UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

Facultad de Ciencias Naturales y Museo

Tesis doctoral

Morfología, sistemática y paleobiología de los perezosos gigantes del género *Lestodon* Gervais 1855 (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada)

Por Ada Czerwonogora

Director: Dr. Eduardo P. Tonni

Co-Director: Dr. Richard A. Fariña

2010

A Yeyé y el Chato, por ser inspiradores en la búsqueda del conocimiento. Al Viejito, a pesar de todo. A Manuel y Juan, siempre.

AGRADECIMIENTOS

Si bien agradecer a los directores de tesis puede parecer una mera formalidad, no es éste el caso. Eduardo Tonni y Richard Fariña dedicaron mucho tiempo a lo largo de estos años e hicieron muchas sugerencias y correcciones que contribuyeron a mejorar el producto final de esta tesis.

Los integrantes del tribunal, Daniel Perea, Leo Soibelzon y Sergio Vizcaíno, revisaron exhaustivamente la primera versión y realizaron innumerables sugerencias que mejoraron esta última.

Las siguientes personas me brindaron acceso para estudiar material depositado en las colecciones a su cargo: Susana Bargo, Marcelo Reguero y Lucas Pomi del Museo de La Plata, Buenos Aires; Alejandro Kramarz del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires; Andrés Rinderknecht del Museo Nacional de Historia Natural y Antropología, Montevideo; Mario Trindade del Museo del Hombre y la Tecnología de Salto; José Soloviy del Museo Histórico Departamental de Artigas; Jamil Pereira del Museu Municipal de Santa Vitória do Palmar. A través de Solange Bernúdez pude acceder a las colecciones del Museo Paleontológico Real de San Carlos "Armando Calcaterra" y del Museo Municipal de Colonia "Juan Bautista Rebuffo". Lilián Ruggero me facilitó el acceso a la Colección del Arroyo del Vizcaíno en Sauce, Canelones. Luis Castiglioni me permitió acceder a su colección de Cantera Casil y me proporcionó las muestras de ese yacimiento utilizadas en los análisis biogeoquímicos. En mis visitas al departamento de Salto pude disfrutar además de la hospitalidad de Mario Trindade y su preciosa familia. En La Plata me albergaron cálidamente Sergio Vizcaíno y familia, Susana Bargo y Julia y el chileno Pancho Solari Orellana; en Buenos Aires Carlos Azcuy y Raquel me hicieron sentir como en casa.

Roberto Bracco me abrió las puertas de la Cátedra de Radioquímica de la Facultad de Química, me instruyó en los métodos de extracción de colágeno y me proporcionó bibliografía sobre análisis geoquímicos.

Mis amigos Chochán Fariña y Ángeles Beri estuvieron desde siempre cerca alentándome a seguir adelante en todo y con ellos he aprendido y compartido muchas horas enriquecedoras (que incluyen el trabajo placentero), por más de 10 años.

Sebastián Tambusso es el autor de las imágenes tridimensionales de *Lestodon* a partir de los cuales armé las figuras de los capítulos 5 y 6. Mariana Di Giacomo me asesoró muchas veces en cuestiones de formato y presentación de los archivos. Con Jean Philippe Gibert se completa el cuadro del laboratorio del piso 12 con quienes comparto a diario el trabajo en la sección Paleontología de la Facultad de Ciencias en Montevideo, intercambiando sobre muchos temas que trascienden, por supuesto, los incluidos en esta tesis, en un clima genial de buena onda y compañerismo.

Finalmente, mi familia siempre me apoyó en todo el esfuerzo de estos años que implicaron dedicarle muchas horas al trabajo. Lamentablemente mis viejos y mi suegro no podrán ver el resultado, pero sé que Ana, Leo, Ale, Juli y Manu comparten mi alegría. Y Juan especialmente, que merecería un capítulo aparte, por todo su amor.

"Nevertheless, from the following considerations, I do not believe that the simple fact of many gigantic quadrupeds having lived on the plains round Bahia Blanca, is any sure guide that they formerly were clothed with a luxuriant vegetation: I have no doubt that the sterile country a little southward, near the Rio Negro, with its scattered thorny trees, would support many and large quadrupeds.

That large animals require a luxuriant vegetation, has been a general assumption which has passed from one work to another; but I do not hesitate to say that it is completely false, and that it has vitiated the reasoning of geologists on some points of great interest in the ancient history of the world".

Ch. Darwin, The Voyage of the Beagle, 1839: cap. V.

INDICE GENERAL

Agradecimientos	111
Índice	v
Resumen	viii
Abstract	xi
1. INTRODUCCIÓN.	1
1. 1. Antecedentes sobre los Xenarthra	1
1. 2. La familia Mylodontidae	7
1. 3. Paleontología sistemática del género de perezosos terrestres Lestodon	. 8
1. 4. Paleobiología de los perezosos fósiles	13
1. 5. Abundancia relativa de Lestodon en el contexto de la megafauna lujanense en Urugua	ıy, la
provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio Grande do Sul, Brasil	17
1. 6. Tamaño y dimorfismo sexual	19
1. 7. Biogeoquímica: análisis de isótopos estables	22
1. 8. El enfoque "Extant Phylogenetic Bracket" y su importancia para la reconstrucción de	e los
tejidos blandos en los fósiles	26
1. 9. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico superior para la región Pampeana	28
1. 10. Estratigrafía, bioestratigrafía y cronología del Cuaternario superior continental	l en
Uruguay y una localidad de Rio Grande do Sul, Brasil (Arroio Chuí)	32
1. 10. 1. Fm. Mataojo	32
1. 10. 2. Fm. Sopas	32
1. 10. 3. Fm. Dolores	43
1. 10. 4. Fm. Barrancas	43
1. 10. 5. Yacimiento Arroyo El Caño (Departamento de Colonia)	44
1. 10. 6. Fm. Libertad	47
1. 10. 6.a. Fm. Libertad en Montevideo: yacimiento próximo a la ciudad de	e La
Paz (cantera)	48
1. 10. 6.b. Fm. Libertad en Canelones: Yacimiento Arroyo Vizcaíno (Sauce)	.48
1. 10. 7. Yacimiento de Arroio Chuí (Santa Vitória do Palmar, Rio Grande do	Sul,
Brasil)	49
1. 11. Descripción de la organización de esta tesis	51
2. MATERIALES Y MÉTODOS	52
2. 1. Acrónimos y abreviaturas utilizadas	52
2. 2. Lista de materiales	53
2. 3. Métodos	61
2. 3. 1. Sistemática	61
2. 3. 2. Abundancia relativa de Lestodon en el contexto de la megafauna lujanens	e en
Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio Grande	e do
Sul, Brasil	64
2. 3. 2.a. Taxonomía de los consumidores primarios	69
I. Camelidae (Mammalia, Artiodactyla)	69
II. Cervidae (Mammalia, Artiodactyla)	69

III. Tayassuidae (Mammalia, Artiodactyla)	70
IV. Equidae (Mammalia, Perissodactyla)	72
V. Litopterna	72
VI. Toxodontidae (Mammalia, Notoungulata)	73
VII. Gomphotheriidae (Mammalia, Proboscidea)	73
VIII. Rodentia	74
IX. Xenarthra	75
2. 3. 2.b. Taxonomía de los consumidores secundarios	76
I. Marsupialia	76
II. Mustelidae (Mammalia, Carnivora)	77
III. Felidae (Mammalia, Carnivora)	78
IV. Canidae (Mammalia, Carnivora)	78
V. Ursidae (Mammalia, Carnivora)	79
2. 3. 3. Paleobiología	81
2. 3. 3.a. Estimación de masas corporales	81
2. 3. 3.b. Análisis de isótopos estables	
2. 3. 3.c. El enfoque "Extant Phylogenetic Bracket"	86
RESULTADOS	
3. Sistemática de los perezosos terrestres del género <i>Lestodon</i> Gervais 1855	
3. 1. Mortología craneana	
3. 3. Mortometria craneana	96
λ	
4. Abundancia leiativa de Lesiodon en el contexto de la megaladita Lujar Umiguar la provincia de Ruence Aires. Arcentina y una lassilidad de Rie C	nense en
Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio G	rande do
 4. Abundancia felativa de <i>Lestodon</i> en el contexto de la megaladita Lujal Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio G Sul, Brasil	rande do 106
 4. Abundancia ferativa de <i>Lestodon</i> en el contexto de la megatadia Eujal Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio G Sul, Brasil	rande do 106
 4. Abundancia relativa de <i>Lestodon</i> en el contexto de la megatadita Edial Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio G Sul, Brasil	rande do 106
 4. Abundancia ferativa de <i>Lestodon</i> en el contexto de la megatadia Edial Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio G Sul, Brasil	rande do 106 125 fica en 125 130
 4. Abundancia relativa de <i>Lestodon</i> en el contexto de la megatadia Edial Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio G Sul, Brasil	rande do 106 125 fica en 125 130 134
 4. Abundancia relativa de <i>Lestodon</i> en el contexto de la megatadia Edial Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio G Sul, Brasil	rande do 106 125 fica en 125 130 134 139
 4. Abundancia relativa de <i>Lestodon</i> en el contexto de la megatadia Edial Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio G Sul, Brasil	rande do 106 125 fica en 125 130 134 139 141
 4. Abundancia relativa de <i>Lestodon</i> en el contexto de la megatadita Edital Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio G Sul, Brasil	rande do 106 125 fica en 125 130 134 139 141 xtremidad
 4. Abundancia relativa de <i>Lestodon</i> en el contexto de la megatadita Edital Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio G Sul, Brasil	rande do 106 125 fica en 125 130 134 139 141 xtremidad miembro
 4. Abundancia relativa de <i>Lestodon</i> en el contexto de la megatadita Edital Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio G Sul, Brasil	rande do 106 125 fica en 125 130 134 139 141 xtremidad miembro 143
 4. Abultualita felativa de <i>Lestodon</i> en el contexto de la inegatadita Lujal Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio G Sul, Brasil	rande do 106 125 fica en 125 130 134 139 141 xtremidad miembro 143
 4. Abultancia relativa de <i>Lestodon</i> en el contexto de la megatadita Luja. Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio G Sul, Brasil	rande do 106 125 fica en 125 130 134 139 141 xtremidad miembro 143 193
 4. Abundancia relativa de <i>Lestodon</i> en el contexto de la megatadita Edija. Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio G Sul, Brasil. 5. Paleobiología. 5. 1. Estimación de masas en <i>Lestodon armatus</i> y la relación con su distribución geográ Uruguay y Argentina. 5. 2. Biogeoquímica: análisis de isótopos estables. 5. 3. La locomoción en los perezosos terrestres. 5. 4. Resistencia de los huesos. 5. 5. Métodos utilizados en la reconstrucción muscular. 5. 6. Reconstrucción muscular e interpretación funcional de la musculatura de la esposterior en <i>Lestodon armatus</i>, basada en las descripciones de la musculatura del posterior en los perezosos terrestres. 6. DISCUSIÓN. 6. 1. Sistemática de los perezosos terrestres del género <i>Lestodon</i> Gervais 1855. 	rande do 106 125 fica en 125 130 134 139 141 xtremidad miembro 143 193 193
 4. Abundancia relativa de <i>Destodon</i> en el contexto de la megatadita Edija. Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio G Sul, Brasil	rande do 106 125 fica en 125 fica en 125 130 134 139 141 xtremidad miembro 143 193 193 193
 4. Abundancia felativa de <i>Lestodon</i> en el contexto de la megatadita Edija. Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio G Sul, Brasil	rande do 106 125 fica en 125 130 134 139 134 139 141 xtremidad miembro 143 193 193 193 194
 4. Abundancia relativa de <i>Lestodon</i> en el contexto de la megatadita Edija. Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio G Sul, Brasil	rande do 106 125 fica en 125 fica en 130 130 134 139 141 xtremidad miembro 143 193 193 193 194 fruguay, la
 4. Abundancia relativa de <i>Lestodon</i> en el contexto de la megatadita Edija. Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio G Sul, Brasil	rande do 106 125 fica en 125 fica en 130 134 139 139 141 xtremidad miembro 143 193 193 193 194 fruguay, la 196
 4. Abundancia relativa de <i>Lestodon</i> en el contexto de la megafauna Edija. Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio G Sul, Brasil	rande do 106 125 fica en 125 fica en 125 130 134 139 134 139 141 xtremidad miembro 143 193 193 193 194 fruguay, la 196 201
 4. Abundancia relativa de <i>Lestodon</i> en el contexto de la megafauna Euja. Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio G Sul, Brasil. 5. Paleobiología. 5. 1. Estimación de masas en <i>Lestodon armatus</i> y la relación con su distribución geográ Uruguay y Argentina. 5. 2. Biogeoquímica: análisis de isótopos estables. 5. 3. La locomoción en los perezosos terrestres. 5. 4. Resistencia de los huesos. 5. 5. Métodos utilizados en la reconstrucción muscular. 5. 6. Reconstrucción muscular e interpretación funcional de la musculatura de la esposterior en <i>Lestodon armatus</i>, basada en las descripciones de la musculatura del posterior en los perezosos terrestres del género <i>Lestodon</i> Gervais 1855. 6. 1. Sistemática de los perezosos terrestres del género <i>Lestodon</i> Gervais 1855. 6. 1. Morfología craneana. 6. 2. Abundancia relativa de <i>Lestodon</i> en el contexto de la megafauna Lujanense en U provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio Grande do Sul, Brasil 6. 3. Paleobiología. 	rande do 106 125 fica en 125 fica en 130 134 139 134 139 141 xtremidad miembro 143 193 193 193 194 fruguay, la 196 201 stribución

6. 3.b. Biogeoquímica: análisis de isótopos estables	203
6. 3.c. Reconstrucción muscular e interpretación funcional de la musculatura	a de la
extremidad posterior en Lestodon armatus	208
7. CONCLUSIONES	220
8. BIBLIOGRAFÍA	225
9. APÉNDICE	256
9. 1. Listado de materiales relevados pertenecientes a la provincia de Buenos Aires,	
Argentina	256
9. 2. Listado de materiales relevados pertenecientes a la República Oriental del Uruguay.	299
9. 3. Listado de materiales relevados pertenecientes a la localidad de Santa Vitória do Pa	lmar,
Rio Grande do Sul, Brasil	349

RESUMEN

Los perezosos, osos hormigueros y armadillos pertenecen a los Xenarthra, un clado considerado como indiscutidamente monofilético. Constituyen uno de los grupos más característicos de la fauna neotropical y a pesar de contar con un número relativamente pequeño de especies vivientes, se trata de uno de los grupos más abundantes y diversos de la fauna de América del Sur durante el Cenozoico. Los xenartros están muy bien representados en la fauna del Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (Lujanense) y entre ellos *Lestodon*, el género objeto de estudio de esta tesis, se encuentra también muy bien representado en el Lujanense del Uruguay y de la provincia de Buenos Aires, Argentina.

Si bien la última revisión sistemática realizada en el género Lestodon valida a L. armatus, la especie genotipo, y L. australis, estas dos especies no han sido evaluadas desde el punto de vista morfométrico. Tampoco ha sido considerada hasta el momento la hipótesis de dimorfísmo sexual de tamaño en este género de perezosos. Con relación a la paleobiología, desde hace unas tres décadas se ha utilizado un protocolo básico que implica la definición de tres atributos biológicos esenciales para cada taxón considerado: tamaño, dieta y uso del sustrato o tipo de locomoción. Sin embargo, este esquema no ha sido totalmente aplicado a los mamíferos sudamericanos. El estudio morfológico de los aparatos masticatorio y locomotor permite realizar predicciones sobre las posibilidades de movimiento de los taxones; además, los análisis masticatorios resultan útiles para formular hipótesis sobre la dieta de los organismos, mientras que los análisis del aparato locomotor permiten realizar inferencias sobre el tipo de locomoción o sobre las preferencias de uso del sustrato. Estos dos aspectos, sumados al tamaño corporal, brindan información relevante para realizar una interpretación del organismo en un contexto paleobiológico. Para el caso de los perezosos fósiles, los estudios destinados a inferir la dieta empiezan a incluir muy recientemente análisis de isótopos estables, pero esta clase de estudios apenas se están iniciando en los xenartros. Con relación al estudio morfológico del aparato locomotor, existen pocos trabajos sobre reconstrucción muscular en miembros posteriores usando el enfoque Extant Phylogenetic Bracket (EPB) pero este esquema no se ha aplicado mayormente a los xenartros.

El objetivo de esta tesis es estudiar el género de perezosos terrestres *Lestodon* poniendo a prueba hipótesis vinculadas con su sistemática, morfología y paleobiología, procurando aportar nuevas evidencias que contribuyan a su caracterización paleoautecológica.

Para cumplir con el objetivo propuesto se desarrollaron las acciones que se describen a continuación.

1. Evaluación de las dos especies consideradas actualmente como válidas del género, *Lestodon armatus* y *Lestodon australis*, a través del estudio de la morfología craneana y desarrollo de un análisis morfométrico. En el estudio morfológico se consideraron especialmente los caracteres descritos como diagnósticos para cada una de las especies.

2. Estudio de la abundancia relativa del género *Lestodon* en el contexto de los integrantes de la megafauna lujanense en Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y el sur de Rio Grande do Sul, Brasil (yacimiento Arroio Chuí, Santa Vitória do Palmar). Se centró la atención en la distribución del género en comparación con otros xenartros pilosos en los ejemplares provenientes del Lujanense y dentro de la paleocomunidad regional, poniendo énfasis en la megafauna durante este lapso. Las distribuciones obtenidas se corrigieron para evitar los sesgos tafonómicos y de preservación diferencial.

3. Estimación de masas corporales y su relación con la distribución geográfica del género en Uruguay y Argentina, pues observaciones preliminares sugieren que los individuos de *Lestodon* provenientes de Uruguay presentaban un tamaño corporal mayor que sus homólogos provenientes de Argentina. Se emplearon dos métodos distintos para la estimación de masas,

uno basado en algoritmos desarrollados para determinar la masa corporal a partir del esqueleto poscraneal de ungulados y el método de similitud geométrica.

4. Estudio de dieta y hábitos tróficos de *Lestodon* a través del análisis de isótopos estables (¹³C y ¹⁵N) de muestras del Lujanense de Uruguay. Se analizaron además muestras de otros taxones que acompañan a *Lestodon* en estos yacimientos. De la provincia de Buenos Aires, se analizó una muestra del perezoso *Glossotherium*, también del Lujanense.

5. Estudio de las posibilidades de locomoción de *Lestodon* a través de la reconstrucción muscular de la extremidad posterior basada en el enfoque EPB y de la interpretación funcional de la musculatura. El marco filogenético viviente para la reconstrucción muscular se constituyó con los perezosos *Bradypus* y *Choloepus* y complementariamente con los osos hormigueros *Myrmecophaga* y *Tamandua*.

Las principales conclusiones alcanzadas en este trabajo son las siguientes:

1. **Sistemática**: Los resultados obtenidos tanto para el estudio morfológico del cráneo como para el análisis morfométrico no sustentaron una distinción entre las especies *L. armatus* y *L. australis*, por lo que se propone como única especie del género a *L. armatus*. En consecuencia, la diagnosis enmendada de *Lestodon armatus* es la siguiente: sutura nasofrontal en forma de "U" abierta hacia delante; nasales con grado variable de convexidad en el eje transverso y ancho posterior mayor que el ancho anterior; constricción prezigomática muy marcada, especialmente en norma ventral; foramen magnum oval; caniniforme superior desplazado hacia afuera y algo hacia delante y series molariformes casi paralelas, convergiendo levemente hacia atrás.

2. Abundancia relativa: Los resultados obtenidos con relación la abundancia relativa de consumidores primarios y secundarios en la paleocomunidad lujanense de Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio Grande do Sul, Brasil son coherentes con los estudios previos y sugieren que las asociaciones faunísticas de fines del Pleistoceno de América del Sur deben haber sido bien distintas de las actuales así como de otras faunas de mamíferos fósiles. Este nuevo análisis cuantitativo de la fauna en las localidades consideradas no descarta cierto desbalance entre los niveles tróficos de consumidores primarios y secundarios como problema, con lo cual la duda sobre su existencia persiste. L. armatus es el taxón más representado de toda la muestra analizada para el Uruguay en el período considerado (NISP=31% del total de restos, abundancia=9% de los individuos presentes en el total de fauna estudiada). Entre los perezosos sigue en representación Glossotherium (NISP=4%, abundancia=1,4% de los individuos) y muy por debajo Megatherium (NISP=1%, abundancia=0,1% de los individuos), Scelidotherium (NISP=0,3%, abundancia=0,1%) y Mylodon (NISP=0,1%, abundancia=0,05%). Para el total de restos estudiados de la provincia de Buenos Aires, el taxón más representado es Scelidotherium (NISP=15% de los fósiles de la provincia, abundancia=9% de los individuos), seguido por Glossotherium (NISP=14%, abundancia=7% de los individuos) y Megatherium (NISP= 9%, abundancia=3% de los individuos analizados). Entre los perezosos, siguen L. armatus (NISP= 4%, abundancia=2%) y Mylodon (NISP=2%, abundancia=1%). Estos resultados indican que durante el Pleistoceno tardío en las localidades estudiadas los perezosos considerados como "comedores al bulto" (Lestodon y Glossotherium) estaban más representados en Uruguay, mientras los perezosos de alimentación más selectiva (Scelidotherium, Megatherium) eran más abundantes en la provincia de Buenos Aires.

3. Estimación de masas en *Lestodon armatus* y la relación con su distribución geográfica en Uruguay y Argentina: Los individuos de mayor tamaño de toda la muestra analizada correspondieron a ejemplares del territorio argentino, con lo cual no se corroboró la hipótesis que sugería un mayor tamaño corporal en los individuos de *L. armatus* del territorio uruguayo. Además, los promedios de las estimaciones de masa para ambas márgenes del Plata no difirieron significativamente entre sí, lo que implica que ambos grupos de individuos son

comparables. Se observó una mayor variación de tamaño corporal en la muestra argentina. Las estimaciones de masa corporal realizadas a partir de la tibia no permiten plantear un caso de dimorfismo sexual en el tamaño para esta especie, debido a que no se observan dos grupos diferentes independientemente de su procedencia geográfica.

4. **Biogeoquímica: análisis de isótopos estables** Los resultados de los δ^{15} N obtenido para *L. armatus* son consistentes con los valores arrojados en estudios anteriores. Estos resultados, así como los obtenidos para *Glossotherium robustum* sugieren una fisiología herbívora no rumiante, por comparación con la inferida para *Paramylodon harlani* de Rancho La Brea. Los resultados de δ^{15} N obtenidos para *G. robustum* son coherentes con el clima inferido para la región Pampeana en el Pleistoceno tardío durante el estadio isotópico 2, más frío y seco que el actual y con los sedimentos eólicos y los restos de mamíferos de la Fm. La Postrera (de donde proviene la muestra) que indican climas áridos. Los resultados de δ^{13} C para *L. armatus* y *G. robustum*, indican una preferencia por vegetación tipo C3 que crecía en ambientes abiertos. Esto también es coherente con los hábitos tróficos inferidos para estos perezosos a partir de las evidencias morfológicas y biomecánicas que los señalan como "comedores al bulto".

5. Reconstrucción muscular e interpretación funcional de la musculatura de la extremidad posterior en *L. armatus*: La interpretación de la musculatura efectuada a partir del desarrollo observado de las crestas, tuberosidades y cicatrices para origen e inserción de los músculos y de la reconstrucción de esas zonas en L. armatus sugieren que era poderosa y bien desarrollada, si bien en parte esta afirmación es cualitativa y puede tomarse como la hipótesis más desfavorable, ya que el gran tamaño de los accidentes óseos observados y sobre los cuales se basa el enfoque de reconstrucción utilizado, no refleja otras posibilidades que tienen los músculos para aumentar su potencia, como el incremento de su área de sección fisiológica a través de modificaciones arquitecturales. Los resultados obtenidos confirman su capacidad para adoptar la postura bípeda con facilidad basado en el gran desarrollo de los músculos involucrados en mantener esta postura de acuerdo a las funciones interpretadas para los mismos (complejo gluteal, isquiotibiales); también indican la existencia de varios músculos interpretados como vinculados con la inversión del pie y su disposición pedolateral (extensor digitorum longus, peroneus tertius, peronei longus y brevis) con lo cual la locomoción seguramente implicaba esta posición de los pies.

Este trabajo permite describir al perezoso terrestre Lestodon armatus como una especie bien representada en la comunidad faunística lujanense de la región del Plata, comedor de pastos que crecían en ambientes abiertos, con una poderosa musculatura en sus miembros posteriores, al que habría sido frecuente encontrar en una postura bípeda y con una disposición pedolateral de los pies.

ABSTRACT

Sloths, anteaters and armadillos belong to the monophyletic clade Xenarthra. They are one of the most characteristic groups of the Neotropical fauna and despite having a relatively small number of living species, they were one of the most abundant and diverse taxa of South America's fauna during the Cenozoic. The xenarthrans are very well represented in the late Pleistocene-early Holocene (Lujanense) fauna and among them the genus *Lestodon*, studied in this thesis, is also well represented in the Lujanian of Uruguay and Buenos Aires province, Argentina.

Although the last systematic revision of the genus *Lestodon* validates *L. armatus*, the genotype species, and *L. australis*, these two species have not been evaluated yet from a morphometric perspective. Moreover, sexual dimorphism in body size in the genus was not tested until now.

Regarding the palaeobiology, for about three decades a basic protocol that involves the definition of three biological attributes for each taxon has been used: size, diet and substrate use or type of locomotion. However, this scheme has not been fully applied to the South American mammals. The morphological study of both locomotor and masticatory apparatuses allows predicting on movement capabilities of taxa. Furthermore, mastication analyses are useful to infer the organism's diet, while locomotor analyses allow inferring type locomotion or preference of substrate use. These two aspects, added to body size, provide valuable information to interpret fossil organisms in a palaeobiological context. Diet studies in fossil organisms had begun to include recently stable isotopes analyses, but these studies are only starting in xenarthrans. Morphological studies on locomotory system include a small number of papers on hindlimb reconstruction of fossil taxa using the Extant Phylogenetic Bracket (EPB) approach but this method has not been applied to Xenarthra.

The purpose of this thesis is study the genus *Lestodon* testing hypotheses related to its systematic, morphology and palaeobiology, in order to yield new evidences that contribute to understand its palaeoautecology. To achieve this goal the following actions were performed:

1. Morphological and morphometric evaluation of the two currently valid species of the genus, *L. armatus* and *L. australis*, were performed. In the morphological study were specially taken into account those characters described as diagnostic for each species.

2. The relative abundance of the sloth *Lestodon* was analysed among the taxa of the Lujanian megafauna in Uruguay, Buenos Aires province, Argentina and southern Rio Grande do Sul, Brazil (Arroio Chuí assemblage, Santa Vitória do Palmar). The attention was centred in the distribution of *Lestodon* in comparison to other pilosan xenarthrans in the Lujanian remains from the defined region. The obtained distributions were corrected to avoid taphonomic biases dependant from body size and differential preservation.

3. Body mass estimations based on tibial measurements and its relation with geographic distribution of the genus in Uruguay and Argentina was assessed since preliminary observations suggest that *Lestodon* individuals from Uruguay were bigger than those that come from Argentina. Two different methods were employed to obtain body mass estimations: algorithms based on ungulates poscranial skeleton and geometric similarity.

4. Diet and trophic habits studies of *Lestodon* using stable isotopes analyses (¹³C and ¹⁵N) of Lujanian samples from Uruguay were developed and also for other taxa that are found with *Lestodon* in these assemblages. A Lujanian sample from Buenos Aires province of the ground sloth *Glossotherium* was also analysed.

5. Study of locomotion capabilities of *Lestodon* through hindlimb muscular reconstruction and functional interpretation based on the Extant Phylogenetic Bracket (EPB). The EPB was formed with the sloths *Bradypus* and *Choloepus* and complemented with the vermilingua *Myrmecophaga* and *Tamandua*.

The conclusions drawn are described as follows:

Systematics The obtained results for cranial morphological and morphometric studies did not support any distinction between the species *L. armatus* and *L. australis*, thus the only valid species of the genus should be *L. armatus*. Consequently, an emended diagnosis for *L. armatus* is proposed: nasofrontal suture "U" shaped forward opened; nasals with variable convexity in transverse axis and posterior width greater than the anterior one; very marked prezigomatic constriction, especially in ventral view; oval foramen magnum; upper caniniform out and forwardly displaced and molariform series nearly parallel, slightly convergent backwards.

Relative abundance The obtained results on relative abundance of primary and second consumers among the Lujanian palaeocommunity in Uruguay, Buenos Aires province, Argentina and southern Rio Grande do Sul, Brazil, are consistent with previous ones and suggest that late Pleistocene South American assemblages should have been very different from extant faunas and from many other fossil mammalian faunas. This new quantitative faunal analysis in the considered localities does not rule out the imbalance between the two trophic levels as a problem. L. armatus is the most represented taxon from the Uruguayan sample in the time considered (NISP=31% of the fossil remains, abundance=9% of the individuals in the studied fauna). Among the sloths follows Glossotherium ((NISP=4%, individuals) below Megatherium abundance=1.4% of the and well (NISP=1%, abundance=0.1% of the individuals), Scelidotherium (NISP=0.3%, abundance=0.1%) y Mylodon (NISP=0.1%, abundance=0.05%). For the studied remains from Buenos Aires province, Scelidotherium is the most represented taxon (NISP=15% of the fossil remains, abundance=9% of the individuals) followed by *Glossotherium* (NISP=14%, abundance=7% of the individuals) and Megatherium (NISP= 9%, abundance=3% of the individuals). Among the ground sloths, follow L. armatus (NISP= 4%, abundance=2%) and Mylodon (NISP=2%, abundance=1%). These results show that in the studied localities during Late Pleistocene those ground sloths considered as "bulk feeders" (Lestodon and Glossotherium) were more represented in Uruguay, while those considered as selective feeders (Scelidotherium, Megatherium) were more abundant in Buenos Aires province.

Body mass estimations in *Lestodon armatus* and its relation with geographic distribution in Uruguay and Argentina The biggest individuals in the analysed sample came from Argentina. For this reason, a greater body size in individuals of *L. armatus* from Uruguay was not confirmed. Furthermore, the averages of mass estimations in both sides of the Río de la Plata did not differ significantly, so the two populations are comparable. Body mass estimations inferred from tibial measurements did not corroborate sexual dimorphism in body size in this species, since it was not possible to differentiate two populations independently from their geographic provenance.

Biogeochemistry: stable isotopes analyses δ^{15} N results for *L. armatus* are consistent with previous studies. These results and also those obtained for *Glossotherium robustum* suggest a non ruminant phisiology comparing with the interpreted phisiology for *Paramylodon harlani* from Rancho La Brea. δ^{15} N results for *G. robustum* are congruent with the inferred climate for the Pampean region during the isotopic stage 2, cooler and dryer than the present and also with eolic sediments and mammalian remains from La Postrera Formation (where the sample comes from) that indicate arid climate. δ^{13} C results for *L. armatus* and *G. robustum* indicated a preference for C3 vegetation that grew on open habitats. This is also congruent with the trophic habits inferred for these terrestrial sloths from morphological and biomechanical evidence ("bulk feeders").

Muscular reconstruction and functional interpretation of the hindlimb of *L. armatus* The interpretation of muscular development inferred from the observed bone scars, ridges and tuberosities for muscle origin and insertion, suggests a powerful and well developed hindlimb musculature. Nevertheless, this can be taken as the worst case scenario, since the

large size of the observed bone accidents does not reflect other possibilities for the muscles to increase their power, like augmenting its cross-sectional area through architectural changes. Muscular reconstruction and functional interpretation corroborate this sloth's ability to adopt a bipedal stance with ease. This is based on the great development of the muscles involved in maintaining this position (gluteal complex, hamstrings). This also indicates the existence of several muscles interpreted as related with the inversion of the foot and the pedolateral posture (*extensor digitorum longus, peroneus tertius, peronei longus* and *brevis*), thus locomotion could have involved this position of the feet.

In summary, the results of this work allow to describe *Lestodon armatus* as a well represented species in the faunistic Lujanian community, that feeded on grasses that grew on open environments, with a powerful hindlimb musculature, that could frequently adopt a bipedal stance and with a pedolateral disposition of the feet.

INTRODUCCIÓN

1. 1. Antecedentes sobre los Xenarthra

Los perezosos, osos hormigueros y armadillos pertenecen a los Xenarthra, un clado considerado como indiscutidamente monofilético (Engelmann 1985; Van Dijk *et al.* 1999; Vizcaíno y Loughry, 2008). Constituyen uno de los grupos más característicos de la fauna neotropical (Hoffstetter 1958) y a pesar de contar con un número relativamente pequeño de especies vivientes, se trata de uno de los grupos más abundantes y diversos de la fauna de América del Sur durante el Cenozoico. Los xenartros están muy bien representados en la fauna del Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (Lujanense) y entre ellos *Lestodon*, el género objeto de estudio de esta tesis, se encuentra también muy bien representado en el Lujanense del Uruguay y de la provincia de Buenos Aires, Argentina.

Las primeras clasificaciones de los Xenarthra reconocían una primera dicotomía en el grupo, considerando por un lado a los Cingulata (armadillos, pampaterios y gliptodontes) y a los Pilosa por el otro, que incluye a los Tardigrada o Gravigrada (perezosos) y Vermilingua (osos hormigueros) (Fariña y Vizcaíno 2003; Delsuc y Douzery 2008). La justificación de esta clasificación radica en la presencia de una capa pilosa en los perezosos y osos hormigueros y de osteodermos en los Cingulata. Desde el punto de vista molecular, los xenartros constituyen uno de los cuatro clados principales de placentarios (Delsuc *et al.* 2002; Murphy *et al.* 2001; Kriegs *et al.* 2006, ver también Delsuc y Douzery 2008). Se han descrito 31 especies vivientes de xenartros: 21 armadillos, 4 osos hormigueros y 6 perezosos (Wetzel 1985; Vizcaíno 1995; Anderson y Handley 2001; Vizcaíno y Loughry 2008). Este número marca un claro contraste con la diversidad del grupo en el pasado, para el cual se han reconocido más de 200 géneros fósiles (McKenna y Bell 1997).

Tal como mencionan Vizcaíno y Loughry (2008), "...the sloth clade is currently referred to by multiple names: Phyllophaga, Tardigrada, and Folivora (cf. Fariña and Vizcaíno 2003). It is not clear how this nomenclatural issue will be resolved—or when—...". En este trabajo se usará el término Tardigrada (*sensu* Latham y Davies 1795) o tardígrados para referirse a los perezosos.

Uno de los primeros restos de xenartros fósiles registrados en la provincia de Buenos Aires corresponden al perezoso terrestre gigante *Megatherium*, cuyo esqueleto fue encontrado en Luján en 1785 y enviado a Madrid, donde fue montado en el "Real Gabinete de Historia Natural" (antecesor del actual Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid) por J. B. Bru (López Piñeiro 1988). Este esqueleto fue estudiado posteriormente por el naturalista francés George Cuvier quien publicó en París su descripción en 1796. Posteriormente Darwin, durante su viaje a bordo del Beagle, en 1832, encontró los primeros restos de perezosos terrestres en sedimentos cuaternarios de las barrancas de Punta Alta, cerca de Bahía Blanca. Estos restos fueron descritos y asignados por Owen (1840) como *Megatherium cuvieri*, aunque en realidad corresponden a *Megatherium americanum* (Fernicola *et al.* 2009).

En los últimos años se han realizado importantes avances en el estudio filogenético de los xenartros a partir de investigaciones de tipo morfológico y molecular (Gaudin y McDonald 2008 y referencias citadas allí). El esquema general del grupo establecido por Gaudin (2003) plantea la monofilia de los Xenarthra así como la monofilia de cada uno de los tres subgrupos principales, Cingulata, Vermilingua y Tardigrada y de los Pilosa, clado que reúne perezosos y osos hormigueros.

El reciente trabajo de Gaudin y Wible (2006) analiza las relaciones filogenéticas entre armadillos vivientes y fósiles, pampaterios y gliptodontes, con estos últimos representados por el género basal *Propalaehoplophorus* Ameghino 1887 del Mioceno. Se utilizaron 163 caracteres craneodentales muestreados en 19 grupos entre taxones vivientes y fósiles, tomando los géneros *Bradypus* Linnaeus 1759 y *Tamandua* Gray 1825 como grupos externos. Los resultados de estos análisis no sostienen la monofilia de los armadillos, ya que a ellos se unen el gliptodonte *Propalaeohoplophorus australis* Moreno 1882 y el pampaterio *Vassallia maxima* Castellanos 1946. Además, tampoco se sostiene ninguno de los grupos de armadillos: los extintos eutatinos tampoco resultan monofiléticos, con *Proeutatus oenophorus* Ameghino 1887 del Plioceno agrupado con los eufractinos resultando en un grupo parafilético y *Eutatus seguini* Gervais 1867 del Pleistoceno ubicado todavía más lejos. Las relaciones entre los géneros de eufractinos actuales *Chaetophractus* Fitzinger 1871, *Chlamyphorus* Harlan 1825, *Euphractus* Wagler 1830 y *Zaedyus* Ameghino 1889 no se resuelven completamente, aunque son monofiléticos y más emparentados entre ellos que con cualquiera de los eufractinos fósiles.

Los cuatro géneros de dasipódidos vivientes *Cabassous* McMurtrie 1831, *Dasypus* Linnaeus 1758, *Priodontes* Cuvier 1825 y *Tolypeutes* Illiger 1811 constituyen un grupo parafilético cercano a la base de los Cingulata, siendo *Dasypus* el más primitivo y *Tolypeutes* el más derivado; tampoco se sustenta la tradicional agrupación entre *Cabassous* y *Priodontes*. Por último, el armadillo del Mioceno de la Fm. Santa Cruz *Peltephilus pumilis* Scott 1903-1904 es el más basal. En muchos aspectos, sus resultados concuerdan con estudios previos sobre la filogenia de los Cingulata: reconocen la cercanía entre pampaterios y gliptodontes como Patterson *et al.* (1989) y Engelmann (1985); la unión de *Stegotherium* Ameghino 1887 con el género viviente *Dasypus* en cierta forma refiere a lo planteado por estos autores; finalmente, la ubicación de *Peltephilus*

Ameghino 1887 como grupo hermano de otros cingulados recuerda clasificaciones anteriores en que este género se ubica en una familia propia (Gaudin y McDonald 2008).

También existe congruencia entre las conclusiones de Gaudin y Wible (2006) y los estudios moleculares de Delsuc *et al.* (2002, 2003): ambos reconocen la monofilia de los armadillos eufractinos vivientes y ubican a *Dasypus* en una rama separada de los otros armadillos en la base del clado. Sin embargo, en algunos aspectos las conclusiones del trabajo no concuerdan con trabajos previos: por ejemplo, los tolipeutinos vivientes obtenidos por Delsuc *et al.* (2002, 2003) no fueron obtenidos en el estudio de Gaudin y Wible (2006); tampoco logran unir las formas fósiles tradicionalmente ubicadas en los Euphractinae con los eufractinos vivientes, organizando un grupo parafilético que incluye a los eufractinos fósiles y a los eutatinos, haciendo polifiléticos a ambos grupos (Gaudin y McDonald 2008). Gaudin y Wible (2006) reconocen que su análisis está basado en una base de caracteres restringidos, a la que es necesario agregarle datos de poscráneo o tejidos blandos para refinar el conocimiento de la filogenia de los cingulados.

Para los gliptodontes, Fernicola (2005; ver también Fernicola et al. 2008) desarrolló un análisis cladístico basado en 84 caracteres craneodentales, que lleva la división tradicional en hasta cinco grupos a los niveles de familia o subfamilia: Propalaehoplophorinae, Glyptatelinae, Hoplophorinae (= Sclerocalyptinae), Glyptodontinae y Doedicurinae. En este trabajo encontró una dicotomía basal de los gliptodontes, basada en cinco sinapomorfías inequívocas, con la subfamilia Propalaehoplophorinae como grupo hermano del resto. Este estudio además, no sustentó la monofilia de la subfamilia Sclerocalyptinae ni de sus tribus. Los géneros *Neosclerocalyptus* Paula Couto 1957, *Plohophorus* Ameghino 1887, *Doedicurus* Burmeister 1874, *Glyptodon* Owen 1838, *Panochthus* Burmeister 1866 y *Urotherium* Castellanos 1926 constituyen un grupo monofilético, con *Neosclerocalyptus* y *Panochthus* por un lado y *Doedicurus* y *Glyptodon*, por el otro.

Los perezosos vivientes, representados solo por dos géneros, *Bradypus* y *Choloepus*, han llamado la atención de los científicos por siglos debido a sus características particulares vinculadas con su lentitud de movimientos, que han generado gran cantidad de trabajos sobre su anatomía, morfología, fisiología, sistema nervioso y circulatorio, metabolismo y sistemas sensoriales. Dado que estos animales son completamente arborícolas, su ecología y hábitos en libertad no son muy conocidos debido a su modo de vida, que dificulta la observación, aunque existen estudios en cautiverio (ver Chiarello 2008 y referencias citadas allí).

Tradicionalmente todos los perezosos extintos eran considerados como perezosos terrestres, principalmente porque la mayoría poseía un tamaño corporal bastante grande. Sin

embargo, esta visión ha cambiado en los últimos cincuenta años (Patterson y Pascual 1963, 1972; Webb 1985) y algunos de los perezosos fósiles santacrucences han sido reconocidos como semiarborícolas (White 1997 citado en Vizcaíno *et al.* 2008). Además, se han propuesto hábitos acuáticos para *Thalassocnus natans* del Plioceno de Perú (de Muizon y McDonald 1995) y del Mioceno de Chile (Canto *et al.* 2002, 2008).

Los perezosos fósiles son el grupo más diverso dentro de los Xenarthra, entre los que se han nombrado alrededor de 100 géneros (McKenna y Bell 1997). Según McDonald y De Iuliis (2008), la diversidad en este grupo durante el Pleistoceno es una de las mayores observadas, exceptuando quizás por la que exhibieron durante el Santacrucense y Huayqueriense (McDonald y De Iuliis 2008).

Sin dudas, el área más activa en las investigaciones morfológicas sobre la filogenia de los xenartros ha sido la de los perezosos vivientes y fósiles. En la última década muchos estudios han examinado las relaciones entre las familias de perezosos usando caracteres tanto morfológicos como moleculares (Gaudin y McDonald 2008 y referencias citadas allí).

El estudio morfológico más exhaustivo y reciente es el de Gaudin (2004). Gaudin (2004) empleó una base de datos de caracteres craneodentales examinados a lo largo de 33 especies de géneros de perezosos vivientes y fósiles, incluyendo representantes de cada una de las principales familias así como una variedad de taxones externos. Gaudin (2004) pudo investigar aspectos tales como la monofilia o difilia de los dos grupos vivientes de perezosos fósiles y las relaciones entre ellos y otras familias de perezosos. El trabajo de Gaudin (2004) sostiene fuertemente la difilia de los perezosos arborícolas, idea ya propuesta por Patterson y Pascual (1972) y posteriormente desarrollada por Webb (1985; ver Gaudin y McDonald 2008). Gaudin (2004) ubica a Bradypus como taxón hermano de todos los demás perezosos, mientras que tanto en los estudios de Patterson y Pascual (1972) como en el de Webb (1985) este género se considera cercano a los megaterios. Por otra parte, los estudios de Gaudin (2004) concuerdan con estos mencionados en ubicar a Choloepus Illiger 1811 dentro de la familia Megalonychidae (Gaudin y McDonald 2008). Gaudin (2004) también corrobora la monofilia de las tres familias extintas de perezosos terrestres, Mylodontidae, Megatheriidae, y Nothrotheriidae, así como la de los Megalonychidae. Estos tres últimos se encuentran unidos en el grupo de los Megatherioidea. Varias de las conclusiones filogenéticas del trabajo de Gaudin (2004) concuerdan con otros estudios morfológicos recientes (Gaudin y McDonald 2008 y referencias citadas allí; ver figura 1. 1).



Figura 1. 1. Filogenia de los Pilosa (modificada de Gaudin 2004)

El cladograma propuesto por Gaudin (2004) también retoma algunas de las relaciones de los Mylodontinae planteadas por Perea (1992). Si bien ambos estudios no son comparables directamente, ya que algunos de los géneros que incluyó el segundo no fueron incorporados por el primero (*Sphenotherus* Ameghino 1891, *Promylodon* Ameghino 1883, *Ranculcus* Ameghino 1891, *Megabradys* Scillato-Yané 1981 y *Prolestodon* Kraglievich 1932) y a la vez Gaudin incluyó a *Thinobadistes* Hay 1919 y *Paramylodon* Brown 1903 que no fueron incluidos por Perea, en los dos casos los cladogramas son consistentes en varios aspectos. En ambos análisis *Mylodon*

Owen 1840 queda como taxón hermano de los otros géneros, seguido de *Pleurolestodon* Rovereto 1914, *Glossotherium* Owen 1840 y *Lestodon* Gervais 1855 como el miembro más derivado de la subfamilia Mylodontinae. Por otra parte, el análisis filogenético de Gaudin (2004) agrupa en un clado al género mioceno norteamericano *Thinobadistes* junto con el género *Lestodon* siguiendo a Webb (1989), quien había revalidado la unión de estos dos géneros en una subfamilia separada dentro de los milodóntidos. Por este motivo en este trabajo se considerará al género *Lestodon* como integrante de la subfamilia Lestodontinae (figura 1.1), como ocurre en trabajos recientes sobre este grupo (ver por ejemplo, Carlini *et al.* 2006).

En resumen, el esquema sistemático adoptado en esta tesis es el que figura a continuación:

Magnorden XENARTHRA Cope 1889 Orden PILOSA Flower 1883 Suborden TARDIGRADA Latham y Davies 1795 Bradypus Linnaeus 1759 Superfamilia MEGATHERIOIDEA Owen 1843 Analcimorphus Ameghino 1891 Hapalops Ameghino 1887 Schismotherium Ameghino 1887 Pelecyodon Ameghino 1891 Familia MEGALONYCHIDAE Ameghino 1889 Parocnus Miller 1929 Megalocnus Leidy 1868 Acratocnus Anthony 1916 Choloepus Illiger 1811 Neocnus Arredondo 1961 Pliomorphus Ameghino 1885 Pliometanastes Hirschfeld y Webb 1968 Megalonyx Harlan 1825 Eucholoeops Ameghino 1887 Familia NOTHROTHERIIDAE Nothrotherium Lyddekker 1889 Nothrotheriops Hoffstetter 1954 Nothropus Burmeister 1882

Pronothrotherium Ameghino 1907 Familia MEGATHERIIDAE Gray 1821 Eremotherium Spillman 1948 Megatherium Cuvier 1796 Planops Ameghino 1887 Superfamilia MYLODONTOIDEA Gill 1872 Familia MYLODONTIDAE Gill 1872 Subfamilia SCELIDOTHERIINAE Ameghino 1889 Catonyx Ameghino 1891 Scelidotherium Owen 1839 Nematherium Ameghino 1887 Octomylodon Ameghino 1904 Subfamilia MYLODONTINAE Gill 1872 Mylodon Owen 1839b Glossotherium Owen 1839 Pleurolestodon Rovereto 1914 Paramylodon Brown 1903 Octodontotherium Ameghino 1894 Pseudoprepotherium Hoffstetter 1961 Subfamilia LESTODONTINAE Ameghino 1889 Thinobadistes Hay 1919 Lestodon Gervais 1855

1. 2. La familia Mylodontidae

Tradicionalmente, la familia Mylodontidae se distinguía por poseer dientes lobulados con superficies oclusales planas, a diferencia de las superficies bilofadas observadas en megatéridos, notrotéridos y megaloníquidos (McDonald y De Iuliis 2008). Esta definición ha sido modificada porque en algunos milodóntidos basales como *Pseudoprepotherium* Hoffstetter 1961, *Acremylodon* Mones 1986 y *Glossotheriopsis* Scillato Yané 1986, los únicos dientes lobulados son los últimos de las series dentarias (McDonald y De Iuliis 2008). En estos géneros los molariformes anteriores son circulares u ovales en sección transversal y su superficie oclusal consiste en un único lofo; esta característica los distingue claramente de las demás familias de tardígrados (McDonald y De Iuliis 2008). En los milodóntidos primitivos con lofos transversales, el cóndilo se ubica por encima del plano oclusal, pero en aquellas

formas con superficies oclusales planas, el cóndilo se posiciona más abajo (McDonald y De Iuliis 2008).

La subfamilia Mylodontinae sufrió diferentes variaciones, cambiando su estatus taxonómico y las formas involucradas según la opinión de distintos investigadores (Esteban 1996). Ameghino (1889) ubicó el género *Lestodon* en la familia Lestodontidae y recién en su trabajo de 1920 estableció los Lestodontinae de la misma manera que había integrado este grupo como familia en sus obras de 1889 y 1891. Kraglievich (1921) mantuvo la subfamilia Lestodontinae con las mismas características que le impuso Ameghino en 1891.

La subfamilia Mylodontinae según Esteban (1996) incluye algunas formas gigantes que resultaron muy abundantes durante el Pleistoceno, con los géneros *Lestodon, Glossotherium* y *Mylodon*. Estos géneros son los mejor representados en el Pleistoceno de América del Sur. Esteban (1996) realizó una revisión sistemática detallada de los Mylodontinae cuaternarios, considerando que *Lestodon* y *Glossotherium* están representados por 2 especies cada uno: *L. armatus* Gervais 1855, *L. australis* Kraglievich 1934, *G. robustum* Owen 1842 y *G. chapadmalensis* Kraglievich 1925. *Mylodon* incluye exclusivamente la especie *M. darwini* Owen 1839. Esta autora incluye también dentro de los Mylodontinae a *Paramylodon harlani*, de América del Norte. Como se observa, Esteban (1996) no considera el género *Lestodon* dentro de los Lestodontinae sino en la subfamilia Mylodontinae, que incluye a los integrantes de ésta.

La diagnosis de la subfamilia Mylodontinae según Esteban (1996: 65) es la siguiente: "Cráneo con el ancho máximo del hocico siempre mayor que el estrechamiento precigomático. Premaxilar sin contacto con el borde lateroanterior del maxilar. Lacrimal poco extendido fuera de la órbita. Proceso cigomático del escamoso proyectado del cráneo por arriba de la muesca ótica, con la base corta y el brazo libre de longitud igual o mayor. Proceso paraoccipital poco desarrollado. Fosa digástrica ancha. Segundo diente superior de sección transversa oval. Húmero sin foramen entepicondiloideo. Tubérculo calcaneal apoyando toda su superficie ventral."

1. 3. Paleontología sistemática del género de perezosos terrestres Lestodon

Lestodon armatus Gervais 1855

Platygnathus platensis Kroyer 1841 Lestodon armatus P. Gervais 1855 Lestodon myloides P. Gervais 1855 Lestodon trigonidens P. Gervais 1873 Lestodon bravardi H. Gervais y F. Ameghino 1880 Lestodon gaudryi H. Gervais y F. Ameghino 1880 Lestodon bocagei H. Gervais y F. Ameghino 1880 Lestodon blainvillei H. Gervais y F. Ameghino 1880 Lestodon antiquus F. Ameghino 1885 Mylodon armatus Lydekker 1887 Lestodon ? paranensis F. Ameghino 1889 Lestodon ortizianus F. Ameghino 1891 Lestodon australis Kraglievich 1924 Lestodon ? castellanosi Kraglievich 1930 Lestodon (Prolestodon) atavus Kraglievich 1932 Lestodon malacarensis Parodi y Parodi Bustos 1952 Lestodon rebuffoi Calcaterra 1977 Lestodon (Neolestodon) monesi Calcaterra 1977

Holotipo: Fragmento de maxilar con el caniniforme, primer molariforme y parte del alvéolo del segundo molariforme (MNHNP-PAM 90).

Diagnosis: *Lestodon armatus* posee el borde anterior y posterior de los nasales del mismo ancho, nasales rectos en el eje transverso, techo del hocico ligeramente cóncavo en su línea media y caniniforme superior y borde lateral del maxilar más proyectado hacia delante en su región ventral (Esteban 1996).

Hipodigma: el holotipo y MACN 94 (rama mandibular derecha), MACN 95 (molde de paladar), MACN 96 (molde fragmento anterior de mandíbula), MACN 1128 (fragmento de mandíbula), MACN 1129 (fragmento de rama mandibular), MACN 1129 (fragmento de rama mandibular), MACN 2323 (porción occipital de cráneo), MACN 2390 (fragmento maxilar izquierdo juvenil), MACN 2756 (fragmento rama mandibular izquierda), MACN 4906 (fragmento rama mandibular derecha), MACN 5314 (fragmento de paladar con alvéolos), MACN 5749 (rama mandibular izquierda), MACN 5835 (rama mandibular izquierda), MACN 5836 (rama mandibular izquierda), MACN 6157 (fragmento rama mandibular), MACN 6496 (caniniforme), MACN 6540 (fragmento región occipital), MACN 6752 (caniniforme), MACN 7934 (fragmento de maxilar izquierdo y dos fragmento rama mandibular derecha), MACN 8863 (fragmento mandibular con sínfisis), MACN 6267 (maxilar izquierdo y fragmento de rama mandibular),

MACN 8639 (fragmento de mandíbula), MACN 8932 (fragmento de rama mandibular), MACN 9377 (fragmento de rama mandibular), MACN 9378 (fragmento de rama mandibular), MACN 9379 (rama mandibular izquierda), MACN 9381 (fragmento rama mandibular izquierda), MACN 9386 (fragmento posterior de cráneo), MACN 9398 (porción de cráneo y mandíbula con dientes), MACN 9399 (fragmento rama mandibular izquierda), MACN 9400 (maxilar derecho), MACN 9471 (rama mandibular), MACN 9472 (fragmento rama mandibular izquierda), MACN 9473 (rama mandibular izquierda), MACN 9474 (fragmento rama mandibular izquierda), MACN 9970 (fragmento rama mandibular), MACN 10048 (fragmento rama mandibular), MACN 10163 (fragmento de cráneo), MACN 10558 (fragmento rama mandibular), MACN 10826 (rama mandibular izquierda), MACN 10827 (mandibula completa juvenil), MACN 10828 (mandíbula), MACN 10829 (mandíbula incompleta), MACN 10830 (cráneo y mandíbula), MACN 10833 (parte anterior del cráneo y región occipital), MACN 10834 (parte anterior de cráneo juvenil), MACN 11687 (cráneo casi completo juvenil), MACN 11896 (porción anterior de cráneo), MACN 12275 (cráneo incompleto restaurado), MACN 14089 (fragmento de mandíbula), MACN 14117 (porción posterior de cráneo), MACN 14162 (fragmento de mandíbula), MACN 14758 (rama mandibular derecha), MACN 17183 (rama mandibular derecha), MACN 18190 (fragmento rama mandibular), MLP 3-3 (cráneo, mandíbula y esqueleto incompleto), MLP 3-9 (mandíbula casi completa, juvenil), MLP 3-10 (maxilares incompletos), MLP 3-16 (cráneo incompleto), MLP 3-25 (rama mandibular izquierda), MLP 3-26 (región posterior de cráneo), MLP 3-29 (cráneo y mandíbula incompletos), MLP 3-30 (cráneo y mandíbula incompletos), MLP 3-32 (porción anterior de cráneo, ejemplar juvenil), MLP 3-33 (porción anterior y posterior de cráneo), MLP 3-34 (mandíbula incompleta), MLP 3-35 (rama mandibular izquierda), MLP 3-36 (fragmento rama mandibular izquierda), MLP 3-37 (fragmento rama mandibular izquierda), MLP 3-38 (fragmento rama mandibular derecha), MLP 3-39 (fragmento rama mandibular izquierda), MLP 3-40 (mandíbula con mitad posterior de la rama mandibular derecha restaurada), MLP 3-41 (mandíbula incompleta), MLP 3-42 (región sinfisaria), MLP 3-45 (cráneo incompleto), MLP 3-46 (maxilares incompletos), MLP 3- 60 (maxilar derecho), MLP 3-78 (porción posterior del cráneo), MLP 3-79 (maxilar izquierdo incompleto), MLP 3-84 (rama mandibular izquierda incompleta), MLP 3-732 (fragmento anterior rama mandibular izquierda), MLP 52-IX-30-78 (paladar casi completo), MMC 858 (cráneo y mandíbula bastante restaurados), MPRSC 807 (cráneo completo), MPRSC 899 (mandíbula), MPRSC 1020 (cráneo y mandíbula), MUNHINA 100 (fragmento hemimandíbula derecha), MUNHINA 145 (parte anterior rama mandibular izquierda), MUNHINA 175 (fragmento hemimandibula derecha), MUNHINA

220 (fragmento rama mandibular), MUNHINA 303 (fragmento de occipital), MUNHINA 398 (fragmento de cráneo).

Lestodon australis Kraglievich 1934

Holotipo: Cráneo casi completo, sin las arcadas cigomáticas anteriores. Mandíbula sin el caniniforme izquierdo (MACN 9470).

Diagnosis: Lestodon australis posee la sutura nasofrontal en forma de "U" muy abierta hacia delante, mientras que en *L. armatus* es en "V"; ancho posterior de los nasales una vez y media el anterior, siendo ambas dimensiones casi iguales en *L. armatus;* constricción precigomática más angosta que en *L. armatus;* techo del hocico formado casi exclusivamente por el nasal, rama lateral de los premaxilares más corta que en *L. armatus* y foramen magnum subcircular en tanto que es elíptico en *L. armatus* (Esteban 1996).

Los registros más antiguos para el género *Lestodon* corresponden al Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano) (Deschamps *et al.* 2001). Se reconoce el género en el Ensenadense (Pleistoceno temprano-medio) de Argentina y Bolivia (Hoffstetter 1963), ampliándose notablemente su distribución en el Lujanense (Pleistoceno tardío- Holoceno temprano) de Uruguay, Paraguay y Brasil (Scillato Yané *et al.* 1995; Esteban 1996; Carlini y Scillato Yané 1999).

El primero en determinar un ejemplar como un género distinto de los conocidos hasta ese momento fue Kroyer en 1841 y el nuevo taxón fue denominado *Platygnathus*. Este ejemplar actualmente se asigna a *Lestodon*, término creado por Gervais en 1855, que pasó a ser el nombre del género ya que el nombre usado por Kroyer había sido asignado anteriormente a un género de insectos.

Entre las especies citadas, Gervais y Ameghino (1880) distinguen a Lestodon trigonidens P. Gervais 1873. Esta especie fue fundada por P. Gervais sobre una porción anterior de mandíbula inferior procedente de Buenos Aires, en la que aún se conserva implantado el caniniforme. Este diente es mucho más grueso que el mismo de L. armatus e implantado más oblicuamente.

Algunos autores como Boule y Thévenin (1920) y Kraglievich (1926) no aceptan la distinción específica de Gervais, considerando a las especies *L. armatus* y *L. trigonidens* como sinónimas o a la segunda como subespecie de la primera, argumentando que los caracteres mencionados por Gervais como específicamente diferenciales no pueden ser tomados como base segura para justificar tal distinción y deben atribuirse a diferencia de edad o considerarse como variación individual (Paula Couto 1953). Calcaterra (1977) considera a *L. trigonidens*

como la especie de mayor talla, cuyos ejemplares más grandes se acercaban en tamaño a los de *Megatherium americanum*. Entre los caracteres diagnósticos del cráneo, este autor señala el ángulo que forma el plano del occipital con la base del cráneo, que en esta especie es de unos 90° y en *L. armatus* es menor, es decir que el plano occipital está inclinado hacia delante. Por otro lado la cresta lambdoidea es muy destacada, espesa y prominente en *L. trigonidens*, y menos en *L. armatus* (Calcaterra 1977).

La especie *L. australis* fue definida por Kraglievich (1924, 1934) a base de un cráneo con mandíbula procedente del yacimiento de Playa del Barco, Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires. Sin embargo, Calcaterra (1977) plantea a *L. australis* como una subespecie de *L. trigonidens.* "Nosotros hemos examinado este cráneo, que se encuentra en el Museo Bernardino Rivadavia de Buenos Aires, y le hemos hallado pocos detalles morfológicos que lo apartan del típico *L. trigonidens.* En cambio, posee rasgos fundamentales que inducen a incluirlo en la especie *trigonidens*" (Calcaterra 1977: 15). Uno de los aspectos que se mencionan del cráneo es que el primer molariforme es de forma muy similar al típico primer molariforme de *L. trigonidens.* Por otra parte este autor menciona que el molar caniniforme "es de forma sensiblemente distinta para cada especie de *Lestodon*" (Calcaterra 1977: 15). La edad atribuida al yacimiento de Playa del Barco es 16.440 \pm 320 años A. P. (Aramayo 1997; Aramayo *et al.* 2005).

Paula Couto (1953) sugiere la posibilidad de considerar a *L. armatus* como la hembra de *L. trigonidens*, debido a su menor tamaño y a la dimensión mucho más reducida de sus molares caniniformes, especialmente del inferior. En este caso, ambos tipos serían igualmente co-específicos. Este autor describe a *Lestodon armatus* como la única especie del género (Paula Couto 1979), fundada a base de fragmentos de maxila y mandíbula procedentes de la provincia de Buenos Aires y conservados en el Museo de Historia Natural de París por Vilardebó y Dupotet.

En la última revisión de los milodontinos cuaternarios de Argentina, Bolivia y Uruguay, Esteban (1996) concluyó que sólo eran válidos *Lestodon armatus,* la especie genotipo, y *L. anstralis.*

1. 4. Paleobiología de los perezosos fósiles.

En las últimas dos décadas suele percibirse un renovado interés en ver a los fósiles no solo como colecciones de huesos depositarios de antigua información filogenética sino más bien como animales en funcionamiento. Este interés puede haberse originado en parte debido a la explosión que ha tenido la paleobiología de los dinosaurios tanto en la literatura científica (Weishampel *et al.* 1990; Carpenter y Currie 1990; Halstead 1991) como en la prensa popular (Norman 1985; Bakker 1986; Paul 1988; Benton 1989). Este éxito ha llevado a la realización de tratamientos similares en otros grupos taxonómicos de animales extintos, tanto dentro de los dinosaurios como de los mamíferos (Savage y Long 1986; Dixon *et al.*1988; Benton 1991; Wellnhofer 1991).

En esta línea paleobiológica, Bryant y Seymour (1990) citan varios antecedentes que intentan reconstruir en forma detallada la musculatura de taxones extintos, incluyendo ejemplos en anfibios, reptiles no arcosaurios, dinosaurios y mamíferos (Bryant y Seymour 1990 y referencias citadas allí). Estos autores discuten las posibilidades de realizar inferencias sobre la musculatura de los vertebrados extintos exclusivamente a partir de material óseo, analizando los músculos de los géneros Canis y Ursus. Bryant y Seymour (1990) sugieren que "It is apparent that without closely related living taxa, much of the detailed reconstruction of the musculature in extinct vertebrates must remain extremely speculative" (Bryant y Seymour 1990: 116). De todas maneras, este escollo no significa que se deba descartar esta clase de investigaciones, que se han desarrollado por más de 80 años en todos los grandes grupos de vertebrados. Los mismos autores escriben a continuación de la frase anteriormente citada: "We do not suggest that paleontologists should abandon these sort of projects; the reconstruction of these extinct organisms can be an important step towards a better understanding of their biology" (Bryant y Seymour 1990: 116). Se puede decir que el trabajo de Witmer (1992, 1995a), quien cita a estos autores, constituye un paradigmático ejemplo en esta línea, que hizo posible el advenimiento de una importante cantidad de trabajos que pretenden aportar en esa dirección. Si bien también Bryant y Russell (1992) desarrollaron independientemente un método similar, a juzgar por el número de citas a uno y otro trabajo (75 para éste, y algo más del doble para Witmer 1995 según el índice de citas "Publish or Perish" consultado en setiembre de 2009), aparentemente ha tenido mayor incidencia en la comunidad científica el enfoque de Witmer.

Los primeros trabajos sobre descripciones musculares en mamíferos datan del siglo XIX. En los xenartros se pueden mencionar varios trabajos de Macalister, sobre Bradypus tridactylus (1869), sobre la anatomía de Chlamydophorus truncatus con referencias a otros xenartros

(1873) y sobre Vermilingua (1875). El trabajo de Burne (1901) también versa sobre miología y anatomía visceral en *Chlamydophorus truncatus*. Otros trabajos que pueden mencionarse son Bertram y Windle (1899); Galton (1869); Von Bardeleben (1894); Windle y Parsons (1899).

Dentro de las aproximaciones más recientes a la reconstrucción muscular en los Xenarthra fósiles puede mencionarse el trabajo de Fariña (1995) donde se señalan las áreas de origen e inserción del *m. gluteus maximus* y del grupo muscular formado por el *m. biceps femoris, m. semimembranosus* y *m. semitendinosus* y también Vizcaíno *et al.* (2003), que propone la reconstrucción muscular de los miembros de *Eutatus seguini.*

A partir de los trabajos de Witmer (1992; 1995a) se empiezan a generar gran cantidad de trabajos y estudios para reconstruir músculos en especies fósiles a partir de especies vivientes usando el enfoque "Extant Phylogenetic Bracket" (EPB, cuya traducción al español no resulta muy precisa, por lo cual se mantuvo el nombre en inglés) (Witmer 1995a, 1995b, 1997; Papp y Witmer 1998; Sampson y Witmer 1999; Witmer *et al.* 1999; Sedlmayr y Witmer 2001; Holliday *et al.* 2001; Witmer *et al.* 2003; Holliday 2007). El trabajo de Bargo *et al.* (2006) en los xenartros si bien no usa el EPB en sentido estricto, puede mencionarse como un enfoque complementario del mismo. Los trabajos allí citados se centran fundamentalmente en el cráneo, que es un elemento diagnóstico fundamental y de gran interés para inferir hábitos alimenticios, capacidades comportamentales, etc. Existen pocos trabajos sobre reconstrucción muscular en miembros posteriores usando el enfoque EPB y no se ha aplicado mayormente a los xenartros.

Vizcaíno *et al.* (2004, 2008) describen un protocolo básico para realizar un estudio paleobiológico que implica la definición de tres atributos biológicos esenciales para cada taxón considerado: tamaño, dieta y uso del sustrato o tipo de locomoción. Bargo (2003) y Vizcaíno *et al.* (2008) presentan, además, una revisión sobre el estado del arte de la paleobiología en los xenartros. Si bien el esquema paleobiológico descrito en Vizcaíno *et al.* (2004, 2008) ha sido utilizado en las últimas tres décadas, no ha sido totalmente aplicado a los mamíferos sudamericanos (Vizcaíno *et al.* 2009 y referencias citadas allí). El estudio morfológico de los aparatos masticatorio y locomotor permite realizar predicciones sobre las posibilidades de movimiento de los taxones; además, los análisis masticatorios resultan útiles para formular hipótesis sobre la dieta de los organismos, mientras que los análisis del aparato locomotor permiten realizar inferencias sobre el tipo de locomoción o sobre las preferencias de uso del sustrato: corredor, saltador, cavador, etc. (Vizcaíno *et al.* 2008). Estos dos aspectos, sumados al tamaño corporal, brindan información relevante para realizar una interpretación del organismo en un contexto paleobiológico (Vizcaíno *et al.* 2008).

La paleobiología de los xenartros en general y de los perezosos en particular, ha sido objeto de numerosos estudios en los últimos años, con variados enfoques metodológicos (Vizcaíno *et al.* 2008 y referencias citadas allí). Si se considera el protocolo básico para realizar un estudio paleobiológico en el género *Lestodon*, con relación al tamaño, Fariña *et al.* (1998) y Bargo *et al.* (2000) proponen estimaciones de masa basadas en medidas craneodentales y poscraneanas; por su parte, De Esteban-Trivigno *et al.* (2008) involucra solo medidas de poscráneo. Con respecto a los análisis del aparato masticatorio, Bargo y Vizcaíno (2008) resume la tesis de su primera autora, además de recopilar y actualizar la información disponible sobre el tema en los tardígrados *Glossotherium robustum*, *Lestodon armatus, Scelidotherium leptocephalum*, *Mylodon darwini* y *Megatherium americanum* (Bargo y Vizcaíno 2008 y referencias citadas allí). Según estos autores, los análisis de isótopos estables son técnicas que comienzan a ser utilizadas en los xenartros y que resultarán de gran utilidad para reconstruir la dieta de estos perezosos, conjuntamente con las evidencias coprológicas y palinológicas (Bargo y Vizcaíno 2008 y referencias citadas allí).

Vizcaíno *et al.* (2008) mencionan que en la última década los estudios sobre las proporciones de los miembros has sido usados para interpretar adaptaciones en los xenartros fósiles. Los estudios biomecánicos en grandes gliptodontes y perezosos terrestres han resultado útiles para proporcionar información sobre la capacidad de los huesos de los miembros para resistir fuerzas de flexión, extensión del antebrazo y velocidad, así como para evaluar el bipedalismo y la actividad cavadora en estos organismos (Vizcaíno *et al.* 2008 y referencias citadas allí). Los pies de los tardígrados y particularmente de *Megatherium*, han sido objeto de diversos estudios, y las manos, por su parte, no han recibido la misma atención (Vizcaíno *et al.* 2008 y referencias citadas allí). Toledo (1996, 1997) realizó un estudio biomecánico del la pelvis y el muslo para caracterizar los patrones de locomoción de los perezosos pleistocénicos. En los milodóntidos, Bargo *et al.* (2000) analizaron las proporciones de los miembros y la resistencia de los huesos a la flexión en los géneros *Scelidotherium*, *Glossotherium* y Lestodon para inferir sobre sus capacidades locomotoras.

De los antecedentes mencionados se desprende que si bien la última revisión sistemática realizada en el género *Lestodon* valida a *L. armatus*, la especie genotipo, y *L. australis*, estas dos especies no han sido evaluadas desde el punto de vista morfométrico. Tampoco ha sido considerada hasta el momento la hipótesis de dimorfismo sexual de tamaño en este género de perezosos planteada por Paula Couto (1953). Con relación a la paleobiología, los estudios destinados a inferir la dieta de los perezosos, empiezan a incluir muy recientemente análisis de isótopos estables (i. e. Coltrain *et al.* 2004), pero esta clase de estudios apenas se

están iniciando en los xenartros. Además, como ya se mencionó, existen pocos trabajos sobre reconstrucción muscular en miembros posteriores de mamíferos fósiles usando el enfoque EPB y este esquema no se ha aplicado mayormente a los xenartros.

El objetivo de esta tesis es estudiar el género de perezosos terrestres *Lestodon* poniendo a prueba hipótesis vinculadas con su sistemática, morfología y paleobiología, procurando aportar nuevas evidencias que contribuyan a su caracterización paleoautecológica.

Para cumplir con el objetivo propuesto se plantearon los siguientes objetivos específicos:

- Evaluación de las dos especies consideradas actualmente como válidas del género, Lestodon armatus y Lestodon australis, a través del estudio de la morfología craneana y desarrollo de un análisis morfométrico.
- 2. Estudio de la abundancia relativa del género Lestodon en el contexto de los integrantes de la megafauna lujanense en Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y el sur de Rio Grande do Sul, Brasil (yacimiento Arroio Chuí, Santa Vitória do Palmar), para aportar explicaciones al desbalance planteado por Fariña (1996) y discutido en Prevosti y Vizcaíno (2006) respecto de esta fauna. Se centrará la atención en la distribución del género en comparación con otros xenartros pilosos en los ejemplares provenientes del Lujanense y dentro de la paleocomunidad regional, poniendo énfasis en la megafauna durante este lapso.
- 3. Estimación de masas corporales y su relación con la distribución geográfica del género en Uruguay y Argentina, pues observaciones preliminares sugieren que los individuos de *Lestodon* provenientes de Uruguay presentaban un tamaño corporal mayor que sus homólogos provenientes de Argentina.
- Estudio de dieta y hábitos tróficos de *Lestodon* a través del análisis de isótopos estables (¹³C y ¹⁵N) de muestras del Lujanense de Uruguay.
- 5. Estudio de las posibilidades de locomoción de *Lestodon* a través de la reconstrucción muscular de la extremidad posterior basada en el enfoque EPB y de la interpretación funcional de la musculatura.

1. 5. Abundancia relativa de *Lestodon* en el contexto de la megafauna lujanense en Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio Grande do Sul, Brasil

Según Peters (1983 y bibliografía allí citada), la predicción sobre la abundancia de los animales es un problema tan central en la ecología que puede ser usado como definición de esta ciencia: ecología es el estudio de aquellos factores no históricos que determinan distribución y abundancia.

Damuth (1981a, b) propuso que la densidad poblacional de las comunidades de mamíferos herbívoros es igual a la masa^{-0,75} y estimó en promedio el intervalo de biomasa entre 25 y 600 kg/km².

En los mamíferos, se observan diferencias en la densidad entre especies tropicales y templadas, así como entre carnívoros y herbívoros; en promedio, las especies de mamíferos de zonas templadas mantienen mayores densidades poblacionales que las especies tropicales (Peters 1983). Esto es especialmente notorio para los herbívoros: las especies de ambientes templados pueden ser 10 a 20 veces más numerosas por unidad de área que las especies de herbívoros tropicales (Peters 1983). Las especies de herbívoros son más abundantes que las de carnívoros, pero esta proporción varía por dos motivos: en primer lugar, la densidad de los carnívoros disminuye más rápidamente con el tamaño que la densidad de herbívoros; además, la densidad de herbívoros se ve más afectada por la latitud que la densidad de carnívoros (Peters 1983). Contrariamente a estos resultados, Damuth (1981b) no encontró diferencias latitudinales para los herbívoros.

Para los carnívoros, Peters (1983) propuso una relación de abundancia (n°/ km²)=15 masa^{-1,16}.

La definición de "megaherbívoro" que plantea Owen-Smith (1988) se refiere a animales que se alimentan de vegetales y cuya masa al alcanzar la condición de adultos excede la tonelada, es decir un megagramo (10⁶ gramos, de allí el prefijo "mega"). Con este criterio incluye –entre los animales modernos– a los elefantes, rinocerontes e hipopótamos, mientras que la jirafa alcanza marginalmente la categoría.

Según Owen-Smith (1988), los megaherbívoros terrestres del presente son un recuerdo de la gran variedad de formas que estos animales alcanzaron en el pasado hasta el final de Pleistoceno. Mientras que las especies anteriormente mencionadas se encuentran actualmente solo en África y Asia tropical, hasta fines del Pleistoceno se encontraban grandes mamíferos de variadas formas ocupando una amplia gama de ecosistemas desde las estepas árticas a los bosques tropicales húmedos (Owen-Smith 1988). La desaparición de los mamíferos gigantes de las Américas, Europa y la región paleártica de Asia al final del Pleistoceno es coincidente con la expansión de los humanos en esas regiones (Cione *et al.* 2003; Barnosky *et al.* 2004; Koch y Barnosky 2006; Barnosky 2008; ver también Borrero 2008).

La fauna de mamíferos fósiles sudamericanos del Pleistoceno presenta características únicas en el mundo por la presencia de linajes que no se encuentran en otros continentes (i. e. Xenarthra, Meridiungulata, Caviomorpha), lo cual se refleja en su peculiaridad morfológica y ecológica inferida. Asimismo, resulta llamativa por haber desarrollado un número importante de formas de gran porte en diferentes momentos del Cenozoico. Sus características autecológicas y sinecológicas han sido objeto de una serie de estudios (Fariña y Vizcaíno 1999 y referencias citadas allí; Bargo y Vizcaíno 2008).

El paleontólogo argentino Florentino Ameghino fue el primero en intentar sistematizar la estratigrafía y la composición de la fauna del Lujanense. Debido a que la depositación de estos huesos es muy reciente en términos geológicos, en general la preservación del material es buena. De todas maneras, los estudios tafonómicos recién están iniciando (Fariña 2002).

El contexto paleoecológico singular de la megafauna lujanense aporta nuevas particularidades a este estudio (Fariña 1996). La hipótesis planteada por Fariña (1996) de exceso de recursos tróficos para los carnívoros y falta de ellos para los herbívoros en la fauna local de Luján estaría relacionada con sesgos tafonómicos y temporales. No obstante, otras faunas locales de edad similar y que cuentan con cierto control tafonómico y estratigráfico muestran también patrones semejantes (Tonni *et al.* 1985; Bargo *et al.* 1986; Prado *et al.* 1987). Las explicaciones al desbalance trófico incluyen la posiblidad de la existencia carnívoros escondidos dentro de los integrantes de la megafauna, como el caso propuesto de *Megatherium* (Fariña y Blanco 1996; Fariña 2002) y la existencia de una gran extensión de territorio, que habría constituido el valle y delta de un gran río (actualmente sumergido bajo las aguas del Río de la Plata y del Océano Atlántico respectivamente): el Paleoparaná (Fariña 2002).

La abundancia relativa de las especies o diversidad ecológica es usada frecuentemente para describir las comunidades de vertebrados actuales y fósiles. Sin embargo, la validez ecológica de esta distribución de individuos en las diferentes especies depende de controles tafonómicos sobre la abundancia original de dicha fauna, ya que los estudios actualistas indican que existen importantes sesgos preservacionales relacionados con el tamaño corporal (taxones grandes vs. pequeños), el tipo de hábitat y el modo en que se dio la muerte de los individuos, que afectan la composición y la abundancia relativa de las especies en las asociaciones óseas (Palmqvist *et al.* 2002 y referencias citadas allí). La determinación del número de individuos presentes por taxón en un yacimiento fósil es un requisito previo a la realización de muchos estudios paleoecológicos, especialmente los que involucran abundancias absolutas o relativas de poblaciones (Badgley 1986), como es el caso de esta tesis. El contexto tafonómico de un yacimiento proporciona la información necesaria al momento de elegir un método de cuantificación adecuado. El modelo usado en este trabajo para evaluar la abundancia relativa de los restos en la paleocomunidad Lujanense es el de Damuth (1982), que se explicará en la sección 2. 3. 2.

1. 6. Tamaño y dimorfismo sexual

El tamaño o masa corporal es una característica observable en los mamíferos fósiles que representa una importantísima influencia en la historia de vida (Peters 1983; Damuth y MacFadden 1990). Muchas variables están fuertemente influidas o correlacionadas con la masa corporal, por ejemplo, el metabolismo (Kleiber 1932, McNab 2008), dimensiones de los huesos y biomecánica de la locomoción (Alexander 1985, 1989; Alexander *et al.* 1979; Fariña *et al.* 1997), densidad de población y tamaño del territorio (Damuth 1981a, 1981b, 1987, 1991, 1993; Reiss 1988), comportamiento y organización social (Jarman 1974) y la propensión a la extinción (Flessa *et al.* 1986; Lessa y Fariña 1996; Lessa *et al.* 1997). Además, el tamaño se relaciona con diferentes patrones de las comunidades biológicas a gran escala, tanto biogeográficos como de su estructura (Peters 1983; Damuth 1981, 1987; Maurer 1999).

Las especies más grandes tienen, en general, huesos de mayores dimensiones. Esto hace que exista una correlación positiva entre la mayoría de las variables morfológicas del esqueleto y la masa corporal. Esta correlación ha sido frecuentemente utilizada para inferir la masa en especies ya extintas, ya sea a partir de medidas externas del esqueleto postcraneal (Alexander *et al.* 1979; Jungers 1985) como a partir de características estructurales, por ejemplo, el tamaño del canal medular (Biewener 1982; Ruff 1987, 1988, 1989; Anyonge 1993). El esqueleto postcraneal presenta, en general, mayor correlación con la masa corporal que el esqueleto craneodental, debido a simples razones biomecánicas ya que es el que soporta el peso del animal.

En los mamíferos la forma más común de dimorfismo sexual es el de tamaño; este dimorfismo es el que generalmente está implicado cuando se usa el término sin una definición explícita (Ralls 1977). El grado de dimorfismo sexual encontrado en los mamíferos comprende algunas especies en que las hembras son de mayor tamaño que los machos y especialmente aquellas en que los machos no solamente son mucho más grandes que las hembras sino que además poseen caracteres secundarios que están ausentes en éstas (Ralls 1977). Dentro de los estudios en mamíferos, cabe destacar el caso de los pinnipedios (Bartholomew 1970; Stirling 1975; Lindenfors *et al.* 2002) y los primates (Crook 1972; Clutton-Brock *et al.* 1977; Wood *et al.* 1991). Por otra parte, se observa una gran variación en la correlación entre el dimorfismo sexual de tamaño y el dimorfismo sexual en otros caracteres secundarios: por ejemplo, existe una buena correlación entre el dimorfismo sexual de tamaño y el largo de los caninos en los primates cercopitécidos (Gautier-Hion 1975) así como en los cébidos (Orlosky 1973); el tamaño corporal y el tamaño de los cuernos tienden a evolucionar paralelamente en los ungulados (Geist 1974). Pueden mencionarse ocho órdenes de mamíferos en los que se observa un dimorfismo de tamaño extremo a favor de los machos (se entiende dimorfismo extremo cuando el cociente de la masa corporal promedio de los machos sobre el de las hembras es mayor de 1,6): Marsupialia, Chiroptera, Primates, Odontoceti, Carnivora, Pinnipedia, Proboscidea, Artiodactyla (Ralls 1977). Para los xenartros, Ralls (1977) menciona un dimorfismo sexual de pequeño a moderado.

El reconocimiento del dimorfismo sexual en las especies fósiles podría permitir realizar inferencias de comportamiento y estructura social. También tiene importancia desde el punto de vista taxonómico, ya que la existencia de una especie fósil sexualmente dimórfica puede resultar en el reconocimiento incorrecto de dos especies o subespecies en lo que constituye un único taxón (Kurtén 1969).

Cartelle y Bohórquez (1982) describen un caso de dimorfismo sexual en el perezoso *Eremotherium laurillardi* Lund 1842. Los restos proceden de una caverna del Municipio de Jacobina (Estado de Bahía) y comprende al menos 13 especímenes. Estos autores describen como primera característica distintiva de dimorfismo las crestas presentes en el dorso de los cráneos. La otra característica mencionada es el contorno del borde dorsal del cráneo, en vista lateral, y la posición de los procesos supraorbitarios. Además, los autores apuntan que esta situación se presenta también en *Bradypus tridactylus* Linnaeus 1758, tanto para las crestas craneanas dorsales como para la localización de las apófisis supraorbitarias.

McDonald (2006) observó dos morfotipos craneales en el perezoso norteamericano *Paramylodon harlani* Owen, uno robusto y uno grácil, que no dependen del tamaño (considerando el largo del cráneo como criterio de tamaño), sino que reflejan las dimensiones transversas de varias partes del cráneo comparadas con el largo del mismo; la forma robusta presenta mayores dimensiones transversas. Además de estos criterios usados por Stock (1917), otra de las diferencias que distingue los dos morfotipos es la pendiente del occipital. En la forma robusta el occipital forma un ángulo recto con el basioccipital, mientras que en la forma grácil el ángulo que se forma es agudo. Previamente, McDonald (1995) observó un

dimorfismo en el desarrollo de los caniniformes superiores basado en el estudio de dientes aislados de *Paramylodon harlani* del sitio Leisey de Florida. Los cráneos que conservan el caniniforme muestran en la forma robusta un desarrollo de la superficie oclusal casi paralelo al eje mayor del diente, resultando en un final puntiagudo. En la forma grácil, la superficie oclusal se forma perpendicular al eje del diente, resultando en una terminación roma. Esta diferencia en las superficies oclusales es observable incluso en los juveniles.

En las especies de mamíferos de mayor tamaño existe mayor potencial para desarrollar un dimorfismo sexual de tamaño producto del crecimiento alométrico que en las especies menores. En los perezosos terrestres es esperable que las especies mayores tuvieran el dimorfismo sexual más pronunciado.

Existen ejemplos de mamíferos actuales en los que las diferencias de tamaño de los caninos están relacionados con el dimorfismo sexual, como es el caso de los primates (Leutenegger y Kelley 1975) y carnívoros (Kurtén 1955), pero no constituyen buenos análogos modernos para realizar comparaciones.

Los perezosos terrestres presentan innumerables problemas vinculados con la comprensión de su evolución y paleoecología. Por este motivo, resulta complicado tomar al grupo de los perezosos arborícolas modernos como análogo de estudio, debido a las grandes diferencias en tamaño y anatomía de éstos. Recientemente se han reportado evidencias de dimorfismo sexual de tamaño en Bradypus torquatus en el largo corporal (hembras mayores que los machos) y en otros caracteres externos, como el tamaño y forma de la melena (mayor y más oscura en los machos) y el tamaño y forma de los genitales externos (Lara-Ruiz y Chiarello 2005). Cabe mencionar además, las diferencias en los comportamientos de los perezosos modernos y fósiles, ya que los primeros presentan hábitos solitarios y los segundos probablemente exhibían un repertorio social más diverso que sus representantes actuales (McDonald 2006). Según McDonald (2006), algunos taxones sudamericanos simpátricos están basados en diferencias en las proporciones craneales y su grado de robustez; este autor cita también a Cabrera (1936), quien utilizó proporciones craneales para distinguir las especies de Glossotherium. Una importante conclusión sobre el reconocimiento de las diferencias observadas como producto de dimorfismo sexual, puede conducir a la resolución de varias cuestiones taxonómicas planteadas para los taxones sudamericanos (McDonald 2006).

Christiansen y Fariña (2003) realizaron una estimación de masa para la forma grácil de *Glossotherium robustum*. En los dos ejemplares a los que se le aplicaron ecuaciones alométricas para medidas craneales se obtuvieron medias aritméticas de 1274 kg y 902 kg y medias geométricas de 552 kg y 360 kg respectivamente. Con las ecuaciones alométricas aplicadas al poscráneo la media aritmética fue de 1478 kg y la media geométrica fue 750 kg; este mismo valor se obtuvo a través del método de integración volumétrica: 750 kg. Las estimaciones a partir de medidas craneodentales sugieren una masa entre 500 y 1000 kg, lo que se corroboró con la estimación volumétrica de 750 kg. La masa estimada para la forma robusta fue considerablemente mayor, entre 1200 y 1700 kg (Bargo *et al.* 2000). Esta gran diferencia en la masa corporal podría ser un reflejo de dimorfismo sexual de tamaño. Además, la diferencia encontrada en el indicador de capacidad atlética del morfotipo robusto y el grácil (Christiansen y Fariña 2003; Bargo *et al.* 2000), mayor en la forma robusta, refuerza la hipótesis de dimorfismo sexual de tamaño, ya que los machos en las especies dimórficas generalmente deben desarrollar actividades más exigentes desde el punto de vista locomotor, como combates por supremacía con otros machos, etc. El menor tamaño, los menores indicadores de fuerza y la menor capacidad para desarrollar actividades exigentes, sugieren un dimorfismo sexual en esta especie, cuyo morfotipo grácil sería la hembra, si bien son necesarios otros estudios para corroborar esta hipótesis (Christiansen y Fariña 2003).

1. 7. Biogeoquímica: análisis de isótopos estables

Las técnicas biogeoquímicas (análisis de elementos traza, análisis de isótopos estables) han demostrado ser muy útiles en la determinación de los nichos dietarios de las especies de mamíferos fósiles y en la reconstrucción detallada de las comunidades del pasado a nivel paleoecológico y paleoambiental (ver Gröcke 1997a, b y Koch 1998 y referencias citadas allí).

Muchos elementos de la Tabla Periódica y entre ellos, el hidrógeno, carbono, nitrógeno, oxígeno y azufre, poseen dos o más isótopos estables, es decir, que no participan en ningún proceso de desintegración nuclear. Estos elementos (y sus isótopos) se encuentran ampliamente distribuidos por la litósfera, hidrósfera, biósfera y atmósfera en forma de diferentes moléculas y constituyen excelentes trazadores naturales de los procesos fisicoquímicos que ocurren en la naturaleza.

En los isótopos estables, las diferencias de masa son lo suficientemente grandes como para que las características físicas y químicas de las moléculas que los contienen, sean ligeramente diferentes. El ejemplo más clásico es el de la presión de vapor de una molécula de agua que contiene los isótopos pesados de oxígeno e hidrógeno (¹⁸O y ²H), que es ligeramente inferior a la de aquella que contiene los ligeros (¹⁶O y ¹H). Al evaporarse, las moléculas que pasarán primero a vapor serán aquellas más ligeras (¹H y ¹⁶O). En la naturaleza tienen lugar muchos procesos fisicoquímicos (incluyendo las reacciones enzimáticas) que determinan la forma en que los isótopos se reparten entre diferentes sustancias o entre diferentes fases de una misma sustancia y a esto se le conoce como fraccionamiento isotópico. Como resultado de estos procesos de fraccionamiento se encuentran sustancias que difieren ligeramente en la distribución de los isótopos estables y por tanto en su masa; estas diferencias pueden medirse mediante la Espectrometría de Masas de Razones Isotópicas (IRMS o GIRMS, en sus siglas en inglés) para realizar los denominados estudios de abundancia natural.

Los isótopos estables son útiles como marcadores paleobiológicos y paleoclimáticos porque como resultado de la diferencia de masas, diferentes tasas de un elemento (por ejemplo ¹²C vs. ¹³C, ¹⁴N vs. ¹⁵N, ¹⁶O vs. ¹⁸O) tienen propiedades termodinámicas y cinéticas distintas. Para elementos con masas atómicas menores a 40, estas diferencias pueden dar particiones isotópicas medibles durante los procesos químicos y físicos (como el fraccionamiento isotópico) que marcan las sustancias con diferentes tasas isotópicas (Koch 1998). Los fraccionamientos naturales son pequeños y por este motivo los fraccionamientos isotópicos se describen tomando la desviación de la tasa del isótopo con respecto a un estándar en partes por mil (‰), usando la notación δ :

 $\delta X = [(R_{muestra}/R_{estándar})-1]$.1000

donde X = O, C ó N, y R = ¹⁸O/¹⁶O, ¹³C/¹²C ó ¹⁵N/¹⁴N . R_{muestra} y R_{estándar} son las tasas de los isótopos pesados con respecto a los livianos en la muestra de estudio y en el estándar, respectivamente. Los estándares más comúnmente usados son la belemnita Peedee (PDB) para el δ ¹³C, el nitrógeno atmosférico para el δ ¹⁵N y la media del agua oceánica para el δ ¹⁸O. Los valores positivos de δ indican un enriquecimiento del isótopo pesado con relación al estándar, mientras que valores negativos indican una disminución del primero respecto al estándar.

Las plantas terrestres pueden dividirse en tres grupos principales según el patrón de fotosíntesis que empleen (Edwards y Walker 1983):

- vegetales C3, que siguen el ciclo de Calvin-Benson, fijando el CO₂ atmosférico directamente a través del mecanismo de reducción de las pentosas; se incluyen en este grupo todos los árboles, arbustos de clima templado y los pastos de clima templado/húmedo de latitudes altas;
- vegetales C4, que emplean el ciclo de Hatch-Slack, grupo que incluye predominantemente pastos tropicales, adaptados a ambientes áridos, y hierbas de clima cálido/seco;
- vegetales CAM, que utilizan un mecanismo fotosintético intermedio C3/ C4, que pueden modificar en respuesta a los cambios ambientales; son plantas suculentas, en general poco utilizadas por los animales como fuente de alimento, motivo que las
excluye de los estudios paleoecológicos (Bocherens *et al.* 1994 a,b; Cormie y Schwarcz 1994).

Todos los vegetales prefieren el ¹²C al ¹³C, pero existen importantes diferencias en sus composiciones isotópicas, es decir, en partes por mil de ¹³C/¹²C con respecto al estándar, relacionadas con sus enzimas carboxiladoras. Los vegetales C3 utilizan la ribulosa 1,5-difosfato carbolxilasa y tienen un valor promedio de δ ¹³C_{planta} de -27±2‰, con un rango de valores comprendidos entre -35‰ en los bosques densos y -22 ‰ en áreas abiertas expuestas al estrés del agua. Los vegetales C4 emplean la fosfoenolpiruvato carboxilasa, que discrimina con menor eficacia frente al ¹³CO₂, mostrando un valor promedio de δ ¹³C_{planta} de -13±1 ‰ y un rango de valores isotópicos más restringido, entre -16‰ y – 8‰ (Bocherens *et al.* 1996a; Gröcke 1997a, b; Koch 1998; Zazzo *et al.* 2000).

Existen otras fuentes de variabilidad en la composición isotópica de los mamíferos, además de la dieta: por ejemplo, el reciclaje del CO_2 en bosques cerrados (efecto dosel) negativiza los valores de δ ¹³C_{planta} y como consecuencia también disminuye este valor en el colágeno y la hidroxiapatita de los herbívoros pastadores consumidores de dichas plantas.

Cuando los vegetales son consumidos por los herbívoros, el carbono de las plantas es incorporado a sus tejidos esqueléticos con un fraccionamiento adicional. La diferencia entre el valor de δ^{13} C de la dieta del animal y el del incorporado al colágeno ($\delta^{13}C_{colágeno}$) se traduce en un aumento del $\delta^{13}C_{colágeno}$ entre +3 y +5‰ por cada nivel trófico. Esto implica que los herbívoros ramoneadores que consumen vegetación C3, como frutas, hojas y raíces de árboles y arbustos, registrarán un valor promedio de $\delta^{13}C_{colágeno}$ de –23 ‰ y un rango de valores entre –31 y –18‰, mientras que los herbívoros pastadores, consumidores de plantas C4, como los pastos tropicales, semillas y raíces, mostrarán valores alrededor de –9‰, con un rango entre – 14 y –4‰. El enriquecimiento en el $\delta^{13}C_{colágeno}$ es similar para los carnívoros: el predador que consume ungulados ramoneadores de plantas C3, exhibirá un valor promedio de $\delta^{13}C_{colágeno}$ de –17‰, mientras que el que consume pastadores C4, mostrará valores cercanos a –5‰ (Van der Merwe 1982; Klepinger y Mintel 1986; Gröcke 1997a, b; Koch 1998).

El valor δ^{13} C de hidroxiapatita de los herbívoros (δ^{13} C_{hidroxil}) también se enriquece con respecto al de la dieta del animal. En los ungulados salvajes el valor oscila entre +9 y +14‰, pero el valor preciso probablemente varíe entre las especies debido a diferencias en la fisiología digestiva (Bocherens *et al.* 1996a; Cerling y Sharp 1996, Gröcke 1997a; Koch 1998). Para mamíferos de mediano a gran porte, este enriquecimiento es de alrededor del +14 ‰ (Cerling y Harris 1999; Zazzo *et al.* 2000). Por lo tanto, se observa un continuo en el rango de valores de δ^{13} C_{hidroxil} en los mamíferos herbívoros: entre –16‰ para los ramoneadores C3 de

canopeo cerrado y húmedo, pasando por los valores intermedios de los herbívoros mixtos C3/C4, hasta los valores máximos de +3‰ de los pastadores selectivos que prefieren los pastos C4 NADP-ME, como los bóvidos alcelafinos (Cerling y Harris 1999; Zazzo *et al.* 2000). Para identificar a los herbívoros C3 puros se propuso el valor de δ ¹³C_{hidroxil} -8‰, mientras que para los herbívoros C4 puros se tomaron valores entre –2 y +3‰ (Lee-Thorp *et al.* 1989; Cerling *et al.* 1997, 1999; Cerling y Harris 1999).

La composición de colágeno $\delta^{15}N$ ($\delta^{15}N_{colágeno}$) de los mamíferos indica su nivel trófico (herbívoro, omnívoro y carnívoro), ya que cada nivel trófico por encima del herbívoro está marcado por un aumento en el $\delta^{15}N_{colágeno}$ entre +1% y +6% (promedio ~3.4%, Robinson 2001). Los principales factores que afectan el valor de $\delta^{15}N$ expresado en el colágeno de los herbívoros son: la síntesis del nitrógeno en el suelo; la dieta del animal, es decir, si consume plantas fijadoras de nitrógeno o no; el metabolismo del nitrógeno en ese animal (Koch 1998).

Debido a la acidez del suelo en los bosques cerrados, los herbívoros que habitan estos ambientes generalmente tienen valores de δ ¹⁵N_{colágeno} más bajos que los de herbívoros de pasturas abiertas (Rodière *et al.* 1996; Gröcke *et al.* 1997). Las plantas que fijan nitrógeno tienen valores de δ ¹⁵N cercanos al del N₂ atmosférico de 0‰, mientras que las que utilizan otras fuentes de nitrógeno (como el NH₄⁺ y el NO₃⁻ del suelo) presentan un intervalo más amplio de valores δ ¹⁵N_{planta} (Robinson 2001). Como consecuencia, los animales que consumen plantas fijadoras de nitrógeno tienen generalmente valores de δ ¹⁵N_{colágeno} entre 0‰ y +4‰ y los que consumen plantas que no fijan nitrógeno muestran valores de δ ¹⁵N_{colágeno} entre +2‰ y +8‰. También se ve enriquecido el valor de δ ¹⁵N de las plantas cercanas a áreas marinas y/o afectadas por la sal.

El efecto del metabolismo del nitrógeno en los animales también es muy importante. Los valores más altos de δ ¹⁵N_{colágeno} se observan en animales que habitan regiones áridas y quizá se deba a diferencias en el ciclo del nitrógeno y/o a la pérdida de urea asociados con adaptaciones para soportar la aridez (Gröcke 1997*a*; Gröcke *et al.* 1997; Koch 1998; Schwarcz *et al.* 1999). Al aumentar la aridez debido a la disminución de las precipitaciones, los animales concentran urina y excretan urea concentrada, elevando de esta manera los niveles de δ ¹⁵N. De la misma manera, esta variación en la composición isotópica puede observarse en los osos que habitan en cuevas, asociada a la fisiología de la dormancia: los valores de δ ¹⁵N_{colágeno} más altos se registran aquellos sitios asociados con períodos más fríos, debido a la reutilización de la urea en la síntesis de aminoácidos por la prolongada duración del período de dormancia (Fernández-Mosquera *et al.* 2001). En general, los valores elevados de δ ¹⁵N_{colágeno} se encuentran en los grandes mamíferos herbívoros monogástricos, como los elefantes y rinocerontes, más que en los rumiantes (Gröcke y Bocherens 1996). Altos niveles en los isótopos del nitrógeno también pueden indicar edad avanzada o animales lactantes (debido a la ingestión de leche enriquecida) que pueden ocasionar un aumento aparente en el nivel trófico del animal en cuestión (ver Gröcke 1997a para una revisión del tema y referencias citadas allí).

1. 8. El enfoque "Extant Phylogenetic Bracket" y su importancia para la reconstrucción de los tejidos blandos en los fósiles

Witmer desarrolló el enfoque "Extant Phylogenetic Bracket" en su tesis doctoral: "Ontogeny, Phylogeny, and Air Sacs: The Importance of Soft-tissue Inferences in the Interpretation of Facial Evolution in Archosauria" (Witmer 1992) y lo presentó en forma detallada en su trabajo de 1995, cuyo texto es recreado en esta introducción y en el apartado de métodos 2.3.3.c. Si bien este enfoque, como ya se dijo, fue desarrollado específicamente para inferir propiedades anatómicas de partes blandas, puede generalizarse para inferir cualquier aspecto paleobiológico.

Witmer (1995a) dice, tal como ya lo habían sugerido Bryant y Seymour (1990), que la pregunta que subyace a las reconstrucciones de partes blandas que han proliferado en los últimos tiempos es la relevancia de las consideraciones sobre aquellas para el análisis y la interpretación de los organismos que sólo se conocen a partir de fósiles. Para responder a la pregunta este autor señala dos aspectos. En primer lugar, ¿qué importancia tiene el estudio anatómico de las partes blandas para disciplinas como la paleontología de vertebrados que tienen como información primaria (si no única) huesos y dientes? Debido a que los organismos son más que asociaciones de huesos y dientes, la interpretación evolutiva de la paleobiología de los organismos extintos requiere a menudo referirse a otros sistemas anatómicos, que habitualmente no se preservan en el registro fósil.

Witmer (1995a) plantea en segundo lugar cómo se obtiene esa información; dado que muchas reconstrucciones de tejidos blandos del pasado no tienen bases metodológicas explícitas, entre los paleontólogos subyace la idea de que la alusión a partes blandas en los fósiles se trata más bien de un trabajo de especulación. Para inferir estos atributos de forma filogenéticamente rigurosa, Witmer (1995a) propone el EPB, que se basa en gran medida en la anatomía de los parientes vivientes del taxón fósil. La naturaleza jerárquica de la influencia de los tejidos blandos sobre la morfología ósea está actualmente bien documentada: estos tejidos son los que especifican la existencia y el patrón que seguirán los elementos esqueletales (Wolpert 1983; Wedden *et al.* 1988; Hall 1988) y en segundo lugar se ocupan de su forma y mantenimiento una vez que están presentes (Moss 1968, 1971; Hall 1990).

Witmer (1995a) propone que para responder las preguntas sobre la morfología funcional de un organismo extinto existe una cadena de inferencias, cada una basada en la exactitud de la inferencia anterior: ¿cómo funciona esta estructura anatómica? ¿Qué nos dice sobre el comportamiento y el modo de vida del organismo? ¿Qué tipo de interacciones paleoecológicas tenía este organismo con los demás miembros de su comunidad? ¿Cómo evolucionó esta comunidad? Esta cadena de inferencias se representa en la figura 1. 2, como una pirámide invertida (Eldredge y Salthe 1984; Eldredge 1986; Liem 1989). El nivel más bajo, es decir, más cercano a los datos observables, representa la inferencia sobre partes blandas, porque se argumenta que reconstrucciones ajustadas de los tejidos blandos son fundamentales para realizar inferencias paleobiológicas como el comportamiento, la ecología y la estructura de comunidades. Los errores en las inferencias de las partes blandas desencadenan amplificaciones de esos errores en los siguientes niveles (de ahí que la pirámide se represente invertida).

Figura 1. 2. Pirámide invertida de inferencia. Los niveles de la pirámide se corresponden en líneas generales con la jerarquía ecológica (flecha a la izquierda) (modificada de Witmer 1995a).



1. 9. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico superior para la región Pampeana

Si bien los estudios de la estratigrafía en el Cenozoico austral de América del Sur se iniciaron con el viaje de Darwin a la Argentina en la década de 1830, la escala cronológica fue desarrollada por los hermanos Carlos y Florentino Ameghino varias décadas más tarde. La secuencia de "pisos" ("étages") agrupados en unidades jerárquicamente superiores ("formaciones"-"formations"), fue originariamente propuesta por Florentino Ameghino (1880, 1889, 1900-1903, 1909, 1910). Sin embargo, debe mencionarse un antecedente importante, el de Doering, quien publica en 1882 un esquema estratigráfico general para la región pampeana del cual algunos elementos son tomados posteriormente por Florentino Ameghino, particularmente los que se refieren a su "formación pampeana" (Tonni 1999). Cabe aclarar que en la época de Ameghino las "formaciones" eran entendidas como unidades de tiempo inferidas a partir del contenido fosilífero, y el "piso" era simplemente una subdivisión de la "formación" que tomaba la fauna como elemento base para su definición (Tonni 1999, 2007). Actualmente se considera que "...una formación tiene una connotación clara y precisa dentro de la clasificación litoestratigráfica; es decir, se trata de una unidad de roca caracterizada obviamente por la litología. Un piso en su connotación actual es una unidad cronoestatigráfica, es decir de tiempo-roca" (Tonni 1999: 11). Ameghino (1880, 1889) reconoció la "formación pampeana" y la "formación post-pospampeana" (ver figura 1. 3). Definió los "pisos" continentales "preensenadense", "ensenadense basal" y "cuspidal", "belgranense", "bonaerense" y "lujanense" en la "formación pampeana". La "formación postpospampeana", actualmente asignada al Holoceno, incluía los "pisos" "platense" y "aimarense" (Ameghino 1880, 1889). El término "Pampeano", con sus divisiones superior e inferior (que figura frecuentemente como procedencia estratigráfica en las colecciones más antiguas del Museo de La Plata) es, en términos generales, equivalente a Pleistoceno en el sentido de Ameghino (1889, con las modificaciones cronológicas posteriores, especialmente las de Pascual et al. 1965). Asimismo, el "pampeano inferior" equivale al Ensenadense en sentido amplio, el "Pampeano superior" correspondería al Bonaerense y Lujanense y el "Pampeano superior lacustre" se acotaría al Lujanense en el sentido de Cione y Tonni (1999). Cabe recordar aquí que los términos "pampeano inferior", "pampeano superior" y "pampeano superior lacustre" son términos que Ameghino toma parcialmente de Doering (Tonni 1999).

Desde un punto de vista histórico, merece ser mencionado el caso de Joaquín Frenguelli, quien no sigue el esquema de Ameghino sino que crea uno propio. "Muchos convencidos ameghinianos lo consideran como a la figura que viene a enmendarle la plana a Ameghino" (Tonni 1999: 12), aunque luego a principios de la década de 1950 inicia una serie de trabajos que culminan en 1957, en que modifica dicho esquema y retorna los términos ameghinianos (Tonni 1999), aunque incorporándolos a una correcta y bien definida clasificación cronoestratigráfica (Frenguelli, 1950, 1957).

El esquema planteado por los Ameghino fue simplificado por Pascual et al. (1965) quienes tomaron la sucesión de "pisos" y los llamaron "Edades mamífero" ("Land Mammal Ages"). Tonni (1999) relata la llegada de las "edades mamífero" a la Argentina en el año 1965 y uno de los argumentos que utilizaron para su incorporación en aquel momento: "....no se han reconocido unidades cronoestratigráficas (para este caso, pisos), y por lo tanto no pueden reconocerse las unidades geocronológicas que se le relacionan" (Tonni 1999: 14). Estas "Edades mamífero" han sido consideradas como la base para la escala cronológica sudamericana (véase Marshall et al. 1984; Flynn y Swisher 1995), si bien no constituyen un esquema bioestratigráfico estricto, sino una parasistemática biocronológica, esto es, no estratigráfica. Fidalgo et al. (1975: 103-104) señalan que "la falta de subdivisiones litoestratigráficas formales de la gran mayoría de las unidades mamalíferas de nuestro país, constituye una de las razones que motivaron la proposición (Pascual et al. 1965) de "Edadesmamífero"; cada una de ellas ha sido fundada en un cierto grado de identidad taxonómica y en un común grado evolutivo de las "comunidades" de mamíferos fósiles registradas, cualquiera sea la distribución geográfica de ellas y sus diferencias litológicas. Es decir que están basadas en la sucesión temporal de faunas de mamíferos más que en el geocrón de las unidades litológicas que las contienen".

A partir de 1995 se han desarrollado una serie de trabajos que discuten la validez de las "Edades mamífero" y proponen un esquema bioestratigráfico para la región pampeana, sobre la base de una escala temporal local, discutiendo su correlación con secciones extra pampeanas (Cione y Tonni 1995a, b y c, 1996; Tonni *et al* .1999a y b). El esquema bioestratigráfico ya había sido esbozado por Simpson (1971) en un trabajo que fue traducido por Pascual y publicado en la Revista de la Asociación Geológica Argentina, donde planteaba que las "edades mamífero" representaban realmente a pisos/edades (Tonni 1999). En Cione y Tonni (1999), estos autores realizan una síntesis de la bioestratigrafía, las unidades cronoestratigráficas, los estudios magnetoestratigráficos y dataciones radiométricas para el Cuaternario de la región pampeana y discuten su correlación con el resto del continente.

El esquema cronológico con base bioestratigráfica formulado para la región pampeana ha sido reconocido recientemente en algunas regiones del sur de América del Sur (en Corrientes: Scillato Yané *et al.* 1998; en Entre Ríos: Noriega *et al.* 2004; en Santa Fe y Chaco: Zurita *et al.* 2004; en el sur de Brasil, Oliveira 1999; en Paraguay: Carlini y Tonni 2000; en Bolivia: Cione y Tonni 1996).

En el esquema bioestratigráfico planteado por Cione y Tonni (1995a, c), estos autores dividen al Lujanense en dos subedades, el Bonaerense (300.000 a 30.000 años A. P.) y el Lujanense sensu stricto (30.000 a 10.000 años A. P.). Posteriormente, (1999; 2001) consideran al Bonaerense como un piso/edad independiente del Lujanense, que comprende al Pleistoceno medio, entre 780.000 y 130.000 años A. P.; en ese mismo trabajo, el comienzo del Lujanense se ubica en la base del Pleistoceno superior (estadio isotópico 5e 130.000 años A. P.) y su techo en el Holoceno inferior (alrededor de 8.500 años A. P.). Recientemente, se consideró el establecimiento de una biozona de micromamíferos en la base del Bonaerense (biozona de *Ctenomys kraglievichi*, Verzi *et al.* 2004, incluida ya en Cione y Tonni 2005), para restringir el comienzo del Bonaerense a alrededor de 400.000 años A. P. (Merino *et al.* 2007; Soibelzon *et al.* 2009).

Según la Internacional Stratigraphic Guide (1994: 78-79) el *piso (stage*) es la unidad cronoestratigráfica de menor rango en la jerarquía convencional de los términos cronoestratigráficos formales, representando un intervalo de tiempo geológico relativamente menor. Su equivalente geocronológico es la *edad (age*). En el mismo sentido se han definido estos términos en el Código Estratigráfico de la Argentina (CAE 1992), que no reconoce a la "Edad mamífero" como unidad de ningún rango o categoría.

Figura 1. 3. Esquemas cronoestratigráficos para el Cenozoico Superior del extremo austral de América del sur, según diversos autores. Modificado de Cione y Tonni (1995a, b; 2005).

Doering 1882		Ameghino 1889		Ameghino 1909	Kraglievich 1930-34		Simpson 1940	Kraglievich 1952	Frenguelli 1950-52		Marshall <i>et al.</i> 1984	Cione y Tonni 2005
Fm.	Pisos	Fm.	pisos	étages	Fm.	Pisos (=Horizontes)	Non marine stages	Edades	Series	Pisos	Land Mammal Ages	Pisos/Edades
Ariara =Aluvial	Ariano	Reciente	ariano	récent								
			aimará			1				1		
Querandina =Diluvial		aria			eano				Aimarense Cordobense	Reciente	DI	
	Platense Querandino	Cuatern	platense querandino	platéen/ querandinéen	Postpamp	Platense ? Querandinense	Postpampean/ Querandine	Reciente	mpiano	Platense Querandinense		Platense
Tehuelche =Glacial	Tehuelche	Tehuelche	tehuelche	(Hiato)				Loberiana	Post Pa			
Panpeara	Pampeano lacustre		lujanense	lujanéen		Bonaerense (incl. Lujanense)	Bonaerian	Lujaniana		Lujanense		Lujanense
		ma	bonaerense	bonaeréen/ belgranéen	tna	Belgranense (incl. Tarijense y Barcoense)	Belgranan	Bonaeriana		Bonaerense	Lujanense	Bonaerense
	Eolítico	Pampea	Battle ensenadense	ensenadéen cuspidal/ interensenadéen basal	Pampea	Ensenadense (incl. Charruense y Preensenadense)	Ensenadan/ Interensenadan	Ensenadiana	Pampiano	ourid Ensenadense	Ensenadense	Ensenadense
	Pampeano inferior	bel	belgranense	preensenadéen				Vorohuana				

1. 10. Estratigrafía, bioestratigrafía y cronología del Cuaternario superior continental en Uruguay y una localidad de Rio Grande do Sul, Brasil (Arroio Chuí)

El trabajo de Antón (1975) analiza para el "Cuaternario Superior de la región septentrional del Uruguay" la cuenca del río Arapey, particularmente los tributarios de la margen izquierda (arroyos Sopas, de las Cañas, Valentines, Arerunguá, Mataojo) y el valle del río Uruguay, cerca del Salto Grande.

Según Antón (1975), durante el Cuaternario Medio un período subhúmedo originó suelos rojos ricos en óxido férrico que posteriormente se erosionaron en un período árido que se corresponde con la Fm. Mataojo.

1. 10. 1. Fm. Mataojo

Antón (1975) describe la Fm. Mataojo como constituida por conglomerados de poco espesor compuestos de cantos rodados que se apoyan directamente sobre el basalto. La potencia generalmente no supera el metro. El perfil tipo se tomó en las fuentes del Mataojo del Arapey, en el camino que se dirige al pueblo Mataojo y viene de la Cuchilla de Haedo.

Hacia arriba se pasa en forma gradual a una unidad fundamentalmente limosa, de color pardo, que va perdiendo lentes de gravas y cantos al acercarse a la superficie.

El período es correlacionado por este autor con la transgresión Chuy identificada en Soriano, Colonia y Rocha. La base de la formación se estima en unos 30.000 años A.P., a partir de las dataciones de estos niveles transgresivos y de las edades tomadas para la Fm. Rio Grande do Sul; el final de la depositación coincidiría con el comienzo de los depósitos de la Fm. Sopas (entre 15.000 y 12.000 años A.P.). Esta unidad, así como la Fm. Sopas, definida por Antón (1975) para el noroeste de Uruguay, es retomada en el trabajo de Bossi y Navarro (1991). Posteriormente, por cuestiones de manejo cartográfico, la Fm. Mataojo fue incluida dentro de la Fm. Sopas, "... término que ha permanecido en uso, por lo general entre los paleontólogos y arqueólogos. Paradójicamente, si bien la última unidad no ha tenido amplia aceptación en el ámbito geológico local, es la que tiene mayor difusión en el ámbito internacional debido a su rico contenido fosilífero" (Martínez y Ubilla 2004: 212).

1. 10. 2. Fm. Sopas

Antón (1975) la describe como un conjunto de sedimentos limosos de color pardo claro, con una potencia máxima de 5 metros, que constituyen el subsuelo de las planicies aluviales de la región basáltica. En la parte inferior existen zonas más gravillosas, con niveles de cantos que pueden prolongarse en sentido vertical, aunque disminuyen al acercarse la porción superior. En la cima se dan acumulaciones de carbonato de calcio en forma de concreciones, muñecos o costras, con potencia que varía entre 0,5 y 1,5 metros (Antón 1975).

Se plantea que el clima árido del período Mataojo se sucedió con una humidificación en la base de la Fm. Sopas, estimada en unos 15.000 años A.P., a partir de las dataciones citadas en Antón (1975: 10; véase más adelante la nueva cronología radiocarbónica para esta unidad) para el arroyo Touro Passo en Brasil. Este cambio climático se mantuvo hasta unos 6.000 años A.P.

Antón (1975) propone dos hipótesis referidas a la composición de la formación:

- 1. La Fm. Sopas está constituida por depósitos aluviales limosos provenientes de la destrucción de los mantos de alteración del basalto, desarrollados en un período húmedo contemporáneo con la Fm. Mataojo; la aridificación posterior permitió que estos mantos se erosionaran y depositaran en las planicies aluviales originando la formación. Las acumulaciones de carbonato de calcio se deberían a que la aridificación habría continuado hasta mediados del Holoceno. Esta hipótesis no excluye el aporte eólico, aumentando la fracción limosa del material.
- 2. La segunda hipótesis propone que son sedimentos resultantes de la removilización de aportes eólicos durante un período húmedo posterior a un máximo de aridez correlacionable con la Fm. Mataojo. Esta humedad explicaría la riqueza en material fósil y los pedotúbulos rellenos de materia orgánica y arcilla. La aridez ocurrida al final de la depositación explicaría la importante presencia de carbonato de calcio en la cima de la formación. Esta hipótesis contempla la existencia de aportes eólicos en áreas cercanas, representados aquí por cenizas volcánicas.

Ubilla (1996) denomina Fm. Sopas a "aquella unidad que incluye los conglomerados, areniscas conglomerádicas, limolitas y limolitas arenosas, de coloración predominantemente marrón" (Ubilla 1996: 26) agregando que la tendencia observada en los yacimientos estudiados es granodecreciente. Ubilla (1996) considera las localidades tipo (arroyos Sopas y Mataojo, en el departamento de Salto) y agrega como facies complementarias a las definidas, los afloramientos del arroyo Malo (departamento de Tacuarembó) como hipoestratotipo o sección de referencia auxiliar.

Respecto a la Fm. Dolores, Ubilla (1996) obtiene un fechado de 11.650 ±130 años A.P para una muestra de madera procedente del arroyo Gutiérrez Chico, en el departamento de Río Negro. Esto le permite correlacionarla con la parte superior del Miembro Guerrero de la Fm. Luján, determinando que la Fm. Dolores es más joven que la Fm. Sopas, contrariamente a la opinión de otros autores como Antón (1975), Prost (1982) y Bossi y Navarro (1991). En el caso de la Fm. Sopas, las dataciones radiocarbónicas indican edades mayores a las esperadas: más de 45.000 años A.P. (Ubilla 1996). Además, la diferencia en los fechados obtenidos le da un carácter tiempo-transgresivo, ya que involucra edades en el entorno de los 12.100 años A.P. Los yacimientos estudiados por Ubilla (1996) tienen una antigüedad mayor que la aceptada para la fomación Touro Passo, con lo cual la correlación cronológica entre ambas unidades es sólo parcial.

Dos de las muestras analizadas por Ubilla (1996) proporcionaron edades más modernas que las consideradas (GX-19272 y URU-0035). El autor explica que en estas muestras se analizó la fracción mineral del hueso debido a que no pudo obtenerse una cantidad suficiente de colágeno. Las edades obtenidas se explicarían debido a contaminación del apatito, que habría provocado un "rejuvenecimiento" de las mismas.

asociación de mamíferos de la Fm. Sopas incluye La taxones que bioestratigráficamente se corresponden con el Lujanense en la provincia de Buenos Aires, por lo cual Ubilla y Perea (1999) asignan esta formación al Lujanense. Entre ellos se destaca la presencia de Equus (A.) neogeus que representa la base bioestratigráfica del Lujanense (Cione y Tonni 2005). El registro paleontológico de esta unidad presenta algunas particularidades biogeográficas, como la presencia de restos del proterotérido Neolicaphrium recens. Estos litopternos se consideraban extintos desde antes del Pleistoceno y "....they supposedly did not cohabit with their ecological 'parallels', the equids" (Ubilla y Perea 1999: 86). Sin embargo, los registros de la Fm. Sopas y otros dos registros de Argentina, permiten extender el biocrón de este taxón hasta el Pleistoceno superior (Ubilla y Perea 1999; Bond et al. 2001).

Panario y Gutiérrez (1999) plantean la dificultad de establecer la cronoestratigrafía de los sedimentos fluviales del Cuaternario sin técnicas de datación absoluta. Cuando los ríos fluyen a lo largo del mismo valle durante distintas edades geológicas, pueden darse dos posibilidades: que el río deposite material en una secuencia vertical de capas, o que modele un sistema de terrazas escalonadas, no siempre bien definidas, como se puede observar a lo largo de los ríos Uruguay y Negro.

Los sedimentos de las terrazas más jóvenes fueron definidos por Antón (1975) como la Fm. Sopas, a lo largo de los ríos del área basáltica. Terrazas correlativas fueron asignadas a la "Fm. Dolores" a lo largo del Río Negro por Goso (1985). Todos los depósitos loéssicos del fondo de los valles fluviales, conjuntamente con las superficies planas y sus acumulaciones loéssicas de cuencas sedimentarias del Cuaternario han sido mapeadas como Fm. Dolores (Panario y Gutiérrez 1999). Según Panario y Gutiérrez (1999), la Fm. Dolores-Sopas incluye dos miembros. El miembro basal está compuesto por sedimentos de canales fluviales que incluyen gravas y cantos. En algunas partes es masivo y puede estar clasto-soportado por una matriz que puede variar de pelítica a arenosa. En otras áreas, básicamente en el curso inferior de los ríos, es barrosa (loess retrabajado) más o menos consolidado, e incluye malacofauna y mastofauna. Estos autores seleccionan tentativamente, de las dataciones de ¹⁴C disponibles en Ubilla (1996) para las terrazas del Pleistoceno tardío, aquellas correspondientes al intervalo 43.000-45.000 años A.P. Cabe señalar aquí que estas edades radiocarbónicas son infinitas, es decir, al encontrarse en el límite de resolución del método, implican edades mínimas.

El miembro superior está poco consolidado, con evidencias de pedogénesis, y contiene mastofauna, concreciones calcáreas y calcretas. Es un típico depósito de paleoplanicie fluvial, desarrollado bajo condiciones climáticas moderadamente secas y cubierto por altos pastos. Este ambiente produjo por encima de los sedimentos de planicie fluvial un suelo en el que frecuentemente aparecen los últimos restos de la mastofauna lujanense. Los procesos pedogenéticos dificultan la discriminación entre el loess típico y el loess retrabajado e incorporado por el agua a la planicie (Panario y Gutiérrez 1999).

Ubilla (2001a) aludiendo al comentario realizado por Panario y Gutiérrez (1999), se refiere a la importancia de acompañar con un análisis tafonómico la información que brindan las dataciones absolutas, ya que sin dicha información éstas pierden confiabilidad. Discute a su vez la diferencia en las edades obtenidas en las distintas muestras datadas en Ubilla (1996) (ver tabla 1.1).

Ubilla (2001b) agrega dos nuevas dataciones (tabla 1. 1) que confirman las edades radiocarbónicas de más de 45.000 años A.P. para la Fm. Sopas. Desde el punto de vista de la cronología radiocarbónica, estas son edades mínimas, es decir no finitas.

Según Ubilla *et al.* (2004) los sedimentos del Pleistoceno tardío del norte del Uruguay (Fm. Sopas) generalmente afloran sobre algunos cientos de metros a lo largo de las márgenes de un río, arroyo o cañada formando una red fluvial. Se mencionan en el departamento de Artigas, el río Cuareim al sur de la ciudad de Artigas (Estiba, Piedra Pintada, Urumbeba) y el arroyo Yucutujá; para el departamento de Salto se citan el arroyo Arapey Grande y el arroyo Sopas y para el departamento de Tacuarembó se incluye el arroyo Malo. También se consideran otras localidades donde se han encontrado vertebrados fósiles, sobre todo en el departamento de Artigas (ríos Cuaró Grande y Tres Cruces, entre otros) (Ubilla *et al.* 2004).

Con respecto a la Fm. Mataojo, estos autores puntualizan la existencia de conglomerados que limitan la exposición vertical y horizontal dificultando el mapeo. Además,

aparecen expuestos en relación con las limolitas marrones de la Fm. Sopas, por lo cual no sería apropiado separarlos definiendo dos unidades litoestratigráficas diferentes. Además, estas litofacies difieren de las observadas para la Fm. Dolores en el sur del país (Goso y Antón 1974). Por lo expuesto anteriormente, Ubilla *et al.* (2004) consideran con el nombre de "Fm. Sopas" las litofacies que corresponden a las formaciones Mataojo y Sopas según Antón (1975).

Las edades radiocarbónicas planteadas en Bracco *et al.* (2001), que incluyen la de Guidon (1989) y otras más jóvenes, no son referidas por dichos autores a la Fm. Sopas. Sin embargo, Panario y Gutiérrez (1999) refieren la primera de ellas a esta unidad, "despite having no clear stratigraphic assignment..." (Ubilla *et al.* 2004: 133).

Con respecto a la bioestratigrafía, en Ubilla *et al.* (2004) se mantiene la correlación sugerida entre la Fm. Sopas y el Lujanense de la provincia de Buenos Aires (Ubilla y Perea 1999), debido a los hallazgos en dos localidades de restos de *Equus (Amerbippus) neogeus*, que sustenta la biozona homónima (Cione y Tonni 1999, 2005). Estos autores puntualizan sobre la manera en la que los parámetros físicos y ecológicos fragmentan las biotas continentales como elemento que limita la correlación continental. El uso de este taxón como herramienta de correlación se justifica debido a sus posibilidades de dispersión en una amplia área de distribución geográfica, y a sus adaptaciones a ambientes abiertos. Por otra parte, varios autores aceptan la existencia de ambientes abiertos en latitudes medias de Sudamérica durante el Pleistoceno tardío (Clapperton 1993; Iriondo y García 1993; Behling 2001).

Los sedimentos norteños del Uruguay incluyen además algunos taxones restringidos al Lujanense, como el ciervo Ozotoceros bezoarticus y el pecarí Tayassu pecari.

La mayoría de los taxones considerados exclusivos de las biozonas de Mesotherium cristatum (= biozona de Tolypeutes pampaeus de Cione y Tonni 1999) y Megatherium americanum (base bioestratigráfica del Ensenadense y Bonaerense, respectivamente; Cione y Tonni 2005) no se encuentran en la Fm. Sopas. Si bien esta evidencia es negativa, Ubilla (2004) la explica como resultado de factores cronológicos y biogeográficos y no como debida a efectos de muestreo.

La ocurrencia en la Fm. Sopas de Neuryurus rudis (Ensenadense), Lestodon armatus y Neolicaphrium recens (Ensenadense-Bonaerense) y Antifer ultra y Morenelaphus brachyceros (Bonaerense), en principio sugeriría una contradicción con el planteo anterior de correlación bioestratigráfica (Ubilla et al. 2004), aunque estos autores consideran los sesgos de muestreo que afectan el esquema Pampeano y procesos biogeográficos tales como respuestas individuales a las barreras geográficas y sobrevivencia diferencial de algunos taxones. Por último señalan que estos mamíferos representan un pequeño porcentaje dentro del total de taxones del Ensenadense y Bonaerense, que incluyen 47 y 16 taxones específicos, respectivamente, según Cione y Tonni (1999). Ubilla (2004) cita la presencia del lobito de río *Lontra longicaudis*, que en la Pampa argentina se registra en el Ensenadense, desaparece en el Bonaerense y reaparece en el Lujanense. Si bien puede tratarse de un artefacto de muestreo, puede vincularse a variaciones biogeográficas como resultado de cambios climáticos y ambientales; el animal puede haber permanecido en áreas de refugio.

Con relación a los paleoambientes, las evidencias sugieren ambientes abiertos, con pasturas más o menos forestadas, y la existencia de áreas arboladas y bosques riparios. Esta hipótesis supone que este tipo de vegetación en latitudes medias de América del Sur, particularmente las áreas arboladas, se dio como consecuencia de la predominancia de condiciones glaciales durante el Pleistoceno tardío (Ubilla *et al.* 2004).

Una de las diferencias fundamentales que plantean estos autores entre la Fm. Sopas y el Miembro Guerrero de la Fm. Luján es la presencia de mamíferos que tienen una distribución de templada a tropical y pueden incluirse en la Subregión Brasílica. Los trabajos de Ubilla (1996) y Ubilla y Perea (1999) plantearon una correlación con el Estadio Isotópico 3 interestadial o alternativamente con el último ciclo Interglacial. Las dataciones por termoluminiscencia de Arroyo Malo (TL/OSL 58.300±7.400 años A.P.) y Arroyo Sopas (43.500±3.600 años A.P.) indican una correlación con el Estadio Isotópico 3. Sin embargo, dado que estos fechados son edades mínimas esta correlación podría extenderse hasta el Estadio Isotópico 5e, momento en el cual comienza a registrarse *Equus (A.) neogeus* (Cione y Tonni 1999). Es decir, la información bioestratigráfica es la que permite acotar las dataciones, y no a la inversa.

Castiñeira *et al.* (2008) estudiaron la localidad tipo de la Fm. Sopas describiendo y muestreando dos secciones estratigráficas representativas: una sección es la descrita por Antón (1975) para definir la Fm. Sopas; la otra sección se encuentra ubicada 2 km aguas abajo de la anterior.

Debido a la discontinuidad lateral encontrada en los depósitos aflorantes en el tramo inferior de las barrancas del Arroyo Sopas, estos autores agruparon las exposiciones en asociaciones, para comprender el ordenamiento crono-estratigráfico de los distintos episodios de sedimentación en el área.

Castiñeira *et al.* (2008) reconocen al menos tres ciclos de sedimentación. Un primer ciclo está representado por los limos areno-arcillosos castaños rojizos que incluyen lentes conglomerádicas, con estructuras primarias de corriente (estratificación horizontal fina). Estos depósitos estarían representados por la unidad más basal de las dos secciones estudiadas (Unidad 1), en la que se han recuperado restos de vertebrados fósiles. El segundo ciclo comprende los limos arcillosos y arcillas castañas ubicadas por encima de los depósitos de la unidad 1 en las dos secciones estudiadas. Dentro de este segundo ciclo se reconoció un paleosuelo con edad cercana a los 8.800 años A.P., conteniendo material arqueológico y restos de combustión (ver tabla 1.1). Este segundo ciclo de sedimentación tiene una baja representación en área debido a la discontinuidad en la expresión lateral de los depósitos que lo definen. El tercer ciclo de sedimentación está compuesto por limos y limos arenosos castaño oscuros con abundancia de materia orgánica que se desarrollan localmente sobre conglomerados basales y suelen incluir lentes gravillosos. El primer ciclo de sedimentación incluye los depósitos definidos por Antón (1975) como Fm. Mataojo y Fm. Sopas (Castiñeira *et al.* 2008). Como se mencionó anteriormente, los trabajos de Ubilla (1996, 2001a, b, 2003) y coautores (Ubilla *et al.*1999, 2004), asignan a estos depósitos cronologías superiores a los 40.000 años A.P. (ver tabla 1.1). Estos depósitos (Fm. Mataojo y Sopas en el sentido de



Figura 1. 4. Arroyo Sopas, Salto, Fm. Sopas.



Antón 1975) se desarrollaron en el Pleistoceno y son correlacionables con los depósitos de la Fm. Pampeana *sensu* Fidalgo *et al.* (1973). El material arqueológico presente en los depósitos que caracterizan al primer ciclo de sedimentación, se encuentra en contextos de redepositación y puede proceder de los depósitos basales del segundo ciclo y de los depósitos del tercer ciclo de sedimentación (Castiñeira *et al.* 2008).

El segundo ciclo de sedimentación se correlaciona con el nivel inferior de los suelos aluviales definidos por Antón (1975). Sin embargo, las cronologías de referencia directas obtenidas (ver tabla 1.1) y las indirectas, debido a la presencia de depósitos piroclásticos (tefras), sugieren edades holocenas (Holoceno temprano-Holoceno medio) superiores a las propuestas por Antón (1975), quien adjudicaba al nivel inferior de los suelos aluviales un comienzo cercano a los 6.000 años A.P. (Castiñeira *et al.* 2008).

Figura 1. 5. Río Arapey chico, Salto, Fm. Sopas.





Con respecto a la correlación regional, los depósitos correspondientes al segundo ciclo serían correlacionables tentativamente con el Miembro Guerrero y en parte el Miembro Río Salado de la Fm Luján de provincia de Buenos Aires (Tonni y Fidalgo 1979; Cione y Tonni 1999; Cione *et al.* 2003). Por otro lado, el segundo ciclo de sedimentación es el que potencialmente incluye evidencias para aportar a la reconstrucción del escenario paleoecológico de la transición Pleistoceno-Holoceno en el norte de Uruguay, aunque su baja representación en el área limita las expectativas de hallazgos.

El tercer ciclo de sedimentación se correlaciona con el nivel superior de los suelos aluviales recientes definidos por Antón (1975). Los registros exhumados (óseos y leñosos) lo hacen asignable a las etapas más recientes del Holoceno tardío. El registro arqueológico contenido en los depósitos del este ciclo, posiblemente corresponda a grupos socioculturales que habitaron el área durante el Holoceno tardío-Holoceno reciente. A nivel regional estos depósitos se correlacionan con los niveles cuspidales del Miembro Río Salado de la Fm. Luján y el aluvio actual de la provincia de Buenos Aires (Fidalgo *et al.* 1973).

Tabla 1. 1. Conjunto de dataciones para la Fm. Sopas

Laboratorio	Procedencia	Muestra	Edad	Autor
GIF-4442	Salto Grande	Carbón	11200 ±500 a A.P	Guidon (1989)
URU- 0031	Aº Malo, Curtina,	Diplodon peraeformis	>45000 aA.P	Ubilla (1996)
	Tacuarembó	(conchilla)		
URU- 0032	Ídem	ídem	>45000 aA.P	Ubilla (1996)
URU- 0035	Idem	<i>Glyptodon</i> sp	18650±160 aA.P	Ubilla (1996)
		(placas)		
GX-19272	Ídem	Cervidae indet	16460±185 aA.P	Ubilla (1996)
LP-490	Río Cuareim	madera indet	>43000 aA.P	Ubilla (1996)
	(Piedra Pintada),			
	Artigas			
URU-0036	Ídem	ídem	>45000 aA.P	Ubilla (1996)
URU-0053	Cañada Sarandí,	ídem	>45000 aA.P	Ubilla (1996)
	Aº Mataojo (Paso			
	Herrería), Salto			
LP-594	Río Cuareim	ídem	12100±140 aA.P	Ubilla (1996)
	(Estiba), Artigas			
LVD-646	Aº Malo	limo arenoso	58300 ±7400 aA.P	Ubilla (2001b)
	(Tacuarembó)	intercalado a	(TL/OSL)	
		conglomerados		
LVD-647	Aº Sopas (Salto)	limo arenoso	43500 ±3600 aA.P	Ubilla (2001b)
			(TL/OSL)	
URU-0431	Aº Sopas (Salto)	materia orgánica	8850 ±110 aA.P	Castiñeira et al.
		en sedimento		(2008)

Tabla 1. 2. Conjunto de dataciones para la Fm. Luján

Laboratorio	Procedencia	Muestra	Edad	Autor
LP-272	Fm. Luján (FL),	Heleobia parchappei	17680 ±400 aA.P	Carbonari et al.
	Miembro Guerrero			(1992)
	(MG).			
LP-296	FL, MG	ídem	18280 ±220 aA.P	Carbonari et al.
				(1992)
LP-292	FL, MG	ídem	18600 ±400 aA.P	Carbonari et al.
				(1992)
LP-268	FL, Miembro La	Heleobia parchappei	28900 ±800 aA.P	Figini et al.
	Chumbiada (parte sup)			(1995)
LP-616	ídem	Calcreta	26930 ±860 aA.P	Figini et al.
				(1995)
LP-396	FL, MG	Heleobia parchappei	21040 ±450 aA.P	Figini et al.
				(1995)
LP-292	FL, MG	ídem	18600 ±400 aA.P	Figini et al.
				(1995)
LP-296	FL, MG	ídem	18280 ±220 aA.P	Figini et al.
				(1995)
LP-272	FL, MG	ídem	17680 ±400 aA.P	Figini <i>et al.</i>
				(1995)
LP-955	FL, MG	Carbonato de calcio	17020 ±160 aA.P	Figini et al.
				(1998)
LP-1193	FL, MG, A° Tapalqué	Costilla	11940 ±80 aA.P	Tonni et al.
	(Salto de Piedra)	Mylodontidae		(2003)
LP-174	FL, MG, Río Quequén	Clavícula, falange,	13070 ±120 aA.P	Tonni et al.
	Chico (Campo de Arce)	costilla y vértebra		(2003)
		caudal de		
		Megatherium		
		americanum		
LP-1235	FL, MG, Río Quequén	Vértebra cervical y	10290 ±130 aA.P	Tonni et al.
	Grande Zanjón Seco)	porción de tibia de		(2003)
		Equus (A.) neogeus		

1. 10. 3. Fm. Dolores

La Fm. Dolores fue definida por Goso (1972), al estudiar el sistema de terrazas en la barra del río San Salvador en el departamento de Soriano. Sus depósitos se distribuyen principalmente en el sur del Uruguay y los mejores registros fósiles provienen del área litoral suroeste, en los departamentos de Colonia, Soriano y Río Negro (Ubilla y Perea 1999 y referencias citadas allí). El espesor de la unidad varía entre 3 y 10 metros y desde el punto de vista litológico se caracteriza por presentar loess arenosos, sedimentos limo arcillosos y fangos con contenido variable de fracciones arena, gravilla y grava (Spoturno *et al.* 2004).

Los sedimentos loéssicos son porosos, la fracción arena es fina y cuarzosa, el color es marrón oscuro a gris, presentando localmente procesos de bioturbación como canales de vermes y restos de raíces humificadas (Spoturno *et al.* 2004). Los sedimentos limo arcillosos, de color marrón, presentan una estructura compacta, con abundantes caras de deslizamiento y ocasionales clastos de cuarzo y feldespatos, flotando en la matriz (Spoturno *et al.* 2004). Los fangos son de matriz limo arcillosa y limosa, con abundantes fracciones de arena, gravilla y grava, suspendidas en la matriz de color marrón oscuro y agrisado, generalmente masivos pero pueden presentar estructuras de sobrecarga y esbozos de estratificación por deslizamiento (Spoturno *et al.* 2004). En los niveles arcillo limosos y fangolíticos el carbonato de calcio es un componente común, se presenta como cemento distribuido homogéneamente en concreciones nodulosas de hasta 2 cm de diámetro y en formas irregulares (Spoturno *et al.* 2004).

Genéticamente, la unidad se relaciona con un sistema continental semiárido de tipo estepario con períodos más húmedos y algo más templados, donde los depósitos loéssicos corresponderían a las condiciones frías esteparias y los fangos y lodolitas marcarían situaciones más benignas con transporte aluvial, depositación por agua y efectos gravitacionales (Spoturno *et al.* 2004).

1. 10. 4. Fm. Barrancas

La localidad de Barrancas, situada contra el río Santa Lucía en el departamento de Lavalleja, fue elegida como perfil tipo debido a que en esa zona se observan excelentes exposiciones de esta unidad (Spoturno *et al.* 2004). Se trata de un conjunto de sedimentos detríticos arenosos muy finos a muy gruesos y detríticos gravillosos hasta bloque de origen continental-fluvial (Spoturno *et al.* 2004). Estos sedimentos ocupan el subsuelo a lo largo de la terraza superior del valle del río Santa Lucía desde su curso medio a inferior y curso inferior de sus afluentes (Spoturno *et al.* 2004).

Litológicamente, esta unidad se caracteriza por conglomerados de bloques y cantos y arenas gravillosas a conglomerádicas; desde el punto de vista paleontológico la bibliografía no registra asociaciones faunísticas en estos sedimentos (Spoturno *et al.* 2004).

Con relación a su posición estratigráfica, estos sedimentos son cubiertos parcialmente y en discordancia por los depósitos limo arcillosos a limo arenosos de la Fm. Dolores; en la base, se encuentran apoyados en discordancia erosiva sobre materiales sedimentarios antiguos del Terciario, Cretácico y rocas cristalinas del Proterozoico (Spoturno *et al.* 2004).

Genéticamente la unidad se considera como un depósito de origen continental fluvial, que podría ser tomada como parte del paleosistema del actual río Santa Lucía durante el Pleistoceno (Spoturno *et al.* 2004).

1. 10. 5. Yacimiento Arroyo El Caño (Departamento de Colonia)

El departamento de Colonia es seguramente uno de los que ha aportado mayor cantidad de fósiles de vertebrados al Uruguay. Podemos señalar tres importantes colecciones que recogen restos extraídos de este departamento: la colección Augusto Teisseire (depositada en el MUNHINA), la colección Armando Calcaterra (MPRSC) y la de Bautista Rebuffo (MMC).

Augusto Teisseire, francés, estudió ciencias agrarias en la École d'Agriculture de Valabre y se especializó en ciencias naturales en forma autodidacta. Se radicó desde 1910 en el Uruguay, desempeñándose como docente primero en Montevideo y luego en Colonia y desde 1923 como director del Liceo Departamental de Colonia. En 1927 obtuvo el Primer Premio compartido en el concurso a la mejor obra científica organizado por el Ministerio de Instrucción Pública, por su "Contribución al estudio de la Geología y Paleontología de la República del Uruguay" (Mones 2004). Este trabajo incluye los resultados de varios años de investigaciones en la zona de la ciudad de Colonia y sus alrededores.

Dentro de las generalidades de la "Fm. Pampeana", en la primera versión de su trabajo, Teisseire había tomado una división en "pisos" basada en los esquemas de Ameghino. Este esquema fue cambiado a raíz de la lectura del manuscrito por el Dr. Carlos Walther, quien le aconsejó modificar parte de la exposición en función de publicaciones más modernas. Es así que el Cuadro N°2 de Teisseire (1930: 21) propone una nueva versión de la división adoptada por éste de acuerdo con los trabajos de Walther (1914) y sobre todo con los de Roth (1888).

El propio Teissiere menciona que "se necesitarán muchos años de estudios y pacientes investigaciones antes de poder resolver el problema de la geología nacional: ni el aspecto litogénico de nuestros depósitos, ni los fósiles marinos, indican tan a las claras como en la Argentina el piso a que pertenecen" (Teisseire 1930: 22). Las causas que plantea este autor refieren a que los mares pampeanos tenían sus límites en el nordeste del territorio uruguayo y por este motivo debían de ofrecer bahías y golfos de diferente fauna a la de los del otro lado del río, ya que la región oriental se presenta más quebrada.

Teisseire plantea que en el Uruguay de entonces no se había tomado todavía en serio el tema de las colecciones paleontológicas, indispensable para iniciar una división en pisos, que podría ser distinta de la Argentina. Tal como sucede en la división de pisos de la Argentina, muchos de ellos llevan nombre de localidades, podría darse lo mismo en el Uruguay, lo que implicaría la creación de nuevos pisos con la denominación adecuada. Ya los trabajos de Darwin y D'Orbigny contenían citas de localidades del Uruguay.

En sus descripciones sobre el "limo pampeano", Teisseire menciona en la playa del Arroyo Caño, hallazgos de restos de *Mastodon [sic]* (cabeza de fémur) y *Glyptodon* (vértebras). Los restos fueron encontrados dentro de un limo idéntico al citado para el arroyo San Pedro donde se habían encontrado restos de *Mylodon*: "el bloque de limo arcilloso de color amarillo que envolvía estos restos, descansaba en el agua y había sido desprendido de la barranquita por efecto de la erosión en tiempo de creciente del arroyo. Este limo, aunque pampeano, es menos compacto que el de la bahía de Colonia …" "…y parece ser más reciente" (Teisseire 1930: 45).

En la playa del Caño Teisseire señala que son numerosos los huesos fósiles, especialmente en tiempo de bajante y más aún en primavera, debido al gran desgaste sufrido por la barranca durante las crecientes invernales. Teisseire (1930) cita una mandíbula de *Toxodon*, el extremo anterior de una mandíbula de *Mylodon*, vértebras de Megatheriidae y Cetacea y placas de *Glyptodon*.

"Esta larga exposición sobre mamíferos fósiles, que he limitado a los restos principales, no tiende sino a una cosa: demostrar que en esta orilla del Río de la Plata hay muchos testigos de las faunas antiguas, que van desapareciendo poco a poco, por no investigar los yacimientos, ni practicar las excavaciones necesarias; operaciones, todas siempre largas y gravosas y particularmente para un empleado que no dispone sino de su sueldo y del poco tiempo que le deja libre la impropia estación de las vacaciones. También hay que confesar la falta de estímulo de parte de las autoridades correspondientes; sin embargo es aún tiempo de reaccionar, tomando, cuanto antes, las medidas oficiales necesarias ..." (Teisseire 1930: 50).

Este yacimiento se encuentra ubicado en las barrancas costeras que afloran al oeste del Arroyo El Caño (latitud 34°25'S, longitud 57°55'W), que desemboca en el Río Uruguay (figura 1. 6). En estas barrancas se encuentra un nivel estratigráfico basal formado por arcillas de color verdoso, que generalmente se encuentra cubierto por las arenas de la playa y es uno de los puntos con mayor riqueza de mamíferos cuaternarios conocidos en el país (Rinderknecht 2006).



Figura 1. 6. Yacimiento Arroyo el Caño, Colonia.



El nivel fosilífero recién mencionado fue descrito como una pelita masiva de color verde, situada al pie de una barranca costera de 7 metros de altura, sobre el cual se encuentra, con transición discordante, una diamictita predominantemente arenosa de 0,7 m de potencia, cuyos clastos tamaño grava están compuestos predominantemente por cuarzo mono- y policristalino, desde redondeados a subangulosos y de esfericidad variable. Este nivel pasa de forma gradual a un nivel diamictítico similar, aunque gris y posteriormente a sedimentos que podrían atribuirse a la Fm. Libertad (Pleistoceno superior) (Czerwonogora y Fariña 2003).

El 80% de los restos de megamamíferos pertenecen al género de perezosos terrestre Lestodon. El resto se reparte entre Toxodon (Notoungulata, Toxodontidae), Panochthus (Xenarthra, Cingulata), *Glyptodon* (Xenarthra, Cingulata), "Hemiauchenia" (Artiodactyla, Camelidae) (según Scherer et al. 2004) *Glossotherium* (Xenarthra, Tardigrada), équidos y *Doedicurus* (Xenarthra, Cingulata). Todas las regiones anatómicas están representadas, aunque parece haber una deficiencia de material craneodental (Czerwonogora y Fariña 2003). Los restos óseos presentan diversos estados de preservación, pudiendo aparecer fracturados o completos pero nunca articulados.

1. 10. 6. Fm. Libertad

Esta unidad litoestratigráfica fue definida por Goso (1965) y posteriormente reproducida sin modificaciones relevantes en Goso y Bossi (1966, 1969), Bossi y Navarro (1991) entre otros, que agregaron distintos elementos pero mantuvieron el estatus formal de la misma (Martínez y Ubilla 2004).

Los autores concuerdan en que esta formación se extiende al sur del país, generando superficies onduladas y caracterizada por lodositas, loess y arenas, de coloración pardo rojizo, incorporando carbonato de calcio de forma variada (Martínez y Ubilla 2004).

En el departamento de Montevideo se compone de depósitos limo-arcillosos pardo amarronados, con concreciones calcáreas, friables y masivas. Las litologías subordinadas que ocurren son arcillas marrones, algo arenosas hacia la base, con concreciones de carbonatos y limos arenosos de tipo loéssicos friables con muchas estructuras de restos orgánicos vegetales de color marrón (Spoturno *et al.* 2004).

Su morfología se caracteriza por la presencia de geoformas de lomadas alargadas. Debido a la importante fertilidad natural de esta litología, la unidad presenta una edafización importante, con desarrollo de suelos de hasta 1,5 metros de potencia (Spoturno *et al.* 2004).

En el departamento de Canelones está ampliamente distribuida, ocupando laderas medias e interfluvios, tapizando en forma discordante otras unidades más antiguas. Genera relieves ondulados de lomadas plano convexas, valles amplios planos, laderas planas con pendientes suaves e interfluvios alargados. Desarrolla la mayor parte de los suelos de la región y aparece con mayor frecuencia inmediatamente por debajo del suelo (Spoturno *et al.* 2004).

A nivel litológico está conformada por materiales finos: arcillitas, limo arcillitas, limos loéssicos. Debido a la presencia de clastos de cuarzo y feldespato en la fracción arena, dispersos en la matriz fina, la roca adquiere carácter fangolítico. Las litologías limosas y arcillosas se presentan hacia la parte media y superior de la secuencia y las fangolíticas hacia el sector basal. Es frecuente la presencia de carbonato de calcio, como cemento o como agrupamientos de distintas formas (muñecas, concreciones, etc). Los sedimentos son masivos

y se observan bioturbaciones (canales de vermes y restos de raíces humificadas) (Spoturno *et al.* 2004).

La unidad se correlaciona con un sistema continental que coincide con algunas de las glaciaciones del Cuaternario.

1. 10. 6. a. Fm. Libertad en Montevideo: yacimiento próximo a la ciudad de La Paz (cantera)

Desde el punto de vista paleontológico Perea *et al.* (2001) y Marchesano *et al.* (2002) describen un acúmulo óseo de tipo *bonebed* en el departamento de Montevideo casi en el límite con Canelones, sobre una cantera de granito próxima a la ciudad de La Paz. La geometría del banco de huesos es de tipo lenticular, con elementos desarticulados de distintos tamaños, mayoritariamente fragmentados y sin orientación. Estos autores consideran el yacimiento como perteneciente a la Fm. Dolores, a diferencia de lo propuesto por Spoturno *et al.* (2004). El acúmulo de huesos está incluido en un paquete sedimentario masivo, constituido de base a tope por una pelita parda con vetas verdosas y concreciones de carbonato (2,25 m de potencia); el *bonebed* de matriz pelítica verdosa con cantos dispersos; una pelita verdosa con cantos (2,0 m de potencia); una pelita parda (1,8 m de potencia) (Marchesano *et al.* 2002). La distribución caótica de los restos, altamente fragmentados y desarticulados, sugiere que se trató de un sistema depositacional de alta energía, como el cauce de un curso de agua donde se depositaron los huesos luego de un proceso de arrastre.

El esmalte de un molar de *Stegomastodon waringi* proveniente de este yacimiento fue datado en 17.620 \pm 100 años A.P. con AMS ¹⁴C, lo que confirma su edad finipleistocénica (Lujanense) (Gutiérrez *et al.* 2005).

1. 6. 6. b. Fm. Libertad en Canelones: Yacimiento Arroyo Vizcaíno (Sauce)

Desde el punto de vista paleontológico, a nivel regional, la unidad es relativamente rica en el registro de fauna de vertebrados. En este departamento es conocido un hallazgo situado en las cercanías de la localidad de Sauce (Spoturno *et al.* 2004). Este yacimiento se conoció en enero de 1997, durante una gran sequía que dejó al descubierto los restos en los sedimentos del arroyo Vizcaíno (latitud 34°35' S, longitud 56°03' W). De este sitio se han recuperado fósiles de varios de los miembros típicos de la megafauna lujanense: *Lestodon, Glyptodon, Doedicurus* y *Panochthus*. Entre los hallazgos se encuentra una clavícula de *Lestodon* con marcas interpretadas como de origen antrópico (Arribas *et al.* 2001; Fariña y Castilla 2007). Desde el punto de vista geomorfológico, se trata de un lugar donde la corriente se hace más profunda, formando un embalse natural sobre un sustrato de sedimentos cretácicos (Fm. Mercedes) (Fariña y Castilla 2007). Cronológicamente, el yacimiento se correlaciona con el Lujanense (Pleistoceno tardío), ya que las dataciones realizadas en la clavícula de *Lestodon* mencionada y en una costilla acompañante del mismo género arrojan una edad de 29.150 \pm 290 años A.P. y 28.200 \pm 230 años A.P. respectivamente (Fariña y Castilla 2007).

1. 10. 7. Yacimiento de Arroio Chuí (Santa Vitória do Palmar, Rio Grande do Sul, Brasil)

Los mamíferos pertenecientes a la megafauna aparecen bien representados en el registro fósil de Rio Grande do Sul, especialmente en los afloramientos de la zona costera.

Los fósiles se encuentran en depósitos de arenas cuarzosas medias y finas, sílice y arcilla, de color variable entre el verde claro y el amarillo verdoso, con esporádicos tonos castaños y ceniza (Soliani Jr., 1973; Paula Couto, 1980). Los principales afloramientos de esta litología se encuentran en las barrancas del Arroio Chuí, en el municipio de Santa Vitória do Palmar, aguas arriba desde el puente situado en la ruta que lleva al Balneario de Hermenegildo. Estos depósitos fueron estudiados por Paula Couto (1939, 1940, 1944; 1948; 1953; 1961), Paula Couto y Souza Cunha (1965), Soliani Jr. (1973) Soliani Jr. y Jost (1974), entre otros.

Varios autores atribuyen una edad Lujanense a la fauna terrestre del municipio de Santa Vitória do Palmar. Además del afloramiento del Arroio Chuí, se menciona otro en la línea de costa actual (Paula-Couto y Souza-Cunha 1965; Soliani Jr 1973; Paula-Couto 1975). En este yacimiento Oliveira (1992) señala también la presencia de fósiles marinos.

Bombin y Klamt (1976) y Paula Couto (1980) comentaron la distribución de la megafauna pleistocénica, describiendo los mamíferos de Rio Grande do Sul, encontrados en ambos yacimientos, como una mezcla de géneros de la fauna Pampeana y Brasílica dentro de América del Sur. Oliveira (1992), basado en índices de similitud, concluye que la fauna encontrada en la planicie costera es una mezcla de géneros de la fauna del Pleistoceno superior de Uruguay y del resto de Rio Grande do Sul.

Con posterioridad a los trabajos pioneros mencionados de Paula Couto y Souza Cunha, Soliani Jr. (1973) y Soliani y Jost (1974) discuten la posición estratigráfica de los mamíferos fósiles de la planicie costera de Rio Grande do Sul. Estos autores sugieren que los sedimentos donde aparecen los fósiles corresponden, según la nomenclatura clásica, a depósitos lagunares y paludales del Pleistoceno superior, acumulados en la Fm. Santa Vitória o, de acuerdo con otros autores, en el Miembro Santa Vitória de la Fm. Chuí. Villwock *et al.* (1986) proponen para los depósitos cuaternarios costeros de Rio Grande do Sul una clasificación basada en el concepto de sistemas depositacionales. Según este modelo los depósitos fosilíferos pertenecerían al Sistema Lagunar III, del Pleistoceno superior.

Figura 1. 7. Arroio Chuí, Municipio de Santa Vitória do Palmar, Rio Grande do Sul, Brasil.



Algunas dataciones obtenidas por ¹⁴C, publicadas por Paula Couto (1968, citado en Oliveira 1995) para la megafauna extinta encontrada en la zona costera de Rio Grande do Sul, indican edades alrededor de los 7.000 años A. P. Por otra parte, Buchmann y Tomazelli (2000) sugieren que los fósiles rodados en la playa provienen de facies lagunares existentes actualmente en la anteplaya y plataforma continental de Rio Grande do Sul. Según estos autores la génesis de los sedimentos lagunares que contienen fósiles de mamíferos encontrados en las barrancas del Arroio Chuí está asociada al origen del sistema depositacional Laguna-Barrera III cuya edad estimada es de 120.000 años A. P (Villwock *et al.* 1986). Buchmann (2002) concluye que a partir de la identificación taxonómica de la fauna de mamíferos gigantes extintos, originalmente, los fósiles de mamíferos colectados en las barrancas del Arroio Chuí y en la línea de playa actual fueron depositados en un ambiente

lagunar durante el Pleistoceno superior (similar al Lujanense argentino), denominado por Villwock *et al.* (1986) como Sistema Depositacional Lagunar III. Siguiendo este modelo, los restos de mamíferos pleistocénicos se habrían preservado en estos extensos sistemas lagunares paralelos a la línea de costa desarrollados en el espacio de retrobarrera correspondiente a la región topográficamente más baja ubicada entre la barrera y los terrenos interiores más antiguos. Además, comparando la tafonomía y la sedimentología, se observan diferencias importantes entre los fósiles de vertebrados terrestres gigantes de las tres áreas de ocurrencia (Buchmann 2002).

En las barrancas del Arroio Chuí pueden encontrarse huesos *in situ*, bien preservados y articulados, y también huesos sueltos y fragmentados, con evidencias de transporte; otros muestran marcas de arañones y ranuras paralelas entre sí y de forma agrupada, lo que podría indicar la acción de necrófagos (Buchmann 2002). El sedimento asociado varía entre arenalimosa a limo-arenosa. La estratigrafía indica que luego de la depositación en un ambiente marino de playa, con la presencia de galerías de atribuidas al género *Sergio* (Crustacea, Decapoda, Callianassidae), se instaló un ambiente lagunar de baja energía, muy favorable para la fosilización de grandes animales, sugiriendo poco o ningún retrabajo posterior a la depositación (Buchmann 2002).

1. 11. Descripción de la organización de esta tesis

Con respecto a la organización de esta tesis, se sigue el esquema que se describe a continuación: en el capítulo 2 se listan los materiales estudiados en el análisis morfológico y morfométrico, en el análisis geoquímico y en la reconstrucción muscular y se describen los métodos generales empleados. En el capítulo 3 se presentan los resultados del análisis sistemático del género. En el capítulo 4 se presentan los resultados del estudio de la abundancia relativa del género para el Lujanense en los sitios ya descritos. El capítulo 5 aborda la paleobiología del género *Lestodon*. En el capítulo 6 se discuten los resultados de esta tesis siguiendo el orden en que fueron presentados, en el capítulo 7 se exponen las principales conclusiones y en el capítulo 8 se presenta la bibliografía consultada. Finalmente, el apéndice contenido en el capítulo 9 incluye el listado completo de materiales relevados para el estudio de abundancia relativa cuyos resultados se presentan en el capítulo 4.

MATERIALES Y MÉTODOS

2. 1. Acrónimos y abreviaturas utilizadas

CAV: Colección del Arroyo del Vizcaíno, Canelones, Uruguay.

CLRC: Colección Luis Castiglioni, Montevideo, Uruguay.

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

MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina.

MACN-S: Museo del Hombre y la Tecnología de Salto, Uruguay.

MGT: Museo de Geociencias de Tacuarembó, Uruguay.

MHD-P: Museo Histórico Departamental de Artigas, Uruguay.

MIAVA: Museo Dr. Carlos Torres de la Llosa, del Instituto Alfredo Vázquez Acevedo, Montevideo, Uruguay.

MLP: Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina.

MMC: Museo Municipal de Colonia "Juan Bautista Rebuffo", Colonia, Uruguay.

MMMP: Museo Municipal de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia", Buenos Aires, Argentina.

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

MMSV (JP): Museu Municipal de Santa Vitória do Palmar, colección Jamil Pereira, Brasil.

MNHNP: Muséum National d'Histoire Naturelle, París, Francia.

MUNHINA: Museo Nacional de Historia Natural y Antropología, Montevideo, Uruguay.

MUNHINA (AR): Museo Nacional de Historia Natural y Antropología, colección Andrés Rindeknecht, Montevideo, Uruguay.

I: incisivo superior

C: canino superior

P: premolar superior

M: molar superior

i: incisivo inferior

c: canino inferior

p: premolar inferior

m: molar inferior

der: derecho

izq: izquierdo

mand: mandibular

2. 2. Lista de materiales

Familia Mylodontidae Subfamilia Lestodontinae

Lestodon armatus

MACN 94 Rama mandibular derecha. <u>Procedencia geográfica:</u> desconocida. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Fm. Pampeana superior".

MACN 5749 Rama mandibular izquierda. <u>Procedencia geográfica</u>: Playa del Barco, Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Fm. Pampeana".

MACN 9398 Porción de cráneo y mandíbula. <u>Procedencia geográfica:</u> Playa del Barco, 10 km al este de Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Fm. Pampeana".

MACN 10826 Rama mandibular izquierda. <u>Procedencia geográfica</u>: barrancas costeras al Norte de Mar del Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Pampeano inferior lacustre".

MACN 10827 Mandíbula. <u>Procedencia geográfica</u>: barrancas costeras al Norte de Mar del Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Pampeano inferior lacustre".

MACN 10829 Mandíbula incompleta.

Procedencia geográfica: barrancas costeras al Norte de Mar del Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina.

Procedencia estratigráfica: "Pampeano inferior" lacustre.

MACN 10830 Cráneo y mandíbula.

<u>Procedencia geográfica:</u> barrancas costeras al Norte de Mar del Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina.

Procedencia estratigráfica: "Pampeano inferior lacustre".

MACN 10833 Parte anterior de cráneo y occipital

Procedencia geográfica: barrancas costeras al Norte de Mar del Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina.

Procedencia estratigráfica: "Pampeano inferior lacustre".

MACN 10834 Parte anterior de cráneo juvenil <u>Procedencia geográfica</u>: barrancas costeras al Norte de Mar del Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina. Prosedencia estratioráfica: "Pampeano inferior lagustro"

Procedencia estratigráfica: "Pampeano inferior lacustre".

MACN 11687 Cráneo casi completo, juvenil.

<u>Procedencia geográfica</u>: río Carcarañá, provincia de Santa Fe, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Pampeano".

MLP 3-3 Cráneo, mandíbula y esqueleto incompleto. <u>Procedencia geográfica</u>: San Antonio de Areco, provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Pampeano".

MLP 3-9 Mandíbula casi completa, juvenil. <u>Procedencia geográfica</u>: desconocida. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Fm. Pampeana".

MLP 3-16 Gran parte de cráneo sin cubierta superior, ambos caniniformes. <u>Procedencia geográfica</u>: provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Fm. Pampeana".

MLP 3-29 Cráneo y mandíbula incompletos. <u>Procedencia geográfica</u>: desconocida. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Pampeano".

MLP 3-30 Cráneo y mandíbula parcialmente restaurados. <u>Procedencia geográfica</u>: desconocida. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Pampeano".

MLP 3-35 Rama mandibular izquierda. <u>Procedencia geográfica</u>: provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Fm. Pampeana".

MLP 3-40 Mandíbula con mitad posterior de la rama mandibular derecha restaurada. <u>Procedencia geográfica</u>: desconocida. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Fm. Pampeana".

MLP 3-41 Mandíbula incompleta. <u>Procedencia geográfica</u>: desconocida. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Fm. Pampeana".

MMC 858 Cráneo y mandíbula bastante restaurados. <u>Procedencia geográfica</u>: bahía de Colonia, Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: desconocida.

MPRSC 807 Cráneo completo, muy bien conservado. <u>Procedencia geográfica</u>: bahía de Colonia, Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: desconocida

MPRSC 899 Mandíbula. <u>Procedencia geográfica</u>: bahía de Colonia, Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: desconocida.

MPRSC 1020 Cráneo y mandíbula. <u>Procedencia geográfica</u>: bahía de Colonia, Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: desconocida

Lestodon australis

MACN 9470 Cráneo y mandíbula. <u>Procedencia geográfica</u>: Playa del Barco, 10 km al Este de Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: Pleistoceno.

Lestodon sp.

CAV s/n Pelvis incompleta. <u>Procedencia geográfica</u>: Arroyo Vizcaíno, Sauce, departamento de Canelones, Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: Fm. Libertad.

CAV s/n Tibia. <u>Procedencia geográfica</u>: Arroyo Vizcaíno, Sauce, departamento de Canelones, Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: Fm. Libertad.

CAV s/n Costilla. <u>Procedencia geográfica</u>: Arroyo Vizcaíno, Sauce, departamento de Canelones, Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: Fm. Libertad.

CAV 121 Húmero. <u>Procedencia geográfica</u>: Arroyo Vizcaíno, Sauce, departamento de Canelones, Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: Fm. Libertad.

CLRC 491 Tibia. <u>Procedencia geográfica</u>: yacimiento cercano a la Paz, departamento de Montevideo, Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: Fm. Libertad

FC-DPV s/n Tibia. <u>Procedencia geográfica</u>: Uruguay <u>Procedencia estratigráfica</u>: desconocida

FC-DPV s/n Tibia. <u>Procedencia geográfica</u>: Uruguay <u>Procedencia estratigráfica</u>: desconocida

FC DPV s/n Tibia. <u>Procedencia geográfica</u>: Uruguay <u>Procedencia estratigráfica</u>: desconocida

FC-DPV s/n Molariforme. <u>Procedencia geográfica</u>: balneario San Luis, departamento de Canelones, Uruguay <u>Procedencia estratigráfica</u>: Fm. Libertad?

FC-DPV 2311 Radio. <u>Procedencia geográfica</u>: Arroyo El Caño, departamento de Colonia, Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: Pleistoceno superior.

FC-DPV 2312 Astrágalo. <u>Procedencia geográfica</u>: Arroyo El Caño, departamento de Colonia, Uruguay. Procedencia estratigráfica: Pleistoceno superior.

FC-DPV 2314 Costilla. Procedencia geográfica: Arroyo El Caño, departamento de Colonia, Uruguay. Procedencia estratigráfica: Pleistoceno superior.

MACN 2753 Tibia derecha. <u>Procedencia geográfica</u>: Luján, provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: Lujanense.

MACN 6359 Tibia izquierda.

Procedencia geográfica: Miramar, Punta Hermengo, provincia de Buenos Aires, Argentina. Procedencia estratigráfica: "Pampeano". Lujanense.

MACN 9482 Tibia izquierda. <u>Procedencia geográfica</u>: Playa del Barco, provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: desconocida.

MACN 9483 Tibia derecha. <u>Procedencia geográfica</u>: Playa del Barco, 10 km al este de Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Pampeano inferior lacustre".

MACN 9675 Tibia derecha. <u>Procedencia geográfica</u>: margen del Quequén Salado, provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Pampeano medio".

MACN 10723 Tibias izquierda y derecha. <u>Procedencia geográfica</u>: Mar del Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Pampeano inferior lacustre".

MACN 13726 Tibia derecha. <u>Procedencia geográfica</u>: Arroyo Frías desembocadura Paraná, provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Pampeano".

MACN 13580 Tibia izquierda. <u>Procedencia geográfica</u>: Necochea, provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Fm. Pampeana".

MACN 13915 Tibia derecha. <u>Procedencia geográfica</u>: Necochea, provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Pampeano".

MACN 14151 Tibia derecha. <u>Procedencia geográfica</u>: Puente carretero de Santa Fe, río Carcarañá, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Pampeano". MACN 14383 Tibia derecha.

Procedencia geográfica: río Arrecifes, Marcelino Ugarte (Salto), provincia de Buenos Aires, Argentina.

Procedencia estratigráfica: "Pampeano superior"

MACN 14704 Tibia izquierda. <u>Procedencia geográfica</u>: provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Pampeano".

MACN 14724 Tibia izquierda. <u>Procedencia geográfica</u>: arroyo Cululú, Esperanza, provincia de Santa Fe, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Pampeano".

MIAVA s/n Tibia izquierda. <u>Procedencia geográfica</u>: Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: desconocida.

MLP s/n Tibia izquierda. <u>Procedencia geográfica</u>: desconocida. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Fm. Pampeana".

MLP 3-20 Tibia izquierda. <u>Procedencia geográfica</u>: desconocida. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Fm. Pampeana".

MLP 3-48 Tibia izquierda. <u>Procedencia geográfica</u>: Tapalqué, provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Fm. Pampeana".

MLP 3-49 Tibia izquierda. <u>Procedencia geográfica</u>: desconocida. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Fm. Pampeana".

MLP 3-55 Tibia izquierda. <u>Procedencia geográfica</u>: Tapalqué, provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Fm. Pampeana".

MLP 3-56 Tibia derecha. <u>Procedencia geográfica</u>: Luján, provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Fm. Pampeana".

MLP 3-57 Tibia derecha. <u>Procedencia geográfica</u>: desconocida. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Fm. Pampeana".

MLP 3-62 Tibia izquierda. <u>Procedencia geográfica</u>: desconocida. <u>Procedencia estratigráfica</u>: "Fm. Pampeana". MLP 3-728 Tibia izquierda.

Procedencia geográfica: barrancas del Río Paraná, provincia de Entre Ríos, Argentina. Procedencia estratigráfica: "Pampeano" Fm. Hernandarias, Pleistoceno inferior a superior.

MLP 3-922 Tibia derecha. <u>Procedencia geográfica</u>: desconocida. <u>Procedencia estratigráfica</u>: desconocida.

MLP 25-XII-2 MLP 3-922 Tibia derecha. <u>Procedencia geográfica</u>: arroyo Chelforó, Ayacucho, provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: Lujanense, Miembro Guerrero Fm. Luján.

MLP 40 26-IV 1 Tibia izquierda.

<u>Procedencia geográfica</u>: río Samborombón, Brandsen, provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: Lujanense, Miembro Guerrero Fm. Luján.

MLP 44-XII-28-22 Tibia izquierda. <u>Procedencia geográfica</u>: río Arrecifes, Marcelino Ugarte (Salto), provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: desconocida.

MMC s/n Tibia derecha. <u>Procedencia geográfica</u>: departamento de Colonia, Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: desconocida.

MMC s/n Tibia derecha. <u>Procedencia geográfica</u>: departamento de Colonia, Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: desconocida.

MMC 400 Tibia derecha. <u>Procedencia geográfica</u>: departamento de Colonia, Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: desconocida.

MUNHINA s/n Tibia. <u>Procedencia geográfica</u>: Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: desconocida.

MUNHINA s/n Tibia izquierda. <u>Procedencia geográfica</u>: Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: desconocida.

MUNHINA 17 Tibia derecha. <u>Procedencia geográfica</u>: Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: desconocida.

MUNHINA 101 Tibia derecha. <u>Procedencia geográfica</u>: Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: desconocida. MUNHINA 151 Tibia derecha. <u>Procedencia geográfica</u>: departamento de Cerro Largo, Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: desconocida.

MUNHINA 191 Tibia izquierda. <u>Procedencia geográfica</u>: Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: desconocida.

MUNHINA 910 Tibia derecha. <u>Procedencia geográfica</u>: Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: desconocida.

MUNHINA 1169 Tibia izquierda. <u>Procedencia geográfica</u>: Playa Honda, departamento de Colonia, Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: desconocida.

MUNHINA (AR) s/n Tibia izquierda. <u>Procedencia geográfica</u>: Arroyo El Caño, departamento de Colonia, Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: Pleistoceno superior.

MUNHINA (AR) 300 Tibia izquierda. <u>Procedencia geográfica</u>: Arroyo El Caño, departamento de Colonia, Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: Pleistoceno.

MUNHINA (AR) 164 Tibia derecha. <u>Procedencia geográfica</u>: Arroyo El Caño, departamento de Colonia, Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: Pleistoceno superior.

Subfamilia Mylodontinae Glossotherium robustum

MLP 83-XI-5-1 Osteodermos. <u>Procedencia geográfica</u>: Pdo. de Lobería, provincia de Buenos Aires, Argentina. <u>Procedencia estratigráfica</u>: Fm. La Postrera. Lujanense tardío (cercano a los 11.000 años radiocarbono A.P.)

Familia Glyptodontidae

Glyptodon sp.

CLRC 491Placa. <u>Procedencia geográfica</u>: yacimiento cercano a la Paz. Departamento de Montevideo, Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: Fm. Libertad.

FC-DPV 2316 Placa. <u>Procedencia geográfica</u>: Arroyo El Caño, departamento de Colonia, Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: Pleistoceno superior.

Panochthus sp.

CLRC 491 491Placa. <u>Procedencia geográfica</u>: yacimiento cercano a la Paz. Departamento de Montevideo, Uruguay.
<u>Procedencia estratigráfica</u>: Fm. Libertad. FC-DPV 2317 Placa. <u>Procedencia geográfica</u>: Arroyo El Caño, departamento de Colonia, Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: Pleistoceno superior.

Familia Camelidae

Hemiauchenia? sp.

FC-DPV 2313 Metapodio <u>Procedencia geográfica</u>: Arroyo El Caño, departamento de Colonia, Uruguay. <u>Procedencia estratigráfica</u>: Pleistoceno superior.

La lista completa de materiales relevados en el estudio de abundancia relativa (con excepción de los incluidos en esta sección) puede encontrarse en el apéndice (capítulo 9).

2.3. Métodos

2. 3. 1. Sistemática

En el estudio morfológico de los cráneos se prestó especial atención a aquellos en los que la sutura nasofrontal, mencionada como diagnóstica por Esteban (1996), resultaba visible, como en el MACN 9470 atribuido a *L. australis* por Kraglievich (1924, 1934) y Esteban (1996), el MACN 11687 y el MLP 3-3, atribuidos a *L. armatus*. Se revisó también el ancho posterior, anterior y transverso de los nasales y la forma del foramen magnum. Las medidas transversas del cráneo (ancho mínimo del hocico, ancho máximo del hocico, ancho mínimo postorbital, ancho anterior del paladar, ancho del paladar, ancho bimastoideo y ancho premastoideo) se compararon con su largo total, siguiendo el criterio usado por Stock (1917) y empleado por McDonald (2006) para diferenciar dos morfotipos de *Paramylodon*, uno grácil y otro robusto, que pueden ser atribuidos a macho y hembra de la misma especie. Esta comparación se efectuó para aquellos casos en que esta medida se encontrara disponible, como en los ejemplares MLP 3-3, MLP 3-29, MACN 9470 y MPRSC 807. Para la comparación en el ejemplar MACN 11687 se usó la media de *L. armatus* como medida para el largo total, al no encontrarse ésta disponible en ese ejemplar.

El desvío estándar es una medida de variación usada habitualmente para mostrar la dispersión de los valores individuales alrededor de la media de una distribución dada. Se consideró una distribución normal en las poblaciones originales. Se obtuvieron los valores de media y desvío estándar para las medidas craneales de *Lestodon armatus* y luego se compararon con las medidas craneales de *L. australis*. Para este trabajo de tesis se tomaron las medidas craneanas y mandibulares correspondientes a los cráneos completos y mandíbulas que se detallan a continuación: MACN 9470, MACN 10830, MACN 11687, MLP 3-3, MLP 3-29, MLP 3-30, MPRSC 807, MPRSC 899 y MPRSC 1020, utilizando calibre y cinta métrica. Las restantes medidas fueron tomadas de Esteban (1996). La curva normal trazada para una distribución en particular dependerá del valor de la media, de la desviación estándar y del número de observaciones de la muestra. Se ha tomado la curva normal estándar de media 0 y desvío estándar 1. En este caso, el área entre la media ± 1 desvío estándar incluirá el 68,26% de la distribución, el área entre la media ± 2 desvíos estándar incluirá el 95,46% de la distribución y el área entre la media ± 3 desvíos el 99,73% de la distribución (Sokal y Rohlf 1979).

A continuación se describen las medidas craneanas, mandibulares y dentarias utilizadas en el análisis morfométrico del cráneo definidas en Esteban (1996). Medidas craneanas:

AAP: ancho anterior del paladar (entre los bordes internos del alvéolo de los caniniformes).

AB: ancho bimastoideo (sobre el estilohyal).

ABE: ancho bicondiloideo externo.

ABI: ancho bicondiloideo interno.

AH: ancho máximo del hocico (sobre el reborde alveolar externo de los caniniformes).

AI: ancho infraorbital (entre los forámenes infraorbitales).

AMH: ancho mínimo del hocico (delante de la apófisis zigomática del maxilar).

AMP: ancho mínimo postorbital (en la constricción postorbitaria del frontal).

AP: ancho del paladar (entre los bordes internos del alvéolo de M4).

APR: ancho premastoideo (en la constricción premastoidea).

HC: altura del cráneo.

HFM: altura del foramen magnum.

HH: altura del hocico (sobre la línea media vertical).

LCMA: longitud caninomaxilar (desde el borde anterior del caniniforme hasta el de las apófisis palatinas del maxilar).

LCMO: longitud caninomolariforme (desde el borde anterior del M1 hasta el borde posterior del caniniforme).

LMC: longitud maxilocondilar (desde el margen anterior de los maxilares hasta el margen posterior de los cóndilos).

LMP: longitud molarpalatina (desde el borde posterior del M4 hasta la escotadura postpalatina).

LO: longitud occipital (desde el borde posterior de M4 hasta el margen posterior de los cóndilos occipitales).

LP: longitud palatina (desde el margen anterior de las apófisis palatinas del maxilar hasta la escotadura postpalatina).

LR: longitud rostral (desde el borde de la órbita, sobre la línea que pasa por el borde inferior del foramen lacrimal, hasta el borde lateral del maxilar).

LSM: longitud de la serie molariforme (medida según los alvéolos).

LT: longitud total (desde el margen anterior de los premaxilares hasta el margen posterior de los cóndilos occipitales).

Medidas mandibulares:

Aac: ancho de la apófisis coronoidea (en la base, sobre la línea que pasa por el borde inferior de la cavidad sigmoidea).

Ac: ancho del cóndilo.

Ami: ancho del margen incisivo.

Amp: ancho mínimo predentario (en la constricción por delante del caniniforme).

Earh: espesor anterior de la rama horizontal (entre caniniforme y M1).

Epr: espesor posterior de la rama horizontal (entre M2 y M3).

Harh: altura anterior de la rama horizontal (por delante del caniniforme).

Hprh: altura posterior de la rama horizontal (entre M2 y M3).

Hrh: altura de la rama horizontal (entre caniniforme y M1).

Lc: longitud del cóndilo Lrh: longitud de la rama horizontal (desde el margen incisivo hasta el borde posterior del M4).

Lcm: longitud caninomolariforme (desde el borde posterior del canino hasta el borde anterior del M1).

Lp: longitud predentaria (desde el margen incisivo hasta el borde anterior del caniniforme).

Lsd: longitud de la serie dentaria (medida según los alvéolos).

Lsm: longitud de la serie molariforme (medida según los alvéolos).

Lss: longitud de la sutura sinfisaria.

Lt: longitud total (desde el margen incisivo hasta el borde posterior del cóndilo).

Medidas dentarias:

Ap: diámetro anteroposterior.

T: diámetro transverso.

Para el caso del último molariforme inferior se tomaron dos diámetros transversos, del lóbulo anterior (Tm3A) y del lóbulo posterior (Tm3P).

2. 3. 2. Abundancia relativa de *Lestodon* en el contexto de la megafauna lujanense en Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio Grande do Sul, Brasil

Para el relevamiento del material fósil se consideró el Lujanense, incorporando la división planteada por Cione y Tonni (1999; 2001) en Bonaerense y Lujanense. En estos trabajos el Bonaerense se planteó como una unidad independiente del Lujanense, que comprende al Pleistoceno medio, entre 780.000 años A. P. y 130.000 años A. P. y el Lujanense se ubicó entre 130.000 años A. P. y 8.500 años A. P. Por último, se consideró el establecimiento de la biozona de *Ctenomys kraglievichi* (Verzi *et al.* 2004), tomada en Cione y Tonni (2005), para restringir el comienzo del Bonaerense a alrededor de 400.000 años A. P. (Merino *et al.* 2007; Soibelzon *et al.* 2009).

Para el material que no fue posible asignar con precisión al Lujanense, se tomó el lapso Bonaerense-Lujanense (es decir involucrando aproximadamente los últimos 400.000 años A. P.) (Merino *et al.* 2007; Soibelzon *et al.* 2009).

Se consideró la asignación de los taxones a nivel de género, criterio utilizado generalmente para categorizar la estructura trófica debido a que el nivel de resolución específico no siempre está disponible en todo el registro (Badgley y Behrensmeyer 1995). En los casos en que las determinaciones no lo permitieron, se trabajó a nivel de familia.

El material relevado incluye las colecciones asignables al Lujanense de los siguientes museos: MGT, MMMP, MLP, MACN, MACN-S, MHD-P, MMSV (JP), FC-DPV, MUNHINA (AR). También se incorporaron materiales pertenecientes a la colección FC-DPV atribuidos a la edad en estudio según Ubilla (1996). Se incluyó también material de la CLRC, colección que se encuentra en proceso de formalización, cuyo destino será el MUNHINA.

Se incluyó material con datos precisos estratigráficos y geográficos; se incluyó también material sin detalles de localidad siempre que estuviera comprendido en el área de estudio.

El material del MMSV (JP), fue considerado junto con el de Uruguay, por provenir exclusivamente de un solo yacimiento (Arroio Chuí).

Para la Argentina solo se incluyó material de la provincia de Buenos Aires, que fue considerado en su totalidad y además se realizó un conteo diferencial de los restos de las localidades de Luján, Paso Otero y Quequén Salado-Indio Rico. Cada una de estas localidades posee una fauna local característica cuyo conjunto define la asociación faunística típica del Lujanense.

Se estimó la abundancia de los especímenes e individuos preservados tomando el número de especímenes identificables (NISP: "number of identified specimens", número de

especímenes que pueden ser referidos a un taxón o parte esqueletaria entendiendo por especímen un hueso, un diente, o un fragmento de éstos) (Klein y Cruz Uribe 1984; Lyman 1994). Klein y Cruz Uribe (1984) concluyen que los índices preferidos son NISP y MNI (mínimo número de individuos necesario para justificar todos los especímenes de un taxón).

Se utilizó el NISP de cada especie como estimador de su abundancia en la asociación, ya que los conteos de MNI tienden a disminuir los valores de las especies más comunes y a sobreestimar aquellos de las especies raras (Damuth 1982; Arribas y Palmqvist 1998). En los conteos de NISP no se consideraron las placas de gliptodontes ni las astas de artiodáctilos, salvo cuando constituyeran el único hallazgo de una localidad.

Los taxones fueron clasificados según su masa tomando como referencia cuatro categorías de tamaño: (i) menor de 10 kg; (ii) entre 10 y 100 kg; (iii) entre 100 y 1000 kg; (iv) mayor de 1000 kg.

Los datos de las masas corporales fueron tomados según se especifica en la tabla 2. 1. Para los casos en que no se encontró disponible una estimación de masa, se utilizaron los datos de aquellas especies cercanamente emparentadas y morfológicamente similares (Prevosti y Vizcaíno 2006); por ejemplo, en el caso de *Neolicaphrium* (Mammalia, Litopterna, Proterotheriidae), la masa se tomó como la de *Ozotoceros* (Mammalia, Artiodactyla, Cervidae), ya que este proterotérido habría tenido un tamaño similar al de este cérvido (Bond *et al.* 2001).

Tabla 2. 1. Lista de taxones utilizados en los cálculos de abundancia relativa. Se indica

 la categoría de tamaño, la masa estimada y la referencia de donde se obtuvo la masa.

Taxón	Categoría de tamaño	Masa (kg)	Referencia	Observaciones
Cervidae indet	ii	50	Nowak 1991; Prevosti y Vizcaíno 2006	promedio
Cervidae Morfotipo A	ii	50	Nowak 1991; Prevosti y Vizcaíno 2006	promedio
Cervidae Morfotipo B	ii	50	Nowak 1991; Prevosti y Vizcaíno 2006	promedio
Antifer	.: 11	50	Nowak 1991	
Ozotoceros	 11	32,5	Nowak 1991	
Morenelaphus	.: 11	50	Prevosti y Vizcaíno 2006	
Paraceros	ii	50	Prevosti y Vizcaíno 2006	
Camelidae indet	ii	70	Nowak 1991	promedio
Catagonus	 11	35	Nowak 1991	
Hemiauchenia	111	191,5	Esta tesis, ecuaciones de Scott (1990) para la tibia	promedio de las masas obtenidas a partir de las siete ecuaciones

Tabla 2. 1. (continuación) Lista de taxones utilizados en los cálculos de abundancia relativa.

Taxón	Categoría de tamaño	Masa (kg)	Referencia	Observaciones
Lama	.: 11	100	Nowak 1991	
Tayassu	ii	22	Nowak 1991	
Hippidion	 111	476	Fariña et al. 1998	media geométrica
Equus (A)	 111	250	Nowak 1991	
Tapirus	 111	250	Nowak 1991	
Stegomastodon	iv	5946	Fariña <i>et al.</i> 1998 promedio de media geon aritmética	
Mylodon	iv	1000	Prevosti y Vizcaíno 2006	
Lestodon	iv	2590	Fariña et al. 1998	promedio de media geométrica y aritmética
Glossotherium	iV	1302	Fariña et al. 1998	promedio de media geométrica y aritmética
Scelidotherium	111	826	Fariña et al. 1998	promedio de media geométrica y aritmética
Catonyx	 111	807	Toledo (1996)	
Megatherium	iv	4584	Fariña et al. 1998	promedio de media geométrica y aritmética
Neuryurus	iv	1000	Prevosti y Vizcaíno 2006	
Glyptodon	 111	633	Fariña et al. 1998	promedio de media geométrica y aritmética
Panochthus	 111	795	Fariña et al. 1998	promedio de media geométrica y aritmética
Doedicurus	iv	1041	Fariña et al. 1998	promedio de media geométrica y aritmética
Neosclerocalyptus	 111	250	Prevosti y Vizcaíno 2006	
Plaxhaplous	iv	1300	Prevosti y Vizcaíno 2006	
Chaetophractus	i	1,44	Nowak 1991	
Tolypeutes	i	1,53	Nowak 1991	
Eutatus	iii	200	Prevosti y Vizcaíno 2006	
Dasypus	i	5,5	González 2001	
Propraopus	 111	200	Prevosti y Vizcaíno 2006	
Pampatherium	 111	200	Prevosti y Vizcaíno 2006	
Dolichotis	.: 11	12,5	Nowak 1991	
Holochilus	i	0,35	González 2001	
Lundomys	i	0,37	González 2001	
Reithrodon	i	0,086	Nowak 1991	
Coendou	i	2,95	Nowak 1991	
Hydrochaerus	ii	53	Nowak 1991	

Tabla 2. 1. (continuación) Lista de taxones utilizados en los cálculos de abundancia relativa.

Taxón	Categoría de tamaño	Masa (kg)	Referencia	Observaciones	
Neochoerus	.: 11	63	Prevosti y Vizcaíno 2006		
Myocastor	i	7,5	Nowak 1991		
Cavia	i	1	Nowak 1991	Nowak 1991	
Galea	i	0,45	Nowak 1991		
Ctenomys	i	0,4	Nowak 1991		
Akodon	i	0,0275	Nowak 1991		
Calomys	i	0,034	Nowak 1991		
Necromys	i	0,55	González 2001		
Microcavia	i	0,35	Nowak 1991		
Lagostomus	i	4,875	Nowak 1991		
Neolicaphrium	.: 11	32,5	Bond et al. 2001		
Macrauchenia	111	909	Fariña et al. 1998		
Toxodon	iv	1415	Fariña <i>et al.</i> 1998 promedio de media geomé aritmética		
Didelphis	i	3,8	Nowak 1991		
Lestodelphis	i	1,25	Nowak 1991		
Smilodon	111	304	Fariña et al. 1998		
Felis (Puma)	 11	50,4	Prevosti y Vizcaíno 2006		
Panthera	 111	109	González 2001		
Canidae indet	 11	11,6	Prevosti y Vizcaíno 2006, Nowak 1991	promedio Dusicyon y Pseudalopex	
Dusicyon	ii	14,7	Prevosti y Vizcaíno 2006	promedio de media geométrica y aritmética	
Conepatus	i	3,4	Nowak 1991		
Chrysocyon	.: 11	23,4	González 2001		
Canis	.: 11	32,3	Prevosti y Vizcaíno 2006		
Cerdocyon	i	6,5	González 2001		
Pseudalopex	i	8,5	Nowak 1991		
Lontra	i	8,5	Nowak 1991		
Arctotherium	iii	235	Soibelzon y Tartarini en prensa	promedio de rango de masas para <i>A. wingei, A. bonariense</i> y <i>A. tarijense</i>	

El modelo usado en este trabajo para evaluar la abundancia relativa de los restos en la paleocomunidad Lujanense es el de Damuth (1982). La base teórica del modelo radica en las ecuaciones alométricas que relacionan la biomasa corporal media de las especies, la densidad de población y las tasas de renovación. Entonces, en una asociación fósil en que no existan sesgos tafonómicos, la regresión por mínimos cuadrados del logaritmo del número de especies

contra el logaritmo de la masa corporal debe tener una pendiente de -1.05 ± 0.25 (Damuth 1982). Para corregir las pérdidas de información ocasionadas por los sesgos tafonómicos, se recalculó la abundancia relativa tomando en cuenta los sesgos preservacionales. El análisis se restringió por niveles tróficos. El nivel de los consumidores primarios es el más adecuado para estos análisis, ya que resultan abundantes en las comunidades, son muy diversos y difieren considerablemente en tamaño (son necesarias diferencias de dos órdenes de magnitud al menos para obtener ajustes estadísticamente confiables del modelo) (Damuth 1982; Arribas y Palmqvist 1998).

Miljutin (2009) propone que la determinación de las estrategias ecológicas de las especies permite condensar la información ecológica y expresarla en términos evolutivos. Según este autor, estrategia ecológica se refiere a las adaptaciones de las especies frente a factores ambientales, como factores climáticos, ritmo circadiano, sustrato, alimento y depredadores. Miljutin (2009) plantea que los nombres de las estrategias ecológicas como acuático, terrestre, arbóreo, herbívoro, etc., han sido ampliamente utilizados en la literatura zoológica por mucho tiempo; desafortunadamente, el proceso por el cual se determinan dichas estrategias de las especies se ha visto perjudicado por dificultades metodológicas y un desarrollo insuficiente de la nomenclatura adecuada (Miljutin 2009). Con respecto a las estrategias ecológicas de alimentación, a pesar de la existencia de una gran variedad, éstas pueden agruparse en algunas pocas categorías (Miljutin 2009). Un ejemplo es la categorización de animales en carnívoros, omnívoros o herbívoros, en la que la primera describe a los comedores de animales, la segunda a los comedores de vegetales y la última se refiere a aquellas especies que se alimentan tanto de animales como de vegetales (Miljutin 2009). Según Miljutin (2009: 66) "This classification is clear-cut, but it does not work" (ver Miljutin 2009 para una discusión completa sobre este tema). Este autor define las principales estrategias de alimentación de los mamíferos en tres categorías: animalívoros son los animales en los cuales el alimento de origen animal constituye más del 50% de su ingesta anual; herbívoros son animales en los que las partes vegetativas de las plantas (hojas, tallos y raíces) constituyen más del 50% de su ingesta anual; finalmente, los frugívoros son aquellos animales que consumen varios tipos de alimentos, pero los de origen animal y las partes vegetativas de las plantas constituyen menos 50% de su ingesta anual (Miljutin 2009). Los representantes de estos tres grupos no solamente se alimentan de elementos distintos, sino que también tienen diferentes comportamientos de forrajeo: en términos comportamentales son cazadores, pastadores y recolectores, respectivamente (Miljutin 2009). Estos grupos representan las tres partes principales de un continuo de estrategias de alimentación (Miljutin 2009).

En los estudios de abundancia los taxones incluidos en el nivel de los consumidores primarios fueron definidos según Miljutin (2009), abarcando los taxones considerados a priori como herbívoros y frugívoros. También se realizaron los análisis correspondientes para el nivel de los consumidores secundarios, incluyendo en este nivel trófico los taxones considerados a priori como animalívoros (Miljutin 2009).

2. 3. 2. a. Taxonomía de los consumidores primarios

I. Camelidae (Mammalia, Artiodactyla)

Para los Camelidae se siguió el criterio de Scherer et al. (2004, 2007), quienes reconocen los registros de Hemiauchenia Gervais y Ameghino 1880 para el Ensenadense, Bonaerense y Lujanense en Argentina y Uruguay, según Menégaz y Ortiz-Jaureguizar (1995), Cione y Tonni (1995c, 1999), Cione et al. (1999), Ubilla y Perea (1999) y Ubilla (2004). Scherer et al. (2004, 2007) reconocen también los registros de Paleolama Gervais 1869 para la Edad Ensenadense de Bolivia según Marshall et al. (1984) y MacFadden y Shockey (1997) y para el Lujanense de Brasil, Chile, Perú, Venezuela, Bolivia, Ecuador y Paraguay según Marshall et al. (1984) y Cartelle et al. (1989). Los camélidos fósiles de Rio Grande do Sul analizados por Scherer et al. (2007) fueron atribuídos a Hemiauchenia paradoxa Gervais y Ameghino 1880, que es considerada la única especie válida para Uruguay y Argentina por la mayoría de los autores (ver Scherer et al. 2007 y referencias citadas allí). Scherer et al. (2007) no encontraron hasta el momento diferencias morfológicas importantes en el poscráneo de P. major Winge 1906 y H. paradoxa; dado que la muestra de especímenes de H. paradoxa estudiados era pequeña, consideran que "...to test the hypothesis whether there is a real difference in such bone proportions, a larger sample is necessary, but in paleontological research is not always available" (Scherer et al. 2007: 50). Por este motivo, estos autores sustentan la distinción entre P. major y H. paradoxa a partir de sus caracteres dentales y asignan el material poscraneal de Rio Grande do Sul tentativamente a H. paradoxa (Scherer et al. 2007).

II. Cervidae (Mammalia, Artiodactyla)

Gilbert *et al.* (2006) proponen la subdivisión de la familia Cervidae en dos subfamilias, Cervinae y Capreolinae, para reconciliar los resultados filogenéticos de su trabajo con la taxonomía. Según estos autores, la subfamilia Cervinae está compuesta por las tribus Cervini y Muntiacini; en la subfamilia Capreolini, proponen retener tres tribus: Capreolini (que incluye los géneros *Capreolus* Gray 1821e *Hydropotes* Swinhoe 1870), Alceini compuesta solo por *Alces* Gray 1821 y la tribu Odocoileini con los géneros *Rangifer* Hamilton-Smith 1827 y todos los géneros americanos (*Mazama* Rafinesque 1817, *Odocoileus* Rafinesque 1832, *Blastoceros* Wagner 1844, *Hippocamelus* Leuckart 1816, *Ozotoceros* Ameghino 1891 y *Pudu* Gray 1852) (Gilbert *et al.* 2006).

Los datos moleculares sugieren que la familia se originó y diversificó en Asia central durante el Mioceno tardío y que los Odocoileini se dispersaron en América del Norte durante el límite Mioceno-Plioceno, experimentando una radiación adaptativa en América del Sur luego de su dispersión a través del istmo de Panamá (Gilbert et al. 2006). Los análisis moleculares de estos autores sugieren además que la evolución de los ciervos en América durante el Plioceno fue más compleja: encontraron al género Mazama como polifilético, dado que M. americana Erxleben 1777 se agrupa con Odocoileus, mientras que M. gouazoubira Fischer 1814 se agrupa con los géneros endémicos sudamericanos (Blastocerus, Hippocamelus, Pudu y Ozotoceros). Gilbert et al. (2006) interpretan que América del Sur fue colonizada al menos dos veces: la primera por el antepasado del clado sudamericano en el Plioceno temprano y la segunda por M. americana y O. virginianus Zimmermann 1780 en el límite Plio-Pleistoceno (Gilbert et al. 2006). Apoyando este escenario, el ancestro común de las especies endémicas de América del Sur está datado entre los 3,4 y 4,9 millones de años A. P., lo cual concuerda con el levantamiento del istmo de Panamá (Gilbert et al. 2006). El registro fósil indica que las formas enanas relacionadas con los géneros Pudu y Mazama evolucionaron como formas pequeñas del Neotrópico durante el Plio-Pleistoceno, que descienden de ancestros neárticos de mayor tamaño y con cornamentas más desarrolladas (Gilbert et al. 2006 y referencias citadas allí). Las inferencias morfológicas de Gilbert et al. (2006) sustentan esta hipótesis pero sugieren que adaptaciones similares fueron adquiridas independientemente en M. americana y en el clado de venados y cérvidos de América del Sur.

III. Tayassuidae (Mammalia, Artiodactyla)

La sistemática de los Tayassuidae sudamericanos, tanto fósiles como vivientes, es poco clara, debido a distintos factores, entre los que se puede mencionar la diferente valoración de algunos caracteres por parte de diversos autores, así como la discontinuidad en su estudio, o el descubrimiento de nuevos taxones, tanto fósiles como vivientes (Menégaz y Ortiz Jaureguizar 1995).

El "grupo de *Platygonus*" está formado por pecaríes de gran tamaño, que incluye al género homónimo (*Platygonus* Le Conte 1848), con varias especies, originario de América del Norte y que se registra desde el Plioceno tardío hasta el Pleistoceno temprano (Menégaz y Ortiz Jaureguizar 1995). La revisión más reciente realizada en el grupo de los tayasuídos por Gasparini (2007) reconoce las siguientes especies de *Platygonus*: *Platygonus kraglievichi* Rusconi

1930 para el Marplatense (Plioceno tardío) de Argentina; *Platygonus scagliai* Reig 1952 para el Marplatense, Subedades Barrancolobense y Sanandresense (Plioceno tardío-Pleistoceno temprano) de Argentina; *Platygonus chapadmalensis* Ameghino 1908 para el Chapadmalalense? (Plioceno medio)-Marplatense, Subedad Vorohuense (Plioceno tardío) de Argentina; *Platygonus marplatensis* Reig 1952 para el Chapadmalalense (Plioceno temprano-tardío)-Marplatense, Subedad Sanandresense (Plioceno tardío) de Argentina y *Platygonus cinctus* Ameghino 1886 para el Ensenadense (Pleistoceno temprano-Pleistoceno medio) de Argentina.

El "grupo de *Catagonus*" está formado por pecaríes de tamaño mediano a muy grande. La taxonomía y nomenclatura que dan nombre al grupo son controvertidas (Menégaz y Ortiz Jaureguizar 1995 y referencias citadas allí). Wetzel (1977) incluyó como sinónimo de *Catagonus* Ameghino 1904 al subgénero fósil *Platygonus (Parachoerus)*, al que Rusconi, quien propusiera originalmente el género (Rusconi 1930), le incluyó la especie *Platygonus (Parachoerus) rebuffoi*, de edad Lujanense (Rusconi 1952). Menégaz y Ortiz Jaureguizar (1995) coinciden con Wetzel (1977) en que la forma viviente es indistinguible de las de edad Lujanense encontradas en Argentina y Uruguay y en los depósitos prehispánicos de *Parachoerus* Rusconi 1930 ubicados en el NO argentino. Este no es el caso con el género *Brasiliochoerus* Rusconi 1930, que Wetzel (1977) en cuentra diferente de *Catagonus* en la presencia de un M2 mayor que el M3 en el primero y en el mayor tamaño de los premolares y molares en el segundo. Menégaz y Ortiz Jaureguizar (1995) plantean que estas diferencias podrían deberse a variaciones individuales y por esto los pecaríes asignados *C. wagneri, Brasiliochoerus* y *Parachoerus* deben reunirse en un único género.

Gasparini (2007) distingue las siguientes especies de *Catagonus: Catagonus metropolitanus* Ameghino 1904 para el Ensenadense de Argentina; *Catagonus bonaerensis* Ameghino 1904 para el Lujanense de Argentina y Uruguay; *Catagonus carlesi* Rusconi 1930 para el Pleistoceno de Argentina; *Catagonus stenocephalus* Lund 1838 para el Ensenadense-Lujanense de Argentina y Lujanense de Brasil; *Catagonus magneri* Rusconi 1930 para el Platense-actualidad de Argentina y en Bolivia y Paraguay solo en la actualidad.

El "grupo de *Tayassu*" está compuesto por pecaríes de tamaño pequeño a mediano. El género *Tayassu* Fischer 1814 comprende dos especies, *T. tajacu* Linneaus 1758 (Edad Lujanense) y *T. pecari* Link 1795 (Lujanense?-actualidad). Solo la primera de estas dos especies ha sido registrada como fósil y exclusivamente en la región Pampeana (Menégaz y Ortiz Jaureguizar 1995). La revisión de Gasparini (2007) reconoce las mismas especies; el registro de *Tayassu pecari* se extiende desde el Bonaerense-Lujanense hasta la actualidad en Argentina y, en la actualidad, desde México hasta el norte de Argentina; *Tayassu tajacu* es reconocido desde el

Bonaerense-Lujanense a la actualidad en Argentina y en la actualidad desde los Estados Unidos hasta el centro de Argentina.

IV. Equidae (Mammalia, Perissodactyla)

Los Equidae son originarios del Eoceno de América del Norte, donde tuvieron una gran radiación adaptativa; ingresaron tardíamente en América del Sur y se diversificaron durante el Pleistoceno (Alberdi y Prado 1995). Estos autores realizaron una revisión sistemática, bioestratigráfica y paleoecológica de esta familia en América del Sur (Alberdi y Prado 1995 y referencias citadas allí), partiendo de la base de que solo se pueden diferenciar dos entidades a nivel de género: *Hippidion* Owen 1869 y *Equus (Amerhippus)* Hoffstetter 1950, según el criterio de Alberdi (1987).

Alberdi y Prado (1993) reconocen para el género *Hippidion* tres especies válidas: *H. principale* Lund 1845, *H. devillei* Gervais 1855 y *H. saldiasi* Roth 1899; para el género *Equus* (*Amerhippus*) Prado y Alberdi (1994) reconocen cinco especies válidas: *E. (A.) andium* Branco 1883, *E. (A.) insulatus* C. Ameghino en F. Ameghino 1904, *E. (A.) neogeus* Lund 1840, *E. (A.) santaelenae* Spillmann 1938 y *E. (A.) lasallei* Daniel 1948.

Los primeros registros del género *Hippidion* se dan en el Plioceno superior, en la localidad de Uquía (Kraglievich 1934); según Prado y Alberdi (1994) el género *Equus* se registra por primera vez en el Ensenadense de Tarija, Bolivia.

En la provincia de Buenos Aires están presentes dos especies del género *Hippidion*: *H. principale* y *H. devillei*; esta última se registra en sedimentos del Ensenadense y la primera en el Lujanense. También se registra *H. principale* en sedimentos de la Fm. Sopas en el Depto. de Artigas en Uruguay (Ubilla y Alberdi 1990).

El subgénero *Equus (Amerhippus)* se distribuye en América del Sur durante las Edades Ensenadense y Lujanense. Todas las especies tienen una distribución geográfica clara y no se dan solapamientos entre ellas. En la provincia de Buenos Aires se registra *E. (A.) neogeus* (Alberdi y Prado 1995), exclusivamente a partir de la base del Lujanense. También se registra en sedimentos lujanenses de Brasil (Prado y Alberdi 1994).

V. Litopterna

El orden Litopterna está representado a partir del Montehermosense *s. s.* (Cione y Tonni 1995b) por formas pertenecientes a las familias Proterotheriidae y Macraucheniidae. La familia Macraucheniidae está representada por miembros de la subfamilia Macraucheniinae a partir del Montehermosense con *Promacrauchenia antiqua* Ameghino 1904 (Bond *et al.* 1995). Entre los Proterotheriidae, se ha citado la presencia de *Neolicaphrium* Frenguelli 1921 (*N. recens* Frenguelli 1921) en la "Fm." Chapadmalal (Soria 2001), y también para estos niveles Tonni *et al.* (1992) mencionan a *Brachytherium* Ameghino 1883.

Para el Lujanense, de interés en este trabajo, se registran de la familia Macraucheniidae las especies *Macraucheniopsis* cf. ensenadensis Ameghino 1888 (Soria 2001) y *Macrauchenia patachonica* Owen 1838 ésta con una amplia distribución por toda Sudamérica (Bond *et al.* 1995). Cartelle y Lessa (1988) describieron un nuevo género y especie de esta familia para el Pleistoceno tardío de Brasil: *Xenorhinotherium bahiense*.

VI. Toxodontidae (Mammalia, Notoungulata)

La familia Toxodontidae incluye formas de tamaño grande a gigantesco; experimenta una de las últimas radiaciones dentro de los Notoungulata, ya que se habrían diferenciado entre el Friasense y el Chasiquense (Mioceno) las tres subfamilias: Xotodontinae, Haplodontheriinae y Toxodontinae (Bond *et al.* 1995). En el Lujanense, se registra solo el género *Toxodon* Owen 1837. Se han reconocido para el Lujanense *s. l.* de la región Pampeana las siguientes especies: *T. platensis* Owen 1837, *T. burmeisteri* Giebel 1866, *T. darwinii* Burmeister 1866, *T. paradoxus* Ameghino 1882, *T. bilobidens* Ameghino 1887 y *T. gracilis* Gervais y Ameghino 1880 (Bond 1999). La especie mejor caracterizada morfológicamente es *T. platensis* y se ha propuesto que las demás sean sinónimas, con excepción de *T. gracilis*, una especie mucho más pequeña que las demás (Bond *et al.* 1995; Bond 1999). La distribución geográfica del género es bastante amplia: incluye el área de Tarija (Bolivia), llega hasta Venezuela y el estado de Ceará en Brasil y por el sur alcanza el área de Bahía Blanca, al sur de la provincia de Buenos Aires (Bond *et al.* 1995).

VII. Gomphotheriidae (Mammalia, Proboscidea)

Los Gomphotheriidae sudamericanos se consideran descendientes de los norteamericanos y se conocen en América de Sur desde el Ensenadense al Lujanense (Alberdi y Prado 1995).

Se reconocen dos géneros: *Cuvieronius* Osborn 1923, representado por la especie *Cuvieronius hyodon* Fischeer 1814 y *Stegomastodon* Pohlig 1912, representado por dos especies, *Stegomastodon waringi* Holland 1920 y *Stegomastodon platensis* Ameghino 1888 (Alberdi y Prado 1995; Prado *et al.* 2003).

Dentro de la región de estudio que plantea este trabajo se reconoce el género Stegomastodon. Stegomastodon waringi ha sido registrado en la península de Santa Elena en Ecuador (Hoffstetter 1952) y en regiones tropicales no andinas como Colombia y Brasil (Hoffstetter 1952; Simpson y Paula Couto 1957; Ficcarelli *et al.*1993). *Stegomastodon platensis* se distribuyó más al sur, entre el Pleistoceno medio y tardío de Argentina, fundamentalmente en la región Pampeana (Prado *et al.* 2002), así como en Uruguay (Mones y Francis 1973) y posiblemente Paraguay (Cabrera 1929; Simpson y Paula Couto 1957). *S. waringi* se encuentra en sedimentos referibles al Pleistoceno superior en el Río de La Plata a 40 m bajo el nivel del mar (Cione *et al.* 2005).

VIII. Rodentia

Con respecto a los roedores Cricetidae, durante el Bonaerense se produce el primer registro del género *Holochilus* Brandt 1835 para la región Pampeana y se registra también el género *Lundomys* Voss y Carleton 1993 (Pardiñas 1995). Los Phyllotini están representados por los géneros *Graomys* Thomas 1916 y *Calomys* Fischer 1814; los Reithrodontini están representados por *Reithrodon auritus* Waterhouse 1837 y entre los Akodontini se registra *Akodon azarae* Fischer 1829 (Pardiñas 1995). Para la Fm. Luján (Miembro Guerrero) y otras unidades litoestratigráficas que representan el final del Lujanense, se menciona la presencia de *Calomys*, *Reithrodon auritus brasiliensis* Desmarest 1819, así como *Necromys conifer* Ameghino 1889 (Pardiñas 1995 y referencias citadas allí). En la Fauna Local Paso Otero (Prado *et al.* 1987) se registran *Akodon azarae*, *Calomys* cf. *C. laucha-C. masculinus*, *Reithrodon auritus* y *Lundomys* sp. Alberdi *et al.* (1989) mencionan la presencia de *Elygmodontia typus* Cuvier 1837 y Reithrodon *auritus* en la Fauna local Quequén Salado-Indio Rico. Pardiñas (1995) agrega a esta fauna *Akodon azarae*.

Los roedores Caviomorpha constituyen un registro importante en las comunidades de mamíferos pampásicos de los últimos cinco millones de años, pese a lo cual son de los grupos menos estudiados en los últimos tiempos (Vucetich y Verzi 1995).

Los Echimyidae se restringen a la región austral de América del Sur a partir del Mioceno tardío, donde persisten con la representación de la subfamilia Eumysopinae. La subfamilia se encuentra poco representada en el Plio-Pleistoceno de la costa bonaerense y el único equímido relativamente frecuente en dichos sedimentos es *Eumysops* Wilson 1935. La subfamilia Ctenomynae se encuentra representada en la fauna sudamericana desde el Plioceno tardío (Verzi y Lezcano 1996). A partir del Ensenadense se registra la familia Myocastoridae con su género actual *Myocastor* Kerr 1792 (Vucetich y Verzi 1995).

Los Chinchillidae son relativamente frecuentes, pero al igual que en la actualidad, poco diversificados. Se reconocen dos géneros (Kraglievich 1934) o subgéneros (Francis y Mones 1966): Lagostomopsis Kraglievich 1926 para el Montehermosense y Chapadmalalense y Lagostomus Brookes 1828 a partir del Barrancalobense (Vucetich y Verzi 1995).

Entre los Hydrochoeridae, solo el linaje de los Hydrochoerinae llega a la actualidad. Tonni *et al.* (1992) citan la presencia de *Neochoerus* Hay 1926 a partir del Sanandresense.

Los Caviidae constituyen uno de los grupos de caviomorfos más abundantes y diversos del Plio-Pleistoceno, pero probablemente sean a la vez los menos conocidos y requieren una revisión profunda (Vucetich y Verzi 1995). A los géneros miocenos registrados *Neocavia* Kraglievich 1932, *Palaeocavia* Ameghino 1889, *Orthomyctera* Ameghino 1889 y *Caviodon* Kraglievich 1941 (sin representación actual), se agrega en el Chapadmalalense superior *Dolicavia minuscula* Ameghino 1916. También desde el Chapadmalalense superior se registra el dolichotino *Dolichotis* Desmarest 1820 y el cavino *Microcavia* Gervais y Ameghino 1880, ambos con representación actual; *Cavia* Pallas 1766 está presente desde el Sanandresense (Vucetich y Verzi 1995).

Ubilla y Rinderknecht (2001) mencionan la presencia de género *Galea* Meyen 1831 en sedimentos finipleistocénicos de Uruguay en el departamento de Tacuarembó, Arroyo Malo (Fm. Sopas, Lujanense) y en el departamento de Canelones, en las barrancas costeras del balneario San Luis, sobre el Río de la Plata (Formación Libertad). Además, estos autores definen una nueva especie para el género, *G. ortodonta*, en el departamento de Colonia, barrancas costeras del Arroyo Caño. Ubilla *et al.* (1999) describen una nueva especie del género *Microcavia*, *M. criolloensis*, proveniente de sedimentos de la Fm. Sopas en el arroyo homónimo, ubicado en el departamento de Salto.

IX. Xenarthra

Retomando la distribución de los xenartros en el área de interés de este trabajo, para la Edad Lujanense, en la costa atlántica los Dasypodidae resultan más escasos que en edades anteriores. Es posible encontrar representantes de especies actuales como *Chaetophractus villosus* Desmarest 1804 y *Tolypeutes matacus* Desmarest 1804 (Scillato-Yané *et al.* 1995). Scillato-Yané *et al.* (1995) mencionan la coincidencia de registros de Cingulata gigantes de varios grupos durante el Ensenadense y el Lujanense: se dan los mayores gliptodontes conocidos; se registra *Pampatherium typum* Gervais y Ameghino 1880 entre los pampatéridos y entre los dasipódidos se encuentran *Propraopus grandis* Ameghino 1881 y *Eutatus seguini* Gervais 1867.

Carlini y Scillato-Yané (1999) mencionan como especies de gliptodontes exclusivas para el Lujanense a Neosclerocalyptus (=Sclerocalyptus) migoyanus (Ameghino) 1889, Neothoracophorus depressus (Ameghino) 1881, Lomaphorus elevatus (Nodot) 1857, Lomaphorus elegans Burmeister

1874, Panochthus morenoi Ameghino 1881, Panochthus frenzelianus Ameghino 1889, Panochthus tuberculatus Owen 1845, Doedicurus poucheti H. Gervais y Ameghino 1880, Doedicurus clavicaudatus Owen 1847, Plaxhaplous canaliculatus Ameghino 1884, Glyptodon clavipes Owen 1838 Glyptodon perforatus Ameghino 1882 y Glyptodon reticulatus Owen 1845.

Según Zurita et al. (2007), "el nombre Sclerocalyptus Ameghino, 1891 debe considerarse como un sinónimo posterior objetivo de Hoplophorus Lund, 1839, por lo que aquél resulta no válido. En cuanto al concepto que denotara, en sentido restringido, debe adoptarse Neosclerocalyptus Paula Couto, 1957, con Glyptodon ornatus Owen, 1845 como especie tipo".

En la familia Megatheriidae la especie exclusiva para la Edad Lujanense es Megatherium americanum Cuvier 1796 (Scillato-Yané et al. 1995).

Entre los Mylodontinae de la Edad Lujanense Scillato-Yané et al. (1995) citan a Glossotherium myloides (Gervais) 1855, Lestodon armatus Gervais 1855 y Mylodon darwini Owen 1839. Entre los Scelidotheriinae, la especie característica de esta edad es Scelidotherium leptocephalum Owen 1840.

En la familia Pampatheriidae del Pleistoceno tardío sudamericano, se consideraron especies dentro de los géneros *Pampatherium* Ameghino 1891 y *Holmesina* Simpson 1930 (Scillato Yané *et al.* 2005). *P. humboldti* Lund 1841 se conoce para el Pleistoceno tardío de Uruguay y Brasil. En Uruguay se conocen registros para la Fm. Sopas asignados a la base del Lujanense (Ubilla y Perea 1999). Para la Argentina los registros comprenden el Lujanense en las localidades de Centinela del Mar y a lo largo del Río Quequén Grande y del Río Salado (Bargo *et al.* 1986; Tonni *et al.* 1987; Prado *et al.* 1987; Pardiñas *et al.* 1996).

2. 3. 2. b. Taxonomía de los consumidores secundarios

I. Marsupialia

Los marsupiales constituyen uno de los grupos de mamíferos más antiguos de América del Sur, componentes del "primer estrato" faunístico (Simpson 1980) poblador del continente desde el comienzo del Cenozoico. Los Didelphidae son el grupo de marsupiales americanos más numeroso que persiste hasta la actualidad. Entre los didélfidos marmosinos se reconocen dos clados: la Tribu Marmosini, que agrupa las formas más primitivas (*Gracilinanus* Gardner y Creighton 1989, *Lestodelphys* Tate 1934, *Marmosa* Gray 1821, *Marmosops* Lund 1840, *Micoreus* Lesson 1842, *Thylamys* Gray 1843 y *Zygolestes* Ameghino 1898) y la Tribu Monodelphini (que incluye los géneros *Thylatheridium* Reig 1952 y *Monodelphis* Burnett 1830), que son derivados de los anteriores (Goin 1991). Estos didélfidos han alcanzado su mayor diversidad en las regiones intertropicales de América. Los marmosinos fósiles recuperados en yacimientos Plio-

Pleistocenos de la región Pampeana incluyen representantes de los géneros *Thylamys*, *Lestodelphys* (Goin 1995) y *Thylophorops* Ameghino 1904 (Goin *et al.* 2009). A diferencia de los marmosinos, la subfamilia Didelphinae se encuentra muy bien representada en los mencionados depósitos de la región Pampeana (Goin 1995). La especie *Didelphys albiventris* Lund 1841 (actualmente viviente en América del Sur) aparece en el registro desde el Pleistoceno más tardío (Edad Lujanense) (Goin 1995), período de interés de esta tesis.

II. Mustelidae (Mammalia, Carnivora)

Los géneros y especies de mustélidos presentes hoy en América del Sur descienden de inmigrantes norteamericanos llegados como parte del Gran Intercambio Biótico Americano, siguiendo el levantamiento del istmo de Panamá, hace unos tres millones de años. Estas relaciones están claramente indicadas para el clado de las nutrias en las que *Lontra canadensis* Schreber 1777 es hermana de *L. felina* Molina 1782 y *L. longicandis* Olfers 1818, con estas últimas dos especies presentes en América Central y/o América del Sur (Koepfli *et al.* 2008 y referencias citadas allí).El registro fósil de los Lutrinae en América del sur se inicia en el Pleistoceno, pero es muy escaso durante este período (Prevosti y Ferrero 2008 y referencias citadas allí). La subfamilia posee dos géneros, *Lontra* Gray 1843 y *Pteronura* Gray 1837, con una especie hallada en estado fósil cada uno: *L. longicandis* y *P. brasiliensis* Gmellin 1788 (Soibelzon y Prevosti 2007 y referencias citadas allí). La subfamilia Mephitinae se encuentra representada en el registro fósil de Sur con el género *Conepatus* Gray 1837, mustélido más abundante cuyo biocrón comienza en el Ensenadense de Argentina y "Ensenadense" de Bolivia (Soibelzon y Prevosti 2007).

La combinación de evidencias provenientes del registro fósil y los tiempos de divergencia en la filogenia obtenida por Koepfli *et al.* (2008) indican que las faunas de mustélidos de África, América del Norte y América del Sur se han ido ensamblando gradualmente a lo largo del tiempo. Por ejemplo, la evidencia fósil sugiere que los mustélidos colonizaron América a través de Beringia durante diferentes intervalos de tiempo en los cuales los puentes terrestres entre Eurasia y América del Norte estaban abiertos (Koepfli *et al.* 2008). Muchos mustélidos llegaron a América del Norte durante el Mioceno tardío (entre 11,2 y 5,3 millones de años A. P.), previo a la primera apertura del estrecho de Bering hace unos 5,5 millones de años A. P., que rompió la ruta a través de Beringia (Koepfli *et al.* 2008). Varios géneros que colonizaron América del Norte durante el Mioceno tardío o el Plioceno temprano se extinguieron. Sin embargo, entre los géneros que pueden haber estado incluidos en esta ola de dispersión estaban los primeros representantes de *Lutra* Brünnich 1771 (que representa a

Lontra Gray 1843, debido a que los lobitos de río americanos han sido reclasificados en *Lontra*) y *Mustela* Linnaeus 1758, cuyos primeros registros norteamericanos se encuentran entre el Mioceno tardío-Plioceno temprano 5, 9 a 4,6 millones de años) (Koepfli *et al.* 2008). Estos taxones pueden haber sido antepasados de las especies de *Lontra* y *Mustela/Neovison* Baryshnikov y Abramov 1997 que se encuentran actualmente en América del Norte y América del Sur (Koepfli *et al.* 2008 y referencias citadas allí).

III. Felidae (Mammalia, Carnivora)

La diversidad de los grandes félidos durante el Cenozoico tardío en América del Sur es baja si se la compara con la de América del Norte y Eurasia, quizá debido a la breve historia de la familia en esta parte del continente americano (Prevosti y Pomi 2007). Los félidos sudamericanos están representados por un género de la subfamilia Machaerodontinae (Smilodon Lund 1842) y varios taxones de la subfamilia Felinae: Panthera Oken 1816, Puma Jardine 1834, Herpailurus Lacépède 1809, Oncifelis Severtzov 1858, Oreailurus Cornalia 1865, Lynchailurus Severtzov 1858 y Leopardus Gray 1842 (Soibelzon y Prevosti 2007 y referencias citadas allí). La familia Felidae estuvo representada durante el Cenozoico tardío en la región Pampeana por tres especies de gran tamaño: Smilodon populator Lund 1842, Panthera onca Linnaeus y Puma concolor Linnaeus 1771 (Pomi y Prevosti 2005). De estas tres especies, S. populator es la única que se extingue a finales del Pleistoceno; es endémica de América del Sur y fue encontrada en yacimientos del Ensenadense al Lujanense en Bolivia, Paraguay, Argentina, Uruguay y Chile (Soibelzon y Prevosti 2007). Según Berman (1994) Pu. concolor y Pa. onca se registran con seguridad a partir del Ensenadense. Este criterio no es compartido por Seymour (1989) y Arroyo-Cabrales (2002), quienes consideran que el registro de Pa. onca en América del Sur se inicia en el Pleistoceno tardío. Los registros más antiguos de Puma y Panthera onca provienen del Ensenadense de provincia de Buenos Aires y del "Ensenadense" de Bolivia (Tarija) (Soibelzon y Prevosti 2007 y referencias citadas allí).

IV. Canidae (Mammalia, Carnivora)

En el caso de los cánidos, los análisis filogenéticos más recientes (Wang et al. 1999; Lindblad-Toh et al. 2005) agrupan a los cánidos vivientes en la Subfamilia Caninae y con la excepción de algunos géneros (*Vulpes* Frisch 1775, *Otocyon* Müller 1836, *Nyctereutes* Temminck 1839, *Urocyon* Baird 1857) en la Tribu Canini. Esta tribu incluye dos grandes grupos: los cánidos sudamericanos (*Speothos* Lund 1839, *Dusicyon* Hamilton Smith 1839, *Atelocynus* Cabrera 1940, *Cerdocyon* Hamilton Smith 1839, *Chrysocyon* Hamilton Smith 1839) y el grupo de *Canis* (*Canis* Linnaeus 1758, *Lycaon* Brookes 1827, *Cuon* Hodgson 1838). La diversidad de cánidos actual de América del Sur es alta y compuesta principalmente por especies de tamaño pequeño a mediano y hábitos omnívoros (Berta 1987).

Durante el Pleistoceno, América del Sur se encontraba habitada por varios cánidos de gran tamaño cuyos caracteres craneanos indican que se trataba de formas hipercarnívoras. Según Berta, quien estudió el grupo en su tesis doctoral presentada en 1979 y publicada en 1988 (Flynn 1991 citado en Prevosti 2006), entre los géneros extinguidos se incluyen, además de *Chrysocyon*, los géneros *Protocyon* Giebel 1855, *Theriodictis* Mercerat 1891 y *Canis*. Para *Protocyon* Berta consideró tres especies (*P. troglodytes* Lund 1838, *P. orcesi* Hofftetter, 1952 y *P. scagliarum* Kraglievich, 1952), para *Theriodictis* dos (*T. platensis* Mercerat 1891 y *T. tarijensis* Ameghino 1902)) y finalmente para *Canis* tres especies (*C. dirus* Leidy 1858, *C. nehringi* Ameghino 1902 y *C. gezi* Kraglievich 1928).

La última revisión sistemática de los cánidos sudamericanos (Prevosti 2006) sinonimizó a *P. orcesi* con *P. troglodytes* y a *C. nehringi* con *C. dirus*. El análisis filogenético de Prevosti (2006) corroboró la inclusión de *Theriodictis*, *Protocyon* y *Chrysocyon* en el clado de los cánidos de América del Sur; el género *Theriodictis* resultó parafilético debido a que *T. tarijensis* está más estrechamente emparentada con las especies de *Protocyon*. El análisis de Prevosti (2006) rechazó la inclusión de *C. gezi* en el género *Canis* y corroboró la hipótesis de *C. dirus* como una especie derivada de *Canis*. Según este autor, la diversidad de cánidos sudamericanos se produjo a partir de, por lo menos, 5 o 6 invasiones independientes, más la radiación in situ de algunos linajes (Prevosti 2006). *T. platensis*, "*C.*" gezi y *P. scagliorum* se restringen a la Edad Ensenadense y *C. dirus* al final del Pleistoceno (Prevosti 2006; Prevosti *et al.* 2009). La mayoría de los registros sudamericanos de este taxón se ubican entre los 25-27.000 y 8.500 años A. P. lo que sugiere que puede ser usado como fósil guía del Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (Prevosti *et al.* 2009). El primer registro de *P. troglodytes* ocurre en el Ensenadense tardío y los últimos en el Lujanense tardío (Prevosti 2006; Prevosti *et al.* 2009).

V. Ursidae (Mammalia, Carnivora)

Los géneros de osos que constituyen la subfamilia Tremarctinae (Carnivora, Ursidae) se distribuyen exclusivamente en América. En América del Sur, los registros más antiguos de osos fósiles corresponden al Ensenadense y los más recientes al Lujanense tardío (Holoceno temprano) (Soibelzon *et al.* 2005). Además, la única especie viviente (*Tremarctos ornatus* Cuvier 1825) habita en América del Sur, al oeste del continente, registrándose en Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia (Soibelzon *et al.* 2005). Por su parte, el género *Arctotherium*

Burmeister 1879 se distribuye en el lado este del continente, desde Venezuela hasta el sur de la Patagonia: Venezuela, Brasil, Uruguay, Argentina, Bolivia y Chile (Soibelzon *et al.* 2005).

En este trabajo para los úrsidos se siguió la taxonomía planteada por Soibelzon (2004). La subfamilia Tremarctinae comprende el género *Arctotherium* que incluye 5 especies sudamericanas: *A. angustidens* Gervais y Ameghino 1880, restringida al Ensenadense, *A. vetustum* Ameghino 1885, que se registra solo en el Bonaerense y tres especies del Bonaerense y Lujanense: *A. wingei* Ameghino 1902, *A. bonariense* Gervais 1848-1852 y *A. tarijense* Ameghino 1902 (Soibelzon *et al.* 2005).

2.3.3. Paleobiología

2. 3. 3. a. Estimación de masas corporales

Se emplearon dos métodos distintos para la estimación de masa en *Lestodor*: los algoritmos desarrollados por Scott (1990) para la determinación de la masa corporal a partir del esqueleto poscraneal de ungulados y el método de similitud geométrica. Las ecuaciones alométricas con las que se trabajó fueron empleadas por Fariña *et al.* (1998) para la determinación de la masa corporal de varios géneros de xenartros y de otros órdenes de mamíferos extintos pertenecientes a la megafauna del Cenozoico sudamericano. Los huesos de los miembros, que generalmente soportan el peso del cuerpo, tienen una mejor correlación con la masa corporal que los elementos craneodentales (De Esteban Trivigno *et al.* 2008 y referencias citadas allí). Por este motivo, el hueso poscraneal elegido para realizar la determinación de la masa corporal fue la tibia, ya que es un hueso que se conserva bien y que resulta bastante abundante para este género.

Se estudiaron 19 tibias pertenecientes a individuos distintos de Uruguay, 26 tibias correspondientes a individuos de la provincia de Buenos Aires, 2 provenientes de la provincia de Santa Fe y una proveniente de Entre Ríos, depositadas en las colecciones de los siguientes museos: MUNHINA, MMC, MIAVA, MLP y MACN. Se incluyeron también las tibias pertenecientes a la colección FC-DPV y a la CAV, actualmente depositada en el liceo de Sauce.

El método de similitud geométrica consiste en predecir las condiciones de un prototipo a partir de observaciones realizadas con modelos, representando la proporcionalidad de las dimensiones del modelo con las del prototipo. En este trabajo se usó como base para la comparación el esqueleto completo de *Lestodon* MLP 3-3, cuya estimación de masa fue realizada por Fariña *et al.* (1998).

En el método de similitud geométrica, la masa se estimó como sigue:

Masa estimada según medida $T_x = (MM \times T_x)/T_x$,

donde MM = masa del ejemplar completo tomado como modelo; T_x '= medida T_x de la tibia del ejemplar tomado como modelo; T_x = medida T_x de la tibia perteneciente al ejemplar cuya masa se desea estimar. Además, se analizó la distribución de las estimaciones obtenidas, comparando los datos pertenecientes a Uruguay y Argentina.

Las medidas de la tibia utilizadas en el estudio fueron tomadas siguiendo a Scott (1985, 1990) como se detalla a continuación:

T1: longitud de la tibia.

T2: ancho máximo transverso del extremo proximal.

T3: ancho máximo anteroposterior del extremo proximal.

T4: ancho máximo transverso del extremo distal.

T5: ancho máximo anteroposterior del extremo distal.

T6: diámetro transverso de la tibia en su parte media.

T7: diámetro anteroposterior medio de la tibia.

De las siete medidas planteadas por Scott (1985; 1990) para este hueso, se utilizaron todas, con excepción del diámetro anteroposterior medio de la tibia, que por error no se tomó en algunos de los ejemplares de Uruguay. Las medidas fueron tomadas con calibre y cinta métrica, siguiendo las indicaciones de esta autora. En los casos en que la pieza no se encontraba completa, se descartó dicha medida.

Además de realizar la estimación de masa tomando las seis medidas restantes mencionadas, se realizaron dos estimaciones más, en las que se eliminaron los valores del diámetro transverso de la diáfisis y los valores del ancho máximo anteroposterior de la tibia en la epífisis proximal, respectivamente. El diámetro transverso de la tibia constituye una medida problemática a la hora de trabajar con estimaciones de masa en xenartros, ya que los miembros posteriores eran excepcionalmente robustos; además, debido a que las ecuaciones alométricas empleadas se basan en ungulados, es de esperar que la estimación a partir de esta medida implique una sobredimensión de la masa corporal. Por este motivo fue la primera medida que se probó de eliminar (ver Fariña *et al.* 1998 para una discusión más detallada sobre este particular). El caso de la supresión del ancho máximo anteroposterior del extremo proximal se debe a que esta medida se pudo tomar en un grupo menor de tibias, por hallarse éstas incompletas en este extremo en algunos casos.

Los valores de masa obtenidos a partir de las ecuaciones alométricas de Scott y mediante la similitud geométrica fueron ajustados utilizando el promedio de las estimaciones de masas para *Lestodon* de Bargo *et al.* (2000) (4100 Kg para el modelo a escala y 3750 Kg para el modelo geométrico generado con computadora).

La comparación entre las distribuciones de masa de Uruguay y Argentina se realizó utilizando el *test de t* y tomando los grupos como independientes.

2. 3. 3. b. Análisis de isótopos estables

Las medidas de las tasas de isótopos de carbono y nitrógeno del colágeno óseo de un animal nos indican su dieta general en los últimos años de su vida. La información isotópica obtenida a partir del esmalte dental es más limitada, ya que únicamente registra las preferencias dietarias del animal durante el tiempo en que los dientes se formaron (alrededor de un año y medio luego del nacimiento en los grandes mamíferos). Sin embargo, el esmalte puede dar información sobre las variaciones estacionales en la dieta del animal, analizando muestras seriadas obtenidas a lo largo del eje de crecimiento del diente (Feranec y MacFadden 2000; Gadbury *et al.* 2000).

La recuperación de la información ambiental a partir de las tasas isotópicas del colágeno, carbonato óseo y esmalte dental es complicada además por la posible sobreimpresión diagenética. El esmalte dental es mucho menos poroso que el hueso y la dentina y posee mayor contenido inorgánico, densidad y cristalinidad. Por estas razones, es menos susceptible al cambio diagenético y refleja con mayor exactitud la abundancia original de los elementos traza y los isótopos estables. De la misma manera, el hueso cortical es menos propenso a la contaminación diagenética que el poroso. La mayor parte de los análisis de isótopos estables se realizan en esmalte dental e hidroxiapatita ósea debido a que en éstos el carbonato de hidroxiapatita sobrevive mayor tiempo que las proteínas (Lee-Thorp y Van der Merwe 1987; Sponheimer y Lee-Thorp 1999; Sponheimer *et al.* 1999; Gadbury *et al.* 2000).

Existen varios métodos para identificar las alteraciones del colágeno, incluyendo análisis de tasas de C:N y composición aminoacídica (De Niro y Epstein 1978; DeNiro 1985; Gröcke 1997a; Richards *et al.* 2000). Los valores aceptables para la tasa de C:N están entre 2,9 y 3,6. Este criterio en la utilización de la tasa de C:N permite la identificación y exclusión del colágeno que se encuentra muy degradado y/o contaminado. No existen criterios equivalentes para establecer la integridad de las medidas de los isótopos estables tomadas a partir de la bioapatita del mineral óseo y el esmalte, por lo cual es necesario desarrollar aún monitores adecuados de su integridad isotópica. Se han recuperado las composiciones isotópicas de residuos orgánicos en fósiles de hasta 80.000 años de antigüedad, aunque en esta clase de muestras la preservación adecuada es rara (Bocherens *et al.* 1996a; Gröcke 1997a, b).

La capacidad de reconstruir las dietas animales usando isótopos estables como herramienta fue demostrada por primera vez por De Niro y Epstein (1978) quienes emplearon colágeno. Más recientemente, se demostró que el esmalte dental reproduce fielmente las dietas en el registro geológico y que es menos susceptible a la diagénesis (ver la revisión sobre este tema en Cerling y Harris 1999; Sponheimer y Lee-Thorp 1999a). El uso de los isótopos de carbono para las reconstrucciones dietarias y de comunidades de mamíferos herbívoros es más apropiado para el Cenozoico tardío, luego de la diversificación de las comunidades de plantas C4 y C3 hace unos 8 millones de años (MacFadden 2000).

Un hueso actual contiene alrededor de un 80% de materia inorgánica. La materia orgánica consiste en un 18% de colágeno con alrededor de 2,5 % de otras proteínas y grasas. El componente inorgánico está compuesto básicamente de cristales de fosfato de calcio con la estructura de hidroxiapatita, conteniendo pequeñas porciones de iones carbonato incorporados a la estructura cristalina. Estos cristales forman una matriz relativamente laxa con las fibras de colágeno actuando como agentes de refuerzo. El colágeno se construye con 18 aminoácidos y los más frecuentes son prolina, hidroxiprolina, glicina y alanina (Gupta y Polach 1985).

El carbono más joven puede incorporarse fácilmente tanto a los componentes orgánicos como inorgánicos del hueso, por lo cual la mayoría de las técnicas de pretratamiento se concentran en el aislamiento del colágeno óseo, ya que este material se considera el más fácil de purificar. Longin (1971) extrajo colágeno puro de hueso en forma de gelatina mediante hidrólisis sucesivas usando distintas concentraciones de ácido clorhídrico. La presencia de dolomita en los huesos fósiles como mineral secundario frecuentemente trae problemas debido a la dificultad que tiene la dolomita para disolverse en ácido clorhídrico diluido. El colágeno de los huesos fósiles se degrada rápidamente en regiones áridas. Esto dificulta la obtención de cantidades de colágeno suficiente para realizar dataciones (Gupta y Polach 1985) y otros análisis.

En este trabajo se analizaron muestras de *Lestodon* provenientes de los yacimientos de Arroyo El Caño (departamento de Colonia, Uruguay; FC-DPV 2311, FC-DPV 2312, FC-DPV 2314), del yacimiento próximo a la ciudad de La Paz (cantera en el departamento de Montevideo, Uruguay; CLRC 491), del yacimiento de Arroyo Vizcaíno (departamento de Canelones; CAV s/n, CAV 121) y además se incluyó un molariforme procedente de las barrancas de San Luis (departamento de Canelones; FC-DPV s/n). Para el Arroyo El Caño se incluyeron además muestras de *Glyptodon* (FC-DPV 2316), *Panochthus* (FC-DPV 2317) y un camélido (*Hemiauchenia*?; FC-DPV 2313). Para el yacimiento cercano a la ciudad de La Paz también se incluyeron muestras de *Glyptodon* (CLRC 491) y *Panochthus* (CLRC 491).

A los efectos de contrastar los resultados obtenidos en Fariña y Castilla (2007), la costilla de *Lestodon* analizada en ese trabajo, fue muestreada nuevamente y procesada por la autora de esta tesis; además se envió una muestra de este mismo material que fue tratada y

purificada en el laboratorio de ¹⁴C de la Cátedra de Radioquímica de la Facultad de Química de Montevideo, con el método que se describe a continuación, y datada en ese mismo laboratorio.

De la provincia de Buenos Aires se analizó una muestra de osteodermos de *Glossotherium robustum* (MLP 83-XI-5-1). Según Figini *et al.* (1987), estos restos fueron encontrados asociados a un cráneo y mandíbula de este perezoso en muy buen estado de conservación, provenientes de depósitos eólicos de la unidad litoestratigráfica inferior de la Fm. La Postrera en el partido de Lobería. La media ponderada de la edad radiocarbónica atribuida a estos restos es 10.710±90 años A. P. (Figini *et al.* 1987).

El pre-tratamiento de las muestras consistió en la extracción de colágeno, que se realizó en el laboratorio de ¹⁴C de la Cátedra de Radioquímica de la Facultad de Química de Montevideo. Cabe mencionar que en el proceso de extracción, no es posible separarlo totalmente y se recuperan junto con éste proteínas no colagénicas del propio hueso.

Los fragmentos óseos seleccionados fueron limpiados por métodos mecánicos para eliminar el sedimento que pudieran tener adherido; se limpió además la cara externa y el tejido trabecular. Para las placas, en las que no es efectivo este método, y también para los osteodermos, se realizó una limpieza con ácido acético al 50% (Gupta y Polach 1985). Para las placas posteriormente se aplicó la limpieza por baño de ultrasonido. Luego de los diferentes pasos de limpieza todas las muestras fueron lavadas con agua destilada y secadas en estufa por 24hs.

Para la extracción de la fracción orgánica del hueso, se siguió la técnica de Longin (1971) con modificaciones.

La muestra ósea se molió en mortero manual con una fracción menor a 50 micrómetros (tamiz N°35). Luego de pesar la muestra, se procedió a realizar la digestión ácida con ácido clorhídrico (HCl) al 8% por 18 minutos; la relación entre el volumen de ácido y la muestra fue de 8 a 1. Este ácido elimina la fracción mineral del hueso (apatita) y también algunos contaminantes del carbono, como los carbonatos secundarios y los contaminantes orgánicos (Longin 1971). Se descartó el ácido filtrando con papel de microfibra de vidrio y/o lavando el residuo con agua destilada hasta neutralizar.

A continuación se realizó la digestión básica con hidróxido de sodio (NaOH) 0,125 M por 20 horas, para remover los ácidos húmicos (DeNiro y Epstein 1978, 1981). Se descartó el hidróxido lavando el residuo con agua destilada y filtrando con papel de microfibra de vidrio hasta neutralizar. La fracción no soluble obtenida se puso a secar en estufa por 24 horas. Una vez seco, el colágeno obtenido en cada muestra fue pesado. Las muestras de colágeno

obtenidas menores a un gramo se acondicionaron en viales para enviar al laboratorio encargado de los análisis isotópicos sin purificar. Algunas muestras donde el colágeno obtenido era cercano a un gramo o algo superior, se dividieron en 2 submuestras, de las cuales una se envió para el procesamiento sin purificar y la otra se purificó. En el caso de las muestras a ser purificadas se colocó la fracción no soluble a reflujo en una solución amortiguadora de ácido fosfórico (H_3PO_4) y difosfato de potasio (KH_2PO_4) a pH3 por 17 horas como mínimo a una temperatura entre 80° y 90°. Durante este tiempo se controló que la temperatura y el pH se mantuvieran en los valores establecidos. La solución se filtró con papel de celulosa Whatman N°1 y se puso a secar en estufa. Por último se pesó y se colocó en viales para enviar al laboratorio.

Las muestras procesadas fueron analizadas en un Costech Elemental Analyzer acoplado a un espectrómetro de masas Finnigan Delta IV Plus bajo flujo continuo usando una interfase CONFLO III en el Stable Isotope Biogeochemistry Laboratory de la Universidad del Estado de Ohio bajo la supervisión de la Dra. Andrea Grottoli. Aproximadamente el 10 % de las muestras fueron analizadas por duplicado. Las mediciones de carbono estable (δ^{13} C = desviación en partes por mil del cociente 13 C/ 12 C relativo al patrón de la Vienna Peedee Belemnite Limestone) y de nitrógeno estable (δ^{15} N = desviación en partes por mil del cociente 15 N/ 14 N relativo al aire) se hicieron cuando la desviación estándar promedio de mediciones repetidas de los patrones del USGS24 y IAEA-N1 fueron +/- 0,05 por mil para el δ^{13} C y 0,13 por mil para el δ^{15} N.

2. 3. 3. c. El enfoque "Extant Phylogenetic Bracket"

Los métodos propuestos para la reconstrucción de los tejidos blandos implican la aplicación de principios cladísticos básicos como la comparación con un grupo externo y la parsimonia (Wiley 1981; Maddison *et al.* 1984; Wiley *et al.* 1991), además de técnicas tradicionales de anatomía comparada. El enfoque "Extant Phylogenetic Bracket" (EPB) requiere y explicita el uso de taxones vivientes para obtener información precisa sobre los tejidos blandos y su relación con los huesos. También presupone una hipótesis existente, sustentada independientemente, de relaciones filogenéticas entre los taxones fósiles y vivientes. El enfoque de Witmer (1992, 1995a), intenta reconstruir los tejidos blandos atribuidos a los vertebrados fósiles:

1. determinando las asociaciones causales entre los tejidos blandos y las correlaciones osteológicas en los parientes vivos del fósil (Witmer 1992, 1995a), a partir de disecciones y de la bibliografía;

2. formulando la hipótesis de que las similitudes entre los taxones vivientes en estas asociaciones se deben a la herencia a partir de un ancestro común (Witmer 1992, 1995a), (es decir, que las asociaciones son anatómicamente conservativas, no los caracteres en sí, sino su relación planteada como unívoca);

 poniendo a prueba estas hipótesis revisando los taxones fósiles para encontrar correlaciones osteológicas (Witmer 1992, 1995a).

Los taxones vivientes apropiados son los primeros dos grupos externos al taxón fósil de interés (figura 2. 1 A). La determinación del ancestro común más reciente del taxón fósil y de su primer grupo externo viviente (es decir su grupo hermano viviente) es crucial para determinar la condición ancestral del clado fósil. El segundo grupo viviente, más lejanamente relacionado, sirve como grupo externo a los primeros dos juntos, permitiendo estimar las características ancestrales en el nodo externo. Pueden necesitarse grupos externos adicionales para resolver conflictos en situaciones en que varían los caracteres en los primeros dos grupos externos (Maddison *et al.* 1984).



Figura 2. 1 A Relaciones filogenéticas del taxón fósil y sus primeros dos grupos hermanos vivientes; **B** Rotación alrededor del nodo grupo externo lleva el grupo viviente a la periferia, formando el EPB (modificada de Witmer 1995a).

Para llevar los grupos vivientes a la periferia puede usarse la ventaja de rotación alrededor de los nodos del cladograma para reordenar la figura 2. 1 A (figura 2.1 B), de esa manera se referirá a los grupos externos como el EPB del taxón fósil de interés. Estos grupos vivientes forman un verdadero "marco" porque acotan las inferencias sobre el taxón fósil. En teoría, los taxones vivientes usados en el análisis corresponden a un taxón monofilético.

Las comparaciones anatómicas de rutina en los taxones vivientes implican la determinación de las relaciones topográficas y las correspondencias uno a uno de los tejidos blandos relevantes para la osteología de interés y que tienen correlación osteológica clara observable en los fósiles. Las evidencias osteológicas que permiten inferir la presencia de tejidos blandos incluyen características típicas como tuberosidades, crestas, surcos, fosas, forámenes, fenestras y septos. Witmer (1995a) plantea que estas características pueden presentar relaciones inequívocas con los tejidos blandos que las producen, de modo que la asociación causal es clara y puede demostrarse experimentalmente. Un ejemplo que cita este autor en los mamíferos lo constituye el músculo temporal que se encuentra causalmente asociado a la fosa temporal del cráneo y al proceso coronoideo de la mandíbula. El potencial inconveniente que puede presentarse es que a veces un tejido puede producir más de una característica particular. En esos casos puede resultar difícil elegir sin estudiar directamente los tejidos blandos del taxón viviente (por ejemplo, a través de disección, histología, análisis ontogenético). Por ejemplo, los surcos en los huesos pueden producirse por causas diversas, como uniones neurovasculares, tendones, inserción de láminas conectivas de tejidos, diverticula neumáticos, ductos glandulares u otros órganos y estructuras (Witmer 1995a).

Lo ideal consiste, dice Witmer (1995a), en identificar aquellos elementos blandos que son a la vez necesarios y suficientes para explicar un carácter osteológico particular.

Puede hipotetizarse entonces que todas las similitudes en los tejidos blandos (y sus caracteres osteológicos correlacionados) entre los dos taxones vivientes habrían estado presentes (al menos en una mínima expresión) en su ancestro común y todos sus descendientes, incluyendo al taxón fósil de interés. Es decir que el ancestro paréntesis poseía estos caracteres y los heredó a todos sus descendientes, dos clados de los cuales existen representantes vivientes (Witmer 1995a).

Witmer (1995a) dice que si todos los taxones fósiles (incluido el de interés) muestran una correlación osteológica con los tejidos blandos (o claras transformaciones apomórficas), entonces hay una base sólida para inferir y reconstruir estos tejidos en dichos taxones. Si alguno de los taxones fósiles no tiene correlaciones osteológicas, se apelará al principio de parsimonia para determinar el destino de la hipótesis original.

Según Witmer (1995a) es posible realizar tres tipos de afirmaciones sobre los tejidos blandos:

1. Ambos miembros vivientes del paréntesis presentan el tejido blando (y sus caracteres osteológicos asociados) que se sospecha que también estaba presente en

el fósil; en este caso la afirmación sobre el nodo grupo externo es decisiva y positiva (nivel de inferencia I);

2. Solo uno de los taxones vivientes tiene el tejido blando en discusión y los otros grupos vivientes externos no; en este caso la afirmación sobre el nodo grupo externo es incierta o equívoca (nivel de inferencia II)

3. Ninguno de los taxones vivientes presenta el carácter de tejido blando que se sospecha que ocurrió en el fósil, por lo tanto, la afirmación sobre el nodo grupo externo es decisiva y negativa (nivel de inferencia III).

Para aceptar la hipótesis propuesta, las correspondencias entre el tejido blando y óseo que se supone debían estar presentes en el ancestro paréntesis tienen que ser congruentes con la estructura filogenética del propio EPB. Dicho de otra forma, esas correspondencias entre el tejido blando y el óseo deben caracterizar el grupo monofilético acotado por el paréntesis (Witmer 1995a)

El método que propone Witmer (1992, 1995a) puede parecer tan riguroso que casi ninguna hipótesis pueda sobrevivir. ¿Existe alguna manera de salvar una hipótesis en la que la afirmación sobre el grupo nodo externo es incierta o incluso decisiva y negativa? se pregunta este autor. La respuesta que da a esta pregunta es subjetiva y subyace en el deseo (o, quizá, en la capacidad, Vizcaíno comm. pers.) de especular del investigador. Debe señalarse que las inferencias sobre tejidos blandos implican especulación incluso si la hipótesis sobrevive a todos las pruebas mencionadas. Cualquier inferencia sobre algo que no puede ser observado directamente involucra en alguna medida la especulación (Rudwick 1964). Los niveles o grados de especulación deben reconocerse a base de las afirmaciones filogenéticas en el nodo grupo externo. Además, toda especulación no necesariamente es inútil. Existen casos en que las pistas morfológicas en las partes duras son tan contundentes que parecen señalar la presencia de tejidos blandos específicos sin tener en cuenta la condición en los grupos externos (Witmer 1995a), de manera que la evidencia trasciende las hipótesis sobre la distribución del carácter. En este caso Witmer (1992) considera que se trata de un argumento que fuerza la evidencia morfológica. Bryant y Russell (1992) consideran este enfoque como extrapolatorio, porque depende de generalizaciones biológicas establecidas. La jerarquía de las inferencias puede corresponderse con las tres posibles afirmaciones sobre el nodo grupo externo antes mencionadas, aumentando en cada caso el nivel de especulación: casi no hay especulación cuando el EPB brinda una afirmación positiva y decisiva en el nodo grupo externo; existe un cierto grado de especulación cuando se desarrollan argumentos que fuerzan la evidencia morfológica y la afirmación es equívoca o incierta; finalmente, existe especulación aún mayor cuando se desarrollan argumentos que fuerzan la evidencia morfológica y la evidencia es decisiva y negativa (Witmer 1995a).

Según Witmer (1995a), para muchas preguntas que se plantean en biología evolutiva, la dicotomía entre paleontología y neontología puede impedir que el investigador llegue a realizar las inferencias apropiadas. Para los paleontólogos esta dicotomía tiene el inconveniente de que información crítica sobre tejidos blandos está aparentemente fuera de alcance. La interpretación paleobiológica de los organismos extinguidos implica el desafío de recuperar la información relevante de los tejidos blandos disponible a partir de los fósiles. Como contrapartida, el enfoque EPB enfatiza la importancia de los taxones vivientes para la paleobiología (Witmer 1995a). Una de las críticas de Pagel (1991) a este enfoque plantea que el uso del presente para reconstruir el pasado condena al pasado a ser como el presente. El enfoque EPB no solo intenta acotar las inferencias y caracterizarlas en niveles, sino que pretende basar estas inferencias en los organismos de los cuales existe mayor cantidad de datos: los organismos vivientes. De esta manera permite afirmar críticamente la base empírica para las inferencias (Witmer 1995a).

Aunque el enfoque EPB fue desarrollado para reconstruir tejidos blandos en los taxones fósiles, puede ser generalizado con pequeñas modificaciones a cualquier otro atributo que normalmente no se preserva en el registro fósil (como función, comportamiento, algunos parámetros ecológicos), que tienen caracteres causalmente asociados (es decir, correlación osteológica) pasibles de observarse en animales extintos y vivientes (Witmer 1995a).

Witmer (1995a) menciona que aunque el énfasis en la reconstrucción de los tejidos blandos planteado en los párrafos anteriores destaca la importancia de la correlación osteológica, no todos los atributos de los organismos tienen indicadores óseos confiables. En ausencia de esta información, se puede formular una hipótesis de caracteres no preservados estrictamente sobre bases filogenéticas (por ejemplo, presencia del carácter en el ancestro paréntesis) pero la hipótesis puede ponerse a prueba sólo por análisis filogenético adicional y no por referencia directa al material fósil. Según el protocolo descrito más arriba, la inferencia del carácter en el ancestro paréntesis significa formular una hipótesis de homología. Sólo cuando el carácter presenta un correlato osteológico puede esta hipótesis de homología ponerse a prueba directamente por su congruencia con la filogenia de los taxones extintos y vivientes. Más aún, los argumentos que fuerzan la evidencia morfológica obviamente no pueden avanzar sin correlatos osteológicos (Witmer 1995a). Estas limitaciones no necesariamente invalidan la inferencia de aquellos caracteres no preservados que no tienen correlato osteológico. Sin embargo, estas inferencias requerirán especulación adicional. Por

tanto, para ser consistente, dice Witmer, puede construirse una jerarquía de inferencia paralela a la ya descrita, basada nuevamente en si la afirmación en el grupo nodo externo es decisiva y positiva (I'), equívoca o incierta (II'), o decisiva y negativa (III') (Witmer 1995a). La designación con comillas se debe a que no resulta sencillo ordenar los seis niveles de inferencia. Por un lado, es preferible un nivel I de inferencia que un nivel I', porque el primero implica una base en evidencia osteológica; del mismo modo, un nivel III' probablemente no es sostenible ya que implica una afirmación decisiva negativa que no cuenta con corroboración ósea, es decir, que no tiene asidero en ningún elemento real que pueda considerarse evidencia. Por otro lado, no queda claro a priori si el nivel I' de inferencia es más robusto que el nivel II, o si el nivel II' de inferencia es más robusto que el nivel III. Sin embargo, queda claro que existen medios relativamente rigurosos para inferir tejidos blandos en taxones fósiles, explicitando el nivel de especulación al que el investigador deba apelar (Witmer 1995a).

RESULTADOS

3. Sistemática de los perezosos terrestres del género *Lestodon* Gervais 18553. 1. Morfología craneana

En el estudio morfológico se revisaron los cráneos más completos de las dos especies referidas para el género *Lestodon* según la última revisión del género por Esteban (1996), *L. armatus* (MACN 10830, MACN 11687, MLP 3-3, MLP 3-29, MLP 3-30 y MPRSC 807) y *L. australis* (MACN 9470, ejemplar tipo para la especie). Se consideraron especialmente los caracteres mencionados como diagnósticos por Esteban (1996).

Con respecto a la sutura nasofrontal, ésta es observable en los especímenes MLP 3-3 y MACN 11687 atribuidos a L. armatus y en el MACN 9470 atribuido a L. australis. Se encontró que esta sutura posee una forma similar a una "U", abierta y cóncava hacia adelante, tanto en los ejemplares atribuidos a L. armatus como en el atribuido a L. australis (ver figuras 3. 1 y 3. 2). Se midió el ancho anterior y posterior de los nasales sobre esta sutura en los tres ejemplares ya mencionados (ver tabla 3. 1). La sutura nasomaxilar es visible en los cráneos MLP 3-3, MLP 3-29 y MACN 11687 atribuidos a L. armatus y en el MACN 9470 atribuido a L. australis. Tiene forma cóncava; en todos los casos el ancho posterior de los nasales es mayor que el ancho anterior y particularmente en el ejemplar MLP 3-3 el ancho posterior es una vez y media el anterior. En el ejemplar MACN 11687 se observa la menor diferencia entre el ancho posterior y anterior de los nasales. Cabe mencionar que este ejemplar es el más pequeño de todos los cráneos completos estudiados y que debido a que presenta visibles la mayoría de las suturas craneanas, seguramente se trata de un individuo juvenil. En el eje transverso se encontró que en ambas especies los nasales presentan cierta convexidad en la mayor parte de su longitud, condición que no es tan notoria en el ejemplar MACN 11687, en el que esta zona se encuentra hundida (quizá debido a su condición de juvenil que puede haber permitido un deslizamiento óseo post mortem en el material) y algo reconstruida en el nasal derecho (ver figura 3. 1).

L. armatus	Ancho posterior de los nasales (en mm)	Ancho anterior de los nasales (en mm)	Cociente ancho posterior/ancho anterior
MACN 11687	92	82	1,12
MLP 3-3	112	74	1,51
L. australis			
MACN 9470	111,6	88,3	1,26

Tabla 3. 1. Comparación del ancho anterior y posterior de los nasales de Lestodon.

Figura 3. 1. Comparación de cráneos de *L. armatus* MACN 11687 (izquierda) y *L. australis* MACN 9470 (derecha) en vista dorsal; obsérvese la sutura nasofrontal en forma de "U" y el ancho anterior y posterior de los nasales.



El foramen magnum de los cráneos completos estudiados atribuidos a *L. armatus*, así como el del cráneo atribuido a *L. australis* presenta una forma similar; esta condición también fue observada en el cráneo MPRSC 1020. Dado que el término subcircular no existe en el diccionario de la Real Academia Española, se describirá éste como oval (de forma de óvalo, del latín *ovum*, huevo, Diccionario de la RAE), con alguna variación entre los individuos (ver figura 3.3). Sin embargo, "subcircular" es de uso común en la jerga anatómica descriptiva, e indica que la forma es elíptica pero que el diámetro mayor no difiere sustancialmente del diámetro menor. Sea cual sea la definición utilizada, la forma observada del foramen es similar en ambas especies.

En vista ventral, se observa que el margen anterior de los cráneos de ambas especies es ancho y convexo. Esto es especialmente visible en aquellos cráneos que tienen más completa la parte anterior del hocico en esta vista, como en el MACN 9470 atribuido a *L. australis* y en el MPRS 807 atribuido a *L. armatus* (ver figura 3. 4), aunque es perceptible en los demás cráneos estudiados atribuidos a este último. En ambas especies el borde anteroventral del maxilar contornea el caniniforme, formando un reborde bastante prominente; los caniniformes están desplazados lateralmente con respecto a la línea definida por la serie molariforme (ver figura 3. 4). Las series molariformes en ambas especies son casi paralelas y convergen levemente hacia atrás (ver figura 3. 4).

Figura 3. 2. Cráneo de *L. armatus* MLP3-3 en vista dorsal; obsérvese la sutura nasofrontal en forma de "U"" y el ancho anterior y posterior de los nasales.



Figura 3. 3. Comparación de cráneos de *L. armatus* MLP 3-29 (arriba, izquierda), MLP 3-3 (arriba, derecha), MLP 3-30 (centro, izquierda), MPRSC 807 (centro, derecha), *L. australis* MACN 9470 (abajo, izquierda) y *L. armatus* MACN 10830 (abajo, derecha) en vista posterior; obsérvese la forma oval (o subcircular) del foramen magnum.




Figura 3. 4. Comparación de cráneos de L. australis MACN 9470 y de L. armatus MPRSC 807 en vista ventral; obsérvese borde anteroventral del el maxilar, el desplazamiento lateral de los caniniformes y las molariformes series casi paralelas que convergen levemente hacia atrás.

3. 2. Morfometría craneana

Con respecto a la comparación de las medidas transversales del cráneo contra su largo total (ver tabla 3. 2), los ejemplares MLP 3-3, MLP 3-29 y MPSC 807 presentan los mayores valores. El cociente ancho mínimo del hocico/largo total del cráneo (AMH/LT) posee un valor ligeramente menor en el ejemplar atribuido a *L. australis;* de todas maneras, este valor es apenas menor que el intervalo de un desvío estándar respecto a la media para los ejemplares considerados. Este ejemplar también presenta el mayor valor del cociente ancho máximo del hocico/ largo total del cráneo, aunque tampoco supera el intervalo de dos desvíos estándares en torno a la media. Debe mencionarse que la comparación incluyó solo cinco ejemplares para los que se dispuso del largo total del cráneo y además, de las siete relaciones analizadas, solo tres se encontraron disponibles en *L. australis*.

Tabla 3. 2. Comparación de las medidas transversas del cráneo de Lestodon contra su large
total. Se señalan en negrita los mayores valores en cada caso.

L. armatus	AMH/LT	AH/LT	AMP/LT	AAP/LT	AP/LT	AB/LT	APR/LT
MLP 3-3	0,16	0,40	0,22	0,31	0,11	0,35	0,33
MLP 3-29	0,22	0,38	0,26	0,29	0,12	0,38	0,33
MACN 11687	0,17	0,33	0,20	0,22	0,08	0,30	0,28
MPRSC 807	0,25	0,39		0,29	0,11		0,35
Media	0,20	0,38	0,23	0,28	0,11	0,34	0,33
Desvío estándar	0,04	0,03	0,03	0,04	0,02	0,04	0,03
<i>L. australis</i> MACN 9470	0,15	0,44			0,10		
Media +2 desvest	0,29	0,44	0,29	0,36	0,14	0,43	0,38
Media -2 desvest	0,12	0,31	0,16	0,19	0,07	0,25	0,27

En el análisis morfométrico se encontró que todas las medidas craneanas de *L. australis* caen dentro del intervalo de variación de *L. armatus* (media ± 2 desvíos estándar = 95,46%). De las 58 medidas craneales estudiadas, se encontraron disponibles 51 medidas en este ejemplar, de las cuales la mayor parte (84%) están comprendidas dentro de un desvío estándar en torno a la media, excepto para LCMA (longitud caninomaxilar), LMP (longitud molarpalatina), AMH (ancho mínimo del hocico), AI (ancho infraorbital), HFM (altura del foramen magnum), ABE (ancho bicondiloideo externo), ApC (diámetro anteroposterior del caniniforme superior) y Tm3P (diámetro transverso del lóbulo posterior del último molariforme superior). Las figuras 3. 5 y 3. 6 muestran el intervalo de variación de las medidas craneanas y mandibulares de *L. armatus* y la ubicación de las medidas craneanas y mandibulares de *L. armatus* y la ubicación de las medidas craneanas y mandibulares de *L. armatus* y la ubicación de las medidas craneanas y mandibulares de *L. armatus* y la ubicación de las medidas craneanas y mandibulares de *L. armatus* y la ubicación de las medidas craneanas y mandibulares de *L. armatus* en torno a la media; raneanas y mandibulares de *L. australis* en este intervalo.

Los resultados obtenidos tanto para el estudio morfológico del cráneo como para el análisis morfométrico no sustentan una distinción entre las especies *L. armatus* y *L. australis*, por lo que se propone como única especie de *Lestodon* a *L. armatus*. En consecuencia, la diagnosis enmendada de *Lestodon armatus* es la siguiente: sutura nasofrontal en forma de "U" abierta hacia delante; nasales con grado variable de convexidad en el eje transverso y ancho posterior mayor que el ancho anterior; constricción prezigomática muy marcada,

especialmente en norma ventral; foramen magnum oval; caniniforme superior desplazado hacia afuera y algo hacia delante y series molariformes casi paralelas, convergiendo levemente hacia atrás.

Figura 3. 5. Intervalo de variación de medidas craneanas de L. armatus en torno a la media.



Figura 3. 6. Intervalo de variación de medidas mandibulares de Lestodon armatus en torno a la media.



Figura 3. 7. Intervalo de variación de medidas craneanas de *L. armatus* incluyendo las medidas de *L. australis*.



Figura 3. 8. Intervalo de variación de medidas mandibulares de *L. armatus* incluyendo las medidas de *L. australis*.



L. armatus	LT	LMC	LP	LR	LO	LSM	LCMA	LCMO	LMP	AH	AMH	AMP	AI	APR	AB
MLP 3-3	630	590	290	116,00	365	108	28,6	87		255	102	140	113	210	222
MLP 3-9															
MLP 3-16		491	221,5		313	99	20	59	37				108	178	183
MLP 3-29	523	495	222	106	312	105	40	59		200	116	137,3		174	200
MLP 3-30		620,5	266	143	407,5	107,5		75	59,5	284			143,5	216	245
MLP 3-35															
MLP 3-40															
MLP 3-41															
MPRSC 807	646	599	269	139	388	113,7	24,9	71,1	58	249	164			228	
MPRSC 899															
MPRSC 1020															
MACN 94															
MACN 5749															
MACN 9398															
MACN 10826															
MACN 10827															
MACN 10829															
MACN 10830		630			390	119		77		260	165			212	225
MACN 10833						112	25	67				100			
MACN 10834		630			383,5	93,5		66		197					
MACN 11687				93	290	93		53	37	197	104	117		170	177
MEDIA	599,7	579,4	253,7	119,4	356,1	105,7	27,7	68,2	47,9	234,6	130,2	123,6	121,5	198,3	208,7
DESVÍO	73,9	60,9	30,6	21,4	44,4	8,1	7,5	10,6	12,6	38,5	31,8	18,8	19,2	23,5	26,5
<i>L. australis</i> MACN 9470	560	534	235	117	330	103,05	11,00	72,2	33.35	245	83		101,15		
Media + desvío	673,6	640,2	284,3	140,8	400,5	113,8	35,2	78,8	60,4	273,0	162,0	142,3	140,7	221,8	235,1
Media – desvío	525,8	518,5	223,1	98,0	311,7	97,6	20,2	57,7	35,3	196,1	98,4	104,8	102,3	174,8	182,2

Tabla 3. 3. Medidas craneanas de Lestodon. Todas las medidas están en mm.

L. armatus	AAP	AP	APP	IHIHI	HC	HFM	ABI	ABE	ApC	TC	ApM1	TM1	ApM2	TM2	ApM3	TM3	ApM4	TM4
MLP 3-3	196	67,4	57	190	175	42	54,4	162			27	22	29	26,4	28	24	23	21
MLP 3-9																		
MLP 3-16		60,5	45		127,5	45,5	56											
MLP 3-29	150	62	47,2		130	42	57,3	144	20	18	23	17	25	20	23,4	20	23	17
MLP 3-30	202,5	87	79		164	28	48,5	165	31	45	25	24	27	23,5	26,5	23	27	19
MLP 3-35																		
MLP 3-40																	23,7	17,7
MLP 3-41																		
MPRSC 807	185	72,7	55,4	162	163	39	83,6	174			19,9	16,8	25	21,1	26,8		23,7	17,7
MPRSC 899																		
MPRSC 1020																		
MACN 94																		
MACN 5749																		
MACN 9398																		
MACN 10826																		
MACN 10827																		
MACN 10829																		
MACN 10830	180	73,3	56		163	55	83	189	42	28	24	18	29	22	28	20,5	24	18
MACN 10833		64							20	13	23	17	27,5	20,5	27	19,5	22	15
MACN 10834	142	54,5								15	20	15	22	16,5	23	17	19	13,5
MACN 11687	130	49,2	38,6	127	121	45	77											
MEDIA	169,4	65,6	54,0	159,7	149,1	42,4	65,7	166,8	28,3	23,8	23,1	18,5	26,4	21,4	26,1	20,7	23,2	17,4
DESVÍO	30,4	11,2	12,9	31,6	22,0	8,1	14,9	16,5	9,4	13,2	1,9	3,4	2,4	3,5	2,0	2,4	3,0	3,2
<i>L. australis</i> MACN 9470		57	43,35	176	164	53	52	146	40	27	20	17	26	20	25	18	20,05	14
Media +desvío	199,7	76,8	67, 0	191,2	171 , 1	50,5	80,6	183,3	37,6	37, 0	25,0	22,0	28,8	25,0	28,1	23,1	26,2	20,5
Media - desvío	139,0	54,4	41,1	128,1	127,1	34,2	50,8	150,3	18,9	10,6	21,3	15,1	23,9	17,9	24,1	18,3	20,1	14,2

Tabla 3. 3. (continuación) Medidas craneanas de Lestodon. Todas las medidas están en mm.

L. armatus	Lt	Lrh	Ami	Amp	Lp	Lss	Lsm	Lcm	Harh	Hrh	Hprh	Earh	Epr	Lc	Ac	Aac
MLP 3-3							109	36,4			111	42	38			
MLP 3-9	396	249				95	108	49	88,5	81,5	97,5	45	36,5	38,5	77	105
MLP 3-16																
MLP 3-29	422	257	192	190	71	105,5	107	54	80	80	97	40	38,3	34	71,5	93
MLP 3-30	419	254	222	215	78	111	107	40	96,5	89,5	99	42,5	40	49	78	109
MLP 3-35																
MLP 3-40	402,5	254	189,5	193	76,5	123,5	101	66,5	104,5	82	89	48	41,5	41	73	108
MLP 3-41	447,5	282	195	202,5	86	124,5	105	65	93	88,5	111,5	50,5	39,5			120
MPRSC 807																
MPRSC 899	440	275	168	203	99	85	101	42	64	98	102	43,5		31,2	85,6	106
MPRSC 1020	460	268	160		97	99	95,5	50	68	81	100	54	55	34,4	84	125
MACN 94	457,5	270		101		110	108,5	62	106,5	101,5		48		40,5	83	125
MACN 5749																
MACN 9398										96,5	98,5	35	32			
MACN 10826		263			84,5	107	103	57	84,5	76	86,5	40	34,5			
MACN 10827	371	231			74	117	94	53	83	73	80	39,5	33,5	41	53	
MACN 10829	510	317	186,5	223	100	134	135	70	103,5	99,5	119	49,5	42,5			138
MACN 10830	470	294	187	210	80	120	125	68,5	100	100	110	41	41,6			
MACN 10833																
MACN 10834		_		_									_			
MACN 11687																
MEDIA	436,0	267,8	187,5	192,2	84,6	111,0	107,6	54,9	89,3	88,2	99,4	44,2	39,4	38,7	75,6	114,3
DESVÍO	39,1	22,6	18,5	38,4	10,7	13,8	11,2	11,2	8,9	10,0	11,9	4,9	3,6	5,6	9,8	13,7
<i>L. australis</i> MACN 9470	413	248	192	200	81	107	105	54	106	97	110	44	38,35			
Media + desvío	475,0	290,4	206,0	230,6	95,3	124,8	118,8	66,1	98,2	98,2	111,3	49,1	43,0	44,3	85,5	128,0
Media - desvío	396,9	245,3	169,0	153,8	73,9	97,1	96,4	43,7	80,5	78,3	87,5	39,2	35,9	33,1	65,8	100,6

Tabla 3. 4. Medidas mandibulares de Lestodon. Todas las medidas están en mm.

L. armatus	Apc	Tc	Apm1	Tm1	Apm2	Tm2	Apm3	Tm3A	Tm3P
MLP 3-3			30	20	29	21	43	19	20
MLP 3-9	19,5	19	29,5	19	28,5	20	40	23,5	21
MLP 3-16									
MLP 3-29	27	22	27	18,5	28,8	20	42	24	21
MLP 3-30									
MLP 3-35	24,5	22,5	22	16	22,5	17	32,5	19,5	16,5
MLP 3-40	34	32,5	27	20,5	28	21	35,5	23,5	17,5
MLP 3-41	31	39	32,5	24	29	21	38,5	23	21
MPRSC 807									
MPRSC 899	27,3	35	25,5	17	24,5	18,6	35,4	18,8	17,7
MPRSC 1020	27,7	34,6	27,5	18	21,6	20,2	33	19,6	18,1
MACN 94	30	25	32	25	30	23	43,5	25	22,5
MACN 5749	37,5	32	25	19	27	20	41	27	17,5
MACN 9398	34	30	25	17	26	18,5	39	24	18,5
MACN 10826	12,5	11	26,5	18,5	25	20	39	21,5	19,5
MACN 10827	21	19,5	23	16	25	18	35	21,5	17,5
MACN 10829	33,5	40,5	31	23	36,5	23,5	52,5	32	24
MACN 10830	42	35	32,5	25	34	24	46	24	22
MACN 10833									
MACN 10834									
MACN 11687									
MEDIA	28,7	28,4	27,7	19,8	27,7	20,4	39,7	23,1	23,9
DESVIO ST	8,3	8,7	3,8	3,1	3,7	2,0	5,2	3,8	2,6
L. australis	31	27	25	17	28,5	18	37	24	20
MACN 9470									
Media + desvío	37,0	37,1	31,5	22,9	31,4	22,4	44,9	26,9	26,5
Media - desvío	20,4	19,7	23,9	16,7	24,0	18,4	34,5	19,3	21,2

Tabla 3. 4. (continuación) Medidas mandibulares de Lestodon. Todas las medidas están en mm.

4. Abundancia relativa de *Lestodon* en el contexto de la megafauna Lujanense en Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio Grande do Sul, Brasil

La muestra para Uruguay está compuesta por un total de 1568 especímenes (NISP), de los cuales 81 pertenecen a individuos juveniles. Dentro de los especímenes identificables el 4,5% (71 especímenes) fue identificado a nivel de orden, el 20,7% (324 restos) fue identificado a nivel de familia o subfamilia y el 74,8% (1173 especímenes) fue identificado a nivel genérico.

En el caso de la provincia de Buenos Aires la muestra incluye 1889 restos (NISP), de los cuales 51 son juveniles. Dentro de los especímenes identificables el 0,4% (7 especímenes) fue identificado a nivel de orden, el 4,1% (77 especímenes) fue identificado a nivel de familia o subfamilia y el 95,6% (1805 especímenes) fue identificado a nivel genérico.

La tabla 4. 1 presenta los resultados de los conteos de taxones del primer nivel trófico considerado para Uruguay, incluyendo la categoría de tamaño del taxón según su masa estimada, de acuerdo a la bibliografía citada, la abundancia relativa corregida según el sesgo de tamaño y finalmente la abundancia relativa instantánea total.

Tabla 4. 1. Conteo de consumidores primarios para Uruguay, incluyendo categoría de tamaño, masa estimada, número de especímenes identificados por taxón (adultos/juveniles) (NISP), abundancia relativa estimada de adultos/juveniles y abundancia relativa estimada.

Taxón	Categoría de tamaño	Masa (kg)	NISP	Abundancia relativa	Abundancia relativa total
Cervidae indet	ïi	50	185/16	15418/1619	17037
Antifer	ii	50	3	250	251
Ozotoceros	11	32,5	6	589	589
Morenelaphus	ü	50	23	1917	1917
Paraceros	ü	50	51	4250	4250
Camelidae indet	ii	70	40/1	2934	2934
Catagonus	ii	35	14	1336	1336
Hemiauchenia	 111	191,5	67/2	3352/115	3467
Lama	ii	100	6	384	501
Tayassu	ii	22	3	342	343

Hippidion	 111	476	20	708	708
Equus (A)	 111	250	22	859	859
Tapirus	 111	250	14	633	634
Stegomastodon	iv	5946	22/3	299/16	315
Mylodon	iv	1000	2	53	53
Lestodon	iv	2590	440/39	8182/858	9040
Glossotherium	iv	1302	46/2	1256/147	1403
Scelidotherium	111	826	5	144	144
Megatherium	iv	4584	6/3	90/55	145
Glyptodon	 111	633	19/1	603/39	642
Panochthus	111	795	8	234	234
Doedicurus	iv	1041	2	52	52
Dasypus	i	5,5	2	386	386
Propraopus	111	200	7	345	345
Neuryurus	iv	1000	1	27	27
Pampatherium	 111	200	5	246	246
Dolichotis	ii	12,5	2	282	282
Holochilus	i	0,35	1	549	549
Lundomys	i	0,37	7	2689	2689
Reithrodon	i	0,086	3	2809	2809
Coendou	i	2,95	3	1466	1466
Hydrochaerus	 11	53	6	1304	1304
Neochoerus	ii	63	16	458	458
Myocastor	i	7,5	7	857	857
Cavia	i	1	23	8476/447	8923
Galea	i	0,45	10	4992	4992
Microcavia	i	0,35	41	22517	22517
Lagostomus	i	4,875	4	807	807
Neolicaphrium	ii	32,5	4	220	220
Macrauchenia	 111	909	20	554	554
Toxodon	iV	1415	127/9	2972/170	3142

La figura 4. 1 muestra la distribución de frecuencias de los taxones de consumidores primarios del Uruguay para las categorías de tamaño consideradas. Se observa una distribución creciente en las categorías i (menores de 10 kg, 9 taxones) y ii (entre 10 y 100 kg, 13 taxones), disminuyendo nuevamentela cantidad de representantes en la categoría iii (entre 100 y 1000 kg, 9 taxones) y iv (más de 1000 kg, 8 taxones). Los megaherbívoros (categoría iv) representan el 21% del total de taxones de este nivel trófico.

Figura 4. 1. Histograma de frecuencias para las categorías de tamaño consideradas en los taxones de consumidores primarios de Uruguay.



La tabla 4. 2 presenta los resultados de los conteos de taxones de los consumidores secundarios para Uruguay, incluyendo la categoría de tamaño del taxón según su masa estimada, de acuerdo a la bibliografía citada y finalmente la abundancia relativa estimada total.

La tabla 4. 3 presenta los resultados de los conteos de taxones de los consumidores primarios para la provincia de Buenos Aires, incluyendo la categoría de tamaño del taxón según su masa estimada, de acuerdo a la bibliografía citada, la abundancia relativa corregida según el sesgo de tamaño y finalmente la abundancia relativa instantánea total.

Tabla 4. 2. Conteo de consumidores secundarios para Uruguay, incluyendo categoría de tamaño, masa estimada, número de especímenes identificados por taxón (NISP) y abundancia relativa estimada total.

Taxón	Categoría de tamaño	Masa (kg)	NISP	Abundancia relativa total
Smilodon	iv	304	5	210
Felis (Puma)	ii	50,4	3	249
Panthera	 111	109	2	124
Canidae indet	ii	11,6	8	1163
Dusicyon	ii	14,7	7	930
Pseudalopex	i	8,5	5	817
Lontra	i	8,5	2	327
Arctotherium	 111	235	1	46

Tabla 4. 3. Conteo de consumidores primarios para la provincia de Buenos Aires, incluyendo categoría de tamaño, masa estimada, número de especímenes identificados por taxón (adultos/juveniles) (NISP), abundancia relativa estimada (adultos/juveniles) y abundancia relativa total.

Taxón	Categoría	Masa	NISP	Abundancia	Abundancia
	de	(kg)		relativa	relativa total
	tamaño				
Cervidae Morfotipo A	11	50	11	917	917
Cervidae Morfotipo B	ii	50	3	250	250
Ozotoceros	ii	32,5	2	196	196
Morenelaphus	ii 11	50	3	250	250
Paraceros	ii	50	1	83	83
Hemiauchenia	iii	191,5	13	650	650
Lama	11	100	76/5	4867/389	5256
Tayassu	.: 11	22	8	911	911
Hippidion	 111	476	44/2	1558/86	1644
Equus (A)	111	250	115	5199	5199

Stegomastodon	iv	5946	18/2	244/33	277
Mylodon	 111	1000	32/2	854/55	909
Lestodon	iv	2590	79/4	1469/90	1559
Glossotherium	iv	1302	253/21	6110/616	6726
Scelidotherium	 111	826	293/16	8412/558	8970
Catonyx	 111	807	11	319	319
Megatherium	iv	4584	152/12	2275/218	2493
Glyptodon	 111	633	59/6	1874/231	2105
Panochthus	 111	795	30/2	874/71	945
Doedicurus	iv	1041	34	894	894
Neosclerocalyptus	 111	250	43/1	1944/55	1999
Plaxhaplous	iV	1300	1	24	24
Tolypeutes	i	1,53	2	627	627
Eutatus	 111	200	25	1230	1230
Chaetophractus	i	1,44	4	1283	1283
Propraopus	 111	200	1	49	49
Pampatherium	 111	200	1	49	49
Dolichotis	.: 11	12,5	11	1553	1553
Ctenomys	i	0,4	17	8874	8874
Akodon	i	0,0275	1	1444	1444
Calomys	i	0,034	2	2664	2664
Holochilus	i	0,35	2	1098	1098
Necromys	i	0,55	9	4163	4163
Reithrodon	i	0,086	15	14043	14043
Neochoerus	.: 11	63	1	76	76
Myocastor	i	7,5	1	171	171
Galea	i	0,45	1	499	499
Microcavia	i	0,35	8	4394	4394
Lagostomus	iv	4,875	52/7	10497/1716	10497
Macrauchenia	 111	909	50	1384	1384
Toxodon	iv	1415	131/6	3065/170	3065

La figura 4. 2 presenta la distribución de frecuencias de los taxones de consumidores primarios de la provincia de Buenos Aires para las categorías de tamaño consideradas. Las categorías con mayor representación son las categorías i y iii (con 11 y 13 taxones respectivamente), seguidas por la ii (9 taxones) y finalmente los megaherbívoros (categoría iv) representan el 20% del total de taxones de este nivel trófico (8 taxones).

Figura 4. 2. Histograma de frecuencias para las categorías de tamaño consideradas en los taxones de consumidores primarios de la provincia de Buenos Aires.



La tabla 4. 4 presenta los resultados de los conteos de taxones del segundo nivel trófico considerado (consumidores secundarios) para la provincia de Buenos Aires, incluyendo la categoría de tamaño del taxón según su masa estimada, de acuerdo a la bibliografía citada, la abundancia relativa corregida según el sesgo de tamaño y finalmente la abundancia relativa instantánea total.

Taxón	Categoría de tamaño	Masa (kg)	NISP	Abundancia relativa	Abundancia relativa total
Smilodon sp.	 111	304	53/1	295/7	302
Felis (Puma)	ii	50,36	11	121	121
Conepatus	i 1	3,4	1	31	31
Chrysocyon	ii	23,4	1	15	15
Canis	ii	32,26	4	52	52
Cerdocyon	i 1	6,5	6	144	144
Dusicyon	 111	14,65	6	106	106
Pseudalopex	i	8,5	2	43	43
Arctotherium	 111	235	26/2	159/15	174
Didelphis	i	3,75	1	223	223
Lestodelphis	i	1,25	4	1354	1354

Tabla 4. 4. Conteo de consumidores secundarios para la provincia de Buenos Aires, incluyendo categoría de tamaño, masa estimada, número de especímenes identificados por taxón (NISP), abundancia relativa estimada de adultos/juveniles y abundancia relativa total.

La tabla 4. 5. presenta los resultados de los conteos de taxones de consumidores primarios para algunas localidades de la provincia de Buenos Aires donde se han definido faunas locales típicas del Lujanense: Luján, Paso Otero y Quequén Salado-Indio Rico. Se incluyó la categoría de tamaño del taxón según su masa estimada, de acuerdo a la bibliografía citada, la abundancia relativa corregida según el sesgo de tamaño y finalmente la abundancia relativa instantánea total.

Tabla 4. 5. Conteo de consumidores primarios para las localidades de Luján, Paso Otero y Quequén Salado-Indio Rico, provincia de Buenos Aires, incluyendo categoría de tamaño, masa estimada, número de especímenes identificados por taxón (adultos/juveniles) (NISP), abundancia relativa estimada de adultos/juveniles y abundancia relativa estimada total.

Taxón	Categoría de tamaño	Masa (kg)	NISP	Abundancia relativa	Abundancia relativa total
Cervidae Morfotipo A	.: 11	50	10	833	833
Cervidae Morfotipo B	 11	50	3	250	250
Morenelaphus	 11	50	1	83	83
Palaeolama	iii	191,5	9/1	450/61	511
Lama	 11	100	40/3	2562/233	2795
Hippidion	iii	476	32	1133	1133
Equus (A)	iii	250	71	3210	3210
Stegomastodon	iv	5946	4	54	54
Mylodon	iii	1000	4	27	27
Lestodon	iv	2590	8	149	149
Glossotherium	iv	1302	28	676	676
Scelidotherium	iii	826	9	258	258
Catonyx	iii	807	4	116	116
Megatherium	iv	4584	20/2	299/36	336
Glyptodon	iii	633	16/1	508/39	547
Panochthus	iii	795	5	146	146
Doedicurus	iv	1041	13	342	342
Neosclerocalyptus	iii	250	1	32	32
Eutatus	iii	200	11	905	905
Pampatherium	iii	200	3	148	148
Dolichotis	 11	12,5	2	282	282
Ctenomys	i	0,4	16	8352	8352
Akodon	i	0,0275	1	1444	1444
Calomys	i	0,034	1	1332	1332
Reithrodon	i	0,086	12	11234	11234
Neochoerus	 11	63	1	76	76
Myocastor	i	7,5	1	171	171
Galea sp.	i	0,45	1	499	499
Microcavia sp.	i	0,35	4	2197	2197
Lagostomus	i	4,875	8	1615	1615
Macrauchenia	 111	909	36	997	997
Toxodon	iv	1415	30/1	702/28	730

A continuación se presenta la gráfica de distribución de frecuencias de los taxones de consumidores primarios de las localidades de Luján, Paso Otero y Quequén Salado-Indio Rico, provincia de Buenos Aires (figura 4. 3), para las categorías de tamaño consideradas. Las categorías más representadas son las categorías i y iii (con 8 y 12 taxones respectivamente), seguidas por la ii (6 taxones) y finalmente los megaherbívoros (categoría iv) representan el 19% del total de taxones de este nivel trófico (6 taxones).

Figura 4. 3. Histograma de frecuencias para las categorías de tamaño consideradas en los taxones de consumidores primarios de las localidades de Luján, Paso Otero y Quequén Salado-Indio Rico, provincia de Buenos Aires.



La tabla 4. 6. muestra los resultados de los conteos de taxones de consumidores secundarios, para las mencionadas localidades de la provincia de Buenos Aires donde se han definido faunas locales típicas del Lujanense (Luján, Paso Otero y Quequén Salado-Indio Rico). Se incluyó también, como en los casos anteriores, la categoría de tamaño del taxón según su masa estimada, de acuerdo a la bibliografía citada, la abundancia relativa corregida según el sesgo de tamaño y finalmente la abundancia relativa instantánea total.

Tabla 4. 6. Conteo de consumidores secundarios para las localidades de Luján, Paso Otero y Quequén Salado-Indio Rico, provincia de Buenos Aires, incluyendo categoría de tamaño, masa estimada, número de especímenes identificados por taxón (NISP) y abundancia relativa estimada total.

Taxón	Categoría de tamaño	Masa (kg)	NISP	Abundancia relativa total
Smilodon sp.	 111	304	10	56
Felis (Puma)	 11	50,4	6	66
Canis	 11	32,26	1	13
Cerdocyon	i	6,5	6	144
Pseudalopex	i	8,5	2	43
Arctotherium	 111	235	23	141

Las figuras 4. 4 y 4. 5 muestran las gráficas de abundancia de especies contra masa corporal obtenidas a partir del análisis de regresión realizado a los taxones de consumidores primarios y secundarios estudiados para Uruguay, respectivamente. Los valores de la pendiente de la recta en la gráfica de masa corporal contra abundancia de especies son y = -0,24x + 3,33 para los consumidores primarios e y = -0,61x + 3,45 para los consumidores secundarios.

La tabla 4. 7 muestra los resultados obtenidos para Uruguay de los análisis de regresión realizados a consumidores primarios y secundarios, respectivamente. La tabla 4. 8 presenta los resultados del análisis de varianza realizado a los consumidores primarios y secundarios estudiados para el Uruguay. En ambos casos los resultados obtenidos son significativos.

Figura 4. 4. Gráfica de abundancia de taxones contra masa corporal obtenida a partir del análisis de regresión realizado a los consumidores primarios de Uruguay.



Figura 4. 5. Gráfica de abundancia de taxones contra masa corporal obtenida a partir del análisis de regresión realizado a los consumidores secundarios de Uruguay.



Tabla 4. 7. Resultados del análisis de regresión realizado para los consumidores primarios y secundarios del Uruguay.

Estadísticas de la regresión						
	Consumidores primarios	Consumidores secundarios				
Coeficiente de	0,45	0,82				
correlación múltiple						
Coeficiente de	0,20	0,67				
determinación R ²						
R ² ajustado	0,18	0,61				
Error típico	0,59	0,40				
Observaciones	41	8				

Tabla 4. 8. Resultados del análisis de varianza realizado para los consumidores primarios y secundarios del Uruguay.

Consumidores primarios	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Promedio de los cuadrados	F	Valor crítico de F
Regresión	1	3,54	3,54	9,92	0,0031
Residuos	39	13,90	0,36		
Total	40	17,44			
Consumidores	Grados	Suma de	Promedio	F	Valor
secundarios	de libertad	cuadrados	de los cuadrados		crítico de F
secundarios Regresión	<i>de libertad</i> 1	<i>cuadrados</i> 1,97	<i>de los</i> <i>cuadrados</i> 1,97	12,06	<i>crítico</i> <i>de F</i> 0,0133
secundarios Regresión Residuos	de libertad 1 6	<i>cuadrados</i> 1,97 0,98	<i>de los</i> <i>cuadrados</i> 1,97 0,16	12,06	<i>crítico</i> <i>de F</i> 0,0133

Las figuras 4. 6 y 4. 7 muestran las gráficas de abundancia de especies contra masa corporal obtenidas a partir del análisis de regresión realizado sobre consumidores primarios y secundarios estudiados para la provincia de Buenos Aires, respectivamente. Los valores de la pendiente de la recta en la gráfica de masa corporal contra abundancia de especies son y = -0,02x + 3,21 para los consumidores primarios (datos no significativos) e y = 0,46x + 1,24 para los consumidores secundarios.

La tabla 4. 9 muestra los resultados obtenidos para la provincia de Buenos Aires de los análisis de regresión realizados a consumidores primarios y secundarios, respectivamente. La tabla 4. 10 presenta los resultados del análisis de varianza realizado a los consumidores primarios y secundarios estudiados para la provincia de Buenos Aires.

Figura 4. 6. Gráfica de abundancia de taxones contra masa corporal obtenida a partir del análisis de regresión realizado a los consumidores primarios de provincia de Buenos Aires.





Figura 4. 7. Gráfica de abundancia de taxones contra masa corporal obtenida a partir del análisis de regresión realizado a los consumidores secundarios de provincia de Buenos Aires.

Tabla 4. 9. Resultados del análisis de regresión realizado para los consumidores primarios y secundarios de la provincia de Buenos Aires.

Estadísticas de la regresión					
	Consumidores primarios	Consumidores secundarios			
Coeficiente de correlación múltiple	0,22	0,59			
Coeficiente de determinación R ²	0,05	0,35			
R ² ajustado	0,03	0,27			
Error típico	0,68	0,50			
Observaciones	41	11			

Consumidores primarios	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Promedio de los cuadrados	F	Valor crítico de F
Regresión	1	0,93	0,93	2,02	0,16
Residuos	39	17,91	0,46		
Total	40	18,83			
Consumidores secundarios	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Promedio de los cuadrados	F	Valor crítico de F
Consumidores secundarios Regresión	<i>Grados de libertad</i> 1	Suma de cuadrados 1,19	Promedio de los cuadrados 1,19	F 4,78	Valor crítico de F 0,06
Consumidores secundariosRegresiónResiduos	Grados de libertad 1 9	<i>Suma de cuadrados</i> 1,19 2,24	Promedio de los cuadrados 1,19 0,25	F 4,78	Valor crítico de F 0,06

Tabla 4. 10. Resultados del análisis de varianza realizado para los consumidores primarios y secundarios de la provincia de Buenos Aires.

Las figuras 4. 8 y 4. 9 muestran las gráficas de abundancia de especies contra masa corporal obtenidas a partir del análisis de regresión realizado a los taxones de consumidores primarios y secundarios estudiados para las localidades de Luján, Paso Otero y Quequén Salado-Indio Rico, provincia de Buenos Aires, respectivamente. Los valores de la pendiente de la recta en la gráfica de masa corporal contra abundancia de especies son y = -0,23x + 3,1 para los consumidores primarios e y = 0,05x + 1,69 (datos no significativos) para los consumidores secundarios.

Figura 4. 8. Gráfica de abundancia de taxones contra masa corporal obtenida a partir del análisis de regresión realizado a los consumidores primarios de las localidades de Luján, Paso Otero y Quequén Salado-Indio Rico, provincia de Buenos Aires.



Figura 4. 9. Gráfica de abundancia de taxones contra masa corporal obtenida a partir del análisis de regresión realizado a los consumidores secundarios de las localidades de Luján, Paso Otero y Quequén Salado-Indio Rico, provincia de Buenos Aires.



La tabla 4. 11 muestra los resultados obtenidos para las localidades de Luján, Paso Otero y Quequén Salado-Indio Rico, provincia de Buenos Aires, de los análisis de regresión realizados a consumidores primarios y secundarios, respectivamente. La tabla 4. 12 presenta los resultados del análisis de varianza realizado a los consumidores primarios y secundarios estudiados para las localidades mencionadas.

Tabla 4. 11. Resultados del análisis de regresión realizado para los consumidores primarios y secundarios de las localidades de Luján, Paso Otero y Quequén Salado-Indio Rico, provincia de Buenos Aires.

Estadísticas de la regresión						
	Consumidores primarios	Consumidores secundarios				
Coeficiente de correlación múltiple	0,54	0,09				
Coeficiente de determinación R ²	0,30	0,01				
R ² ajustado	0,27	-0,24				
Error típico	0,54	0,43				
Observaciones	32	6				

Tabla 4. 12. Resultados del análisis de varianza realizado para los consumidores primarios y secundarios de las localidades de Luján, Paso Otero y Quequén Salado-Indio Rico, provincia de Buenos Aires.

Consumidores primarios	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Promedio de los cuadrados	F	Valor crítico de F
Regresión	1	3,71	3,71	12,63	0,0013
Residuos	30	8,81	0,29		
Total	31	12,53			
Consumidores secundarios	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Promedio de los cuadrados	F	Valor crítico de F
<i>Consumidores</i> <i>secundarios</i> Regresión	<i>Grados</i> <i>de</i> <i>libertad</i> 1	Suma de cuadrados 0,006	Promedio de los cuadrados 0,006	F 0,03	Valor crítico de F 0,88
Consumidores secundarios Regresión Residuos	Grados de libertad 1 4	<i>Suma de cuadrados</i> 0,006 0,74	Promedio de los cuadrados 0,006 0,18	F 0,03	Valor crítico de F 0,88

Se puede afirmar que *L. armatus* es el taxón más representado dentro de los xenartros y también de toda la muestra analizada para el Uruguay en el período estudiado. El NISP de *L. armatus* de Uruguay constituye el 31% del total de restos (479 especímenes) y su abundancia representa el 9% de los individuos presentes en el total de fauna estudiada. Entre los perezosos sigue en representación *Glossotherium*, cuyo NISP corresponde al 4% del total de la muestra estudiada (57 especímenes) y su abundancia representa el 1,4% de los individuos. Para *Megatherium* el NISP de la muestra en Uruguay alcanza solo al 1% de los restos (9 especímenes) y su abundancia al 0,1% de los individuos. Por su parte, *Scelidotherium* presenta un NISP muy pequeño, de 0,3% (5 especímenes) y una abundancia de 0,1%, aunque *Mylodon* presenta valores aún menores, con un NISP de tan solo 0,1% (2 especímenes) y una abundancia que representa el 0,05% de los individuos de la fauna estudiada.

Para el total de restos estudiados de la provincia de Buenos Aires, el taxón más representado entre los xenartros y también de toda la muestra analizada es *Scelidotherium* (NISP=293 especímenes), cuyos restos constituyen el 15% de los fósiles estudiados de la provincia y su abundancia representa el 9% de los individuos. El segundo taxón más representado de toda la muestra es *Glossotherium*, cuyo NISP alcanza el 14% de los restos estudiados (274 especímenes) y su abundancia representa el 7% de los individuos. El NISP de *Megatherium* corresponde al 9% de los restos (164 especímenes), lo que lo ubica en el tercer lugar en representación y su abundancia es el 3% de los individuos analizados de esta fauna. Entre los perezosos, sigue *L. armatus*, cuyo NISP representa el 4% de los restos estudiados (83 especímenes) y su abundancia corresponde al 2% de los individuos de la fauna analizados. Finalmente, el NISP de *Mylodon* solo corresponde al 2% de los restos estudiados (34 especímenes) y su abundancia al 1%.

Con relación a las categorías de tamaño en los consumidores primarios, se observó que en Uruguay la más representada fue la categoría ii (entre 10 y 100 kg) con 13 taxones y en la provincia de Buenos Aires y en las localidades de Luján, Paso Otero y Quequén Salado-Indio Rico la categoría de tamaño más representada fue la iii (entre 100 y 1000 kg), con 13 y 12 taxones respectivamente.

Si bien en las faunas analizadas se realizaron las correcciones para evitar los sesgos tafonómicos, en todos los casos estudiados los valores de la pendiente de la recta en la gráfica de masa corporal contra abundancia de especies no se ajustan con lo esperado de acuerdo al modelo de Damuth (-1,05 \pm 0,25). La tabla 4. 13 resume estos resultados, incluyendo los valores totales de NISP (número de especímenes identificables) para cada fauna y los valores de la pendiente de la recta, la ordenada al origen y el coeficiente de correlación.

Tabla 4. 13. Resumen de resultados de las gráficas de masa corporal contra abundancia de especies los análisis de regresión para las faunas de consumidores primarios y secundarios estudiadas (PO: Paso Otero; QS-IR: Quequén Salado-Indio Rico; NS: no significativo).

Fauna	NISP	Pendiente	Ordenada al origen	Correlación (R)	De acuerdo con modelo o no
Consumidores					
primarios	1535	-0,24	3,33	0,45	no
Uruguay					
Consumidores					
secundarios	33	-0,61	3,45	0,82	no
Uruguay					
		NISP total	Uruguay: 156	8	
Consumidores					
primarios	1772	-0,02	3,21	0,22 (NS)	no
Buenos Aires					
Consumidores					
secundarios	123	0,46	1,24	0,59	no
Buenos Aires					
Consumidores					
primarios	410	0.22	2.07	0.54	20
Luján, PO,	410	-0,23	3,07	0,54	110
QS-IR					
Consumidores					
secundarios	19	0.05	1.60	0.00 (NIS)	20
Luján, PO,	40	0,05	1,09	0,09 (113)	110
QS-IR					
	NISP	total provincia	a de Buenos A	Aires: 1889	

5. Paleobiología

En este capítulo se describen los resultados del estudio paleobiológico realizado a *L. armatus* basado en la definición de tres atributos biológicos esenciales para el taxón considerado: tamaño, dieta y uso del sustrato o tipo de locomoción, según se propone en Vizcaíno *et al.* (2004, 2008). En el apartado sobre tamaño se presentan los resultados de la estimación de masas obtenidas a partir de las medidas tibiales para *Lestodon armatus* y su relación con la distribución geográfica en Uruguay y Argentina (5. 1); en el apartado vinculado con la dieta se presentan los resultados de los análisis de biogeoquímica realizados (5. 2). En el apartado correspondiente al uso del sustrato (5. 3), se realiza una introducción sobre la locomoción, luego se describe la metodología específica empleada en la reconstrucción muscular e interpretación de la musculatura del miembro posterior en *Lestodon armatus* y por último, se presentan los resultados de la musculatura en los perezosos vivientes, que conforman el EPB sobre el cual está basada la reconstrucción muscular en *L. armatus*.

5. 1. Estimación de masas en *Lestodon armatus* y la relación con su distribución geográfica en Uruguay y Argentina

La tabla 5.1 presenta las medidas tibiales de los ejemplares *de Lestodon armatus* incluidos el análisis de distribución de masas tomadas según se detalló en los métodos (capítulo 2, sección 2. 3. 3. a). Todas las medidas están en mm.

Material	T1	T2	T3	T4	T5	T6
CAR 164	307			155	98	95,4
CAR 300	355	237	86,4	163	110	108,6
CAR s/n	315	203	70,8	143,1	95,2	101,1
CAV s/n	325	360	120		100	65
FC DPV s/n	340			163	97,3	91,1
FC DPV s/n	276			119,2	75	84,8
FC DPV s/n	375	241		162	102,1	103,4
MACN 13915	336			142	85	12
MACN 14151	337			133	96	10,1

Tabla 5. 1 Medidas de tibias de Lestodon armatus tomadas según Scott (1990).

Tabla 5.1 (continuación) Medidas de tibias de Lestodon armatus tomadas según Scott (1990).

	T1	T2	T3	T4	T5	T6
MACN 14383	342	22	82	137	90	10,8
MACN 2753	308	199	60	137	91	98
MACN 9482	286	19	59	124	84	85
MACN 9483	323			132	81	86
MACN 9675	341	22,6	68	151	92	107
MIAVA	343	225		155	105	95
MLP 25-XII-2	370	220	90,8	179	105,4	99
MLP 3-20	306			150,4	98,1	94,8
MLP 3-48	372	234	101,3	178	102	108,3
MLP 3-49	320	215	89,9		91,5	99
MLP 3-55	339	234	72,5	164		103,3
MLP 3-56	355	244		160	112,2	113,3
MLP 3-56				153,3	96,7	91,7
MLP 3-57	350			172	105,6	112,3
MLP 3-62	292	198	60,5	155	95,8	93,6
MLP 3-728	360			190	101,5	116,5
MLP 3-922	338	224	74		103,8	102,6
MLP 40 26-IV 1	346	223	101,6	155,6	95,9	102,5
MLP 44-XII-28-22	330	217	105,3	168	95,6	109,4
MLP s/n	293	207	83,8	135,2	86,3	84,5
MMC 400	330	225	73	14	78	110
MMC s/n	330	19	63	14	66	96
MMC s/n	310	20	59	13	76	86
MUNHINA 101	338			160	103,1	110,3
MUNHINA 1169				155	99,3	112,2
MUNHINA 151	323	206		160	90,3	93,1
MUNHINA 17	341	215	84,3	148,3	102,6	101,1
MUNHINA 191	315	210		157	105	120,3
MUNHINA 910		245	87,5			115,9
MUNHINA s/n	305	208	65,2	180	108	99,4
MUNHINA s/n				144,8		
MACN 9482	296	18,5	66	126	76	85
MACN 13580	325	204		145		78
MACN 9675	337	223	77	154	8,8	107
MACN 14704	355	239	11,9			
MACN 6359	306	187	65		71	81
MACN 14724	325			124	83	95

La tabla 5. 2 resume los resultados generales de la estimación de masa a partir de las medidas tibiales obtenidos utilizando el método de similitud geométrica y las ecuaciones alométricas. Todos los valores están en kilogramos. En las dos primeras columnas se utilizaron las 6 medidas de la tibia para obtener las estimaciones en cada método; luego se presentan las estimaciones sin utilizar la medida del diámetro transverso de la diáfisis tibial (T6) y por último sin utilizar T6 ni el diámetro anteroposterior de la tibia en la epífisis proximal (T3). Como ya se mencionó en métodos (capítulo 2, sección 2. 3. 3. a), el diámetro transverso de la tibia constituye una medida problemática al trabajar con estimaciones de masa en xenartros, debido a que los miembros posteriores eran excepcionalmente robustos; además, debido a que las ecuaciones alométricas empleadas se basan en ungulados, cabe esperar que la estimación a partir de esta medida genere una sobredimensión de la masa corporal. La supresión del ancho máximo anteroposterior del extremo proximal se debió a que esta medida se pudo tomar en un grupo menor de tibias, por hallarse algunas incompletas en este extremo.

Las dos primeras filas muestran los resultados promedio y el desvío estándar de las estimaciones usando las 48 tibias. Siguen los resultados de las estimaciones promedio y los desvíos estándar a partir de las 19 tibias procedentes de Uruguay y por último los promedios de los resultados de las estimaciones y desvíos estándar para las 29 tibias de Argentina. Se observa que todas las estimaciones de masa obtenidas a partir de las ecuaciones alométricas son claramente menores que las obtenidas usando la similitud geométrica. Como contrapartida, exactamente lo contrario ocurre para los desvíos estándar, que son mayores cuando las estimaciones de masa se basan en dichas ecuaciones (alrededor del doble de los desvíos obtenidos para la similitud geométrica).

La tabla 5. 3 resume los resultados de los test de *t* para las estimaciones de masa de Uruguay y Argentina, mostrando en primer lugar los resultados para la aplicación de las ecuaciones alométricas y posteriormente para el método de similitud geométrica. Como se observa, en todas las comparaciones realizadas entre las medias obtenidas para las estimaciones de masa de Uruguay y Argentina, en ninguno de los casos los grupos difieren significativamente entre sí.

	Todas las	s medidas	Sin T6		Sin T6 ni T3	
	Similitud	Ecuaciones	Similitud	Ecuaciones	Similitud	Ecuaciones
	geométrica	alométricas	geométrica	alométricas	geométrica	alométricas
Media todos	3575,8	3071,1	3413,3	2709,9	3504,1	2895,2
Desvío todos	386,5	757,8	404,5	728,0	434,4	662,4
Media Uruguay	3621,0	3091,9	3465,8	2720,1	3550,9	2851,2
Desvío Uruguay	293,2	684,9	289,3	635,4	271,8	542,4
Media Argentina	3546,1	3078,9	3378,9	2703,0	3473,4	2922,5
Desvío Argentina	439,5	818,1	466,7	796,1	516,6	735,0

Tabla 5. 2. Resultados generales de la estimación de masa de Lestodon armatus a partir de lasmedidas tibiales. Todos los resultados están en kg.

Tabla 5. 3. Resultados de los test de *t* para las estimaciones de masa de *Lestodon armatus* de Uruguay y Argentina. Los resultados de las estimaciones de masas están en kg; g. de l.: grados de libertad

		Media Uruguay	Media Argentina	Valor de t	g. de l.	p
Ecuaciones alométricas	Todas las medidas	3091,9	3057,4	0,153	46	0,879
	Sin T6	2720,1	2703,0	0,078	45	0,938
	Sin T6 ni T3	2851,2	2922,5	-0,355	45	0,724
Similitud geométrica	Todas las medidas	3621,0	3546,1	0,653	46	0,517
	Sin T6	3465,8	3378,9	0,724	46	0,473
	Sin T6 ni T3	3465,8	3378,9	0,724	46	0,473

Los resultados obtenidos muestran que los individuos de mayor tamaño de toda la muestra analizada corresponden a ejemplares del territorio argentino, con lo cual la hipótesis planteada inicialmente, que sugería un mayor tamaño corporal en los individuos de *Lestodon armatus* del territorio uruguayo no fue corroborada. Además, los promedios de las estimaciones de masa para ambas márgenes del Plata no difieren significativamente, lo que implica que ambos grupos de individuos son comparables. Los desvíos estándar para las estimaciones de Argentina son aproximadamente una vez y media mayores que los desvíos de las estimaciones de Uruguay, es decir, se observa una mayor variación de tamaño corporal en la muestra argentina lo cual era esperable debido a la diferencia en los tamaños de las muestras (n=19 y 29 tibias para Uruguay y Argentina, respectivamente). Las estimaciones de masa corporal realizadas a partir de la tibia no permiten plantear un caso de dimorfismo sexual en el tamaño en esta especie, debido a que no se observan dos grupos diferentes independientemente de su procedencia geográfica.

5. 2. Biogeoquímica: análisis de isótopos estables

La tabla 5. 4. muestra los resultados del pre-tratamiento de las muestras, es decir, de las extracciones de colágeno realizadas, entendido éste como la suma del colágeno y otras proteínas no colagénicas del hueso del cual no es posible separarlo. Se indica además qué muestras se purificaron y cuáles no, y también si la muestra fue dividida y qué cantidad se purificó. La masa de colágeno obtenida de la muestra A6 no se indica debido a que el vaso que la contenía se rompió y no fue posible pesar el total de colágeno obtenido. En las muestras A12 y A12P la masa de colágeno obtenida, así como el rendimiento de estas muestras es aproximado debido a que la muestra fue dividida en dos previo a su secado por problemas de tiempo (de las cuales la A12P siguió luego el proceso de purificación), por lo cual no se pesó toda la muestra antes de dividirla e iniciar la purificación con la fracción A12P. El rendimiento de las muestras en general estuvo entre valores menores a 1 % y cercanos a 6 %.

La tabla 5. 5. resume los resultados obtenidos en el análisis de isótopos estables de ¹³C y ¹⁵N. La muestra A2 no aparece en esta tabla de resultados porque no fue enviada al laboratorio de isótopos estables; al someterla al procedimiento de purificación no logró recuperarse nada de colágeno, si bien se inició la purificación con una masa de 0,82 g, cercana al umbral que se había fijado de 1g de colágeno obtenido para pasar a purificación. De las 21 muestras analizadas, de las cuales 5 corresponden a análisis por duplicado, 11 muestran una relación C:N que indica que no han sufrido alteración diagenética, o si la sufrieron, ésta es lo suficientemente pequeña como para ser identificada a partir de los datos de isótopos obtenidos a partir del colágeno óseo (DeNiro 1985; Ambrose 1990; Bocherens *et al.* 1996b, 1997; Drucker *et al.* 2001, 2003). Las muestras que están por fuera del rango C:N entre 2,8 y 3,6 no fueron consideradas para establecer conclusiones. El promedio de los resultados obtenidos para el δ^{15} N; el promedio de los resultados para el perezoso *Lestodon armatus* es de –18,8 para el δ^{15} N.

Tabla 5. 4. Detalle de muestras donde se indica cuáles fueron purificadas y sin purificar, masa de colágeno obtenida en el pre-tratamiento y rendimiento de las muestras en porcentaje.

Muestra	Descripción	Masa de	e Rendimiento	
		colágeno (g)	en % (sin	
		obtenida (sin	purificar)	
		purificar)		
A1P	CAV s/n: costilla de L. armatus Arroyo	1,88	4,15	
	Vizcaíno (purificado)			
A1	CAV s/n: costilla de L. armatus Arroyo	2,10	6,34	
	Vizcaíno (sin purificar)			
A2	FC-DPV 2314: costilla de L. armatus	0,82	0,97	
	Arroyo El Caño			
A3	FC-DPV 2311: radio L. armatus	0,10	0,44	
	Arroyo El Caño			
A4	FC-DPV 2313: Hemiauchenia? Arroyo	0,19	1,59	
	El Caño			
A5	MLP 83-XI-5-1: osteodermos G.	0,27	0,94	
	robustum Bs. As.			
A6	FC-DPV 2316: Glyptodon Arroyo El	se perdió parte de		
	Caño	la muestra		
A7	FC-DPV 2317: Panochthus Arroyo El	2,60	3,33	
	Caño			
A8	CLRC 491: Glyptodon (cantera)	0,4	0,42	
A9	CLRC 491: Panochthus (cantera)	0,30	0,44	
A10	CLRC 491: tibia L. armatus (cantera)	5,16	4,98	
	(purificado)			
A11	FC-DPV 2312: astrágalo L. armatus	1,54	1,74	
	Arroyo El Caño (purificado)			
A12	CAV 121: húmero <i>L. armatus</i> Arroyo	~5	~5	
	Vizcaino (sin purificar)			
A12P	CAV 121: húmero L. armatus Arrovo			
	Vizcaíno (purificado)			
A12		0.22	0.40	
AIS	FU-DEV S/n: molariforme L. armatus	0,22	0,60	
	San Luis			
Tabla 5. 5. Detalle de muestras donde se indican los resultados de los análisis de isótopos estables de ¹³C y ¹⁵N, los resultados con respecto a los estándares y la relación C:N obtenida en las muestras; "dup" indica que la muestra fue duplicada en el laboratorio.

Muestra	Descripción	Nitrógeno [%]	Carbono [%]	$\delta^{15} \mathbf{N}_{Air}$ (%)	δ ¹³ C _{VPDB} (%0)	C:N
A1P	CAV s/n: costilla de <i>L. armatus</i> Arroyo Vizcaíno (purificado)	12,0	34,0	9,59	-18,73	2,82
A1	CAV s/n: costilla de <i>L. armatus</i> Arroyo Vizcaíno (sin purificar)	10,1	28,8	9,25	-18,81	2,85
A1-dup	ídem	11,8	33,2	9,49	-18,75	2,82
A3	FC–DPV 2311: radio <i>L. armatus</i> El Caño	0,1	1,8	7,96	-28,79	16,72
A4	FC–DPV 2313: <i>Hemiauchenia</i> ? El Caño	0,1	1,7	7,71	-20,43	23,71
A5	MLP 83–XI–5–1: osteodermos <i>G.</i> <i>robustum</i> Bs. As.	13,8	40,1	10,35	-20,55	2,91
A5-dup	ídem	13,4	38,9	10,06	-20,52	2,90
A6	FC–DPV 2316: <i>Glyptodon</i> El Caño	0,1	3,1	7,11	-26,57	36,39
A7	FC–DPV 2317: <i>Panochthus</i> El Caño	0,0	0,4	8,20	-24,12	9,48
A8	CLRC 491: <i>Glyptodon</i> (cantera)	0,0	0,6	6,46	-28,12	28,94
A9	CLRC 491: Panochthus (cantera)	0,0	0,2	4,5 0	-26,24	11,47
A10	CLRC 491: tibia L. armatus (cantera) (purificado)	0,0	0,2	5,91	-25,73	5,98
A11	FC–DPV 2312: astrágalo <i>L. armatus</i> El Caño (purificado)	0,2	1,7	10,61	-26,19	10,17

Tabla 5. 5. (continuación) Detalle de muestras donde se indican los resultados de los análisis de isótopos estables de ¹³C y ¹⁵N, los resultados con respecto a los estándares y la relación C:N obtenida en las muestras; "dup" indica que la muestra fue duplicada en el laboratorio.

Muestra	Descripción	Nitrógeno [%]	Carbono [%]	δ ¹⁵ N _{Air} (‰)	δ ¹³ C _{VPDB} (‰)	C:N
A12	CAV 121:	13,4	38,3	10,02	-19,13	2,86
	húmero L.					
	armatus Arroyo					
	Vizcaíno (sin					
	purificar)					
A12P	CAV 121:	11,5	32,1	9,43	-18,81	2,79
	húmero L.					
	<i>armatus</i> Arroyo					
	Vizcaino					
	(purificado)					• = •
A12P-dup	ídem	11,6	32,3	9,59	-18,91	2,79
A12P-dup	ídem	11,4	32,1	9,44	-19,09	2,82
A13	FC-DPV s/n:	0,2	2,9	7,64	-24,70	13,38
	molariforme L.					
	armatus San Luis					
A13-dup		0,2	2,6	7,71	-24,79	12,99
A14P	CAV s/n: costilla	12,5	34,9	9,44	-18,19	2,79
	L. armatus	,	,	,	,	,
	Arroyo Vizcaíno					
	procesada por R.					
	Bracco					
	(purificado)					
A14P-dup	ídem	12,1	33,3	9,50	-18,39	2,75

5. 3. La locomoción en los perezosos terrestres

Una de las particularidades anatómicas de los perezosos es la estructura interna de los huesos largos. La mayoría de los mamíferos poseen cavidad medular en los huesos de los miembros, que funcionan como cilindros huecos. Esta característica permite la optimización del sistema esquelético frente a las fuerzas de compresión y flexión, que pueden provocar la fractura del hueso. Currey y Alexander (1985) y Alexander (1993) analizaron la relación entre el radio de los huesos largos y el grosor de su pared. Encontraron que para los mamíferos terrestres esta relación varía entre 1 y 4, con el menor índice en el elefante, que tiene la pared más delgada. Además, esta relación tiende a ser menor en los huesos distales que en los proximales del mismo miembro y también menor en los animales de mayor tamaño con relación a los de menor tamaño emparentados. Los tardígrados muestran índices sorprendentemente bajos para ser un grupo terrestre (Oxnard 1989, 1990, 1993): esto implica que los huesos largos no presentan cavidad medular y que el hueso esponjoso presenta una estructura que no es de red ortogonal. Con respecto a la disposición que se encuentra en los huesos largos, este autor señala: "what the arrangement actually is, is not clear at this time. It seems to have a spiral structure within itself that may relate to the generally twisted form of the entire bone." (Oxnard 1990: 76). Oxnard (1993) propone que estos huesos largos estaban especialmente adaptados a resistir fuerzas compresivas axiales, con menor resistencia contra la flexión y las cargas excéntricas. La falta de cavidad medular en los perezosos terrestres concuerda con el ensanchamiento pronunciado de la diáfisis femoral (Toledo 1996). La predominancia de este tipo de fuerzas ocurre cuando se dan movimientos relativamente lentos del miembro, con un aumento en la duración de la fase pendular y de las fases propulsivas mientras se desarrollan marchas simétricas (Toledo 1996). En este sentido, Smith y Savage (1956) proponen que la marcha de un mamífero puede dividirse en dos fases, una fase pendular ("floating"phase) durante la cual las cuatro extremidades están fuera del sustrato y una fase propulsiva ("stepping" phase) durante la cual al menos una extremidad está sobre el sustrato. El resultado principal de un cambio en la marcha consiste en alterar los largos relativos de estas dos fases.

Smith y Savage (1956) sugieren que muchas de las variaciones de los esqueletos de los mamíferos pueden explicarse por dos consideraciones mecánicas. La primera se refiere a la ventaja mecánica de los músculos: un músculo puede presentar un diseño para un movimiento rápido y débil o para un movimiento lento y fuerte del esqueleto. La segunda consideración se refiere a la marcha de los mamíferos. Si bien el tipo de marcha que un animal adopta depende de su tamaño y de la velocidad a la cual se desplaza, estos factores por sí solos son

insuficientes para explicar las diferentes marchas de los animales. Gregory (1912) propone que la velocidad que alcanza el extremo distal de un hueso largo de los miembros dependerá de (1) la proximidad del punto de inserción de los principales músculos a la articulación o eje, (2) el tamaño del ángulo de inserción del músculo, (3) la posición de las fibras musculares con relación al eje mayor del músculo y (4) la velocidad de contracción propia del músculo.

La idea de que la pelvis de los tardígrados coincide en varios aspectos con la descripción de una típica estructura graviportal fue postulado por Gregory (1912) y Osborn (1929) La palabra graviportal "has been invented by Professor Osborn to describe the conditions in heavy-bodied animals with long proximal and short distal limb segments" (Gregory 1912: 269). Con respecto a su modo de locomoción, los perezosos terrestres han sido considerados como graviportales (Gregory 1912; Coombs 1978, 1983), es decir, animales gigantes cuya caminata de características propias se llama ambladura (Gregory 1912; Osborn 1929). Alexander (1982) define a la ambladura, el trote y el paso como tipos de marcha simétricos en los que el miembro izquierdo y derecho de cada par de extremidades se mueve medio ciclo fuera de fase. Smith y Savage (1956: 611) puntualizan que "Very heavy mammals when travelling fast adopt the ambling gait in which there is no floating phase; at least two of the legs being at the ground at any instant". Por su parte Coombs (1978) define a los graviportales como animales en los que la estructura de sus miembros está adaptada para resolver problemas de soportar peso; su definición en ese trabajo está adaptada a los hábitos locomotores de los dinosaurios. Hildebrand (1974) establece que los animales graviportales son aquellos que presentan modificaciones morfológicas en la estructura de sus miembros para soportar masas por encima de un umbral de 900 kg. Si se aplica esta definición, casi todos los perezosos cuadrúpedos pleistocénicos quedan incluidos. En resumen, según Gregory (1912), Osborn (1929), Smith y Savage (1956) y Hildebrand (1974), los animales graviportales son aquellos de gran masa corporal, señalándose el límite de 900 kg como el umbral a partir del cual es necesario reestructurar el sistema músculoesqueletal para resistir las demandas producidas por grandes cargas de peso; los graviportales vivientes típicos son los elefantes, los rinocerontes y los hipopótamos. Las fuerzas compresivas mayores actúan como presión selectiva sobre los miembros, en los que los huesos largos se modifican generalmente para adoptar una forma más columnar; esta modificación disminuye la acción de las grandes fuerzas de flexión (Gregory 1912). Los huesos proximales de los miembros se alargan en oposición al acortamiento de los elementos distales de la extremidad (Gregory 1912). Para contrarrestar las fuerzas verticales, los ángulos entre los miembros y las cinturas deben ser grandes, dejando estos elementos casi paralelos al vector fuerza (Gregory 1912). El fémur

largo de los graviportales está asociado con una disposición de la pelvis casi vertical y con ángulos de inserción más reducidos de los principales músculos largos del miembro posterior (figura 5. 1; Gregory 1912). El resultado de estos ángulos de inserción pequeños es que los músculos largos ejercen una fuerza poderosa en la dirección de la diáfisis femoral, una disposición favorable para el levantamiento y soporte de grandes pesos (Gregory 1912). El tercer trocánter está reducido y ubicado bastante más desplazado distalmente sobre la diáfisis, quizá debido al gran tamaño que alcanzan los *vasti* del *quadriceps femoris* (Gregory 1912).

En la cintura pélvica, el íleon se ensancha y toda la estructura tiende a aumentar su verticalidad: esto genera una separación ósea entre el gluteus medius y el *longissimus dorsi* y el primero pasa a insertarse sobre el trocánter mayor en una línea casi vertical (figura 5. 1; Gregory 1912).

La tesis doctoral de Toledo, "Locomotory patterns within the Pleistocene sloths" (1996) estudia los patrones de locomoción de los perezosos pleistocenos, tomando en consideración los scelidotherinos *Scelidotherium* y *Catonix*, los notroterinos *Nothrotherium* y *Nothrotheriops*, los megatéridos *Megatherium* y *Eremotherium*, los lestodontinos *Lestodon* y *Ocnotherium*, los milodontinos *Paramylodon* y *Glossotherium* y los megaloníquidos *Megalonyx*, *Megalocnus* y *Acratocnus*. En dicho trabajo plantea que el diseño corporal de los tardígrados muestra una adaptación a la herbivoría; contexto en el cual el bipedalismo sería una forma de conseguir el alimento y un comportamiento de defensa frente a los predadores, como se observa en el oso hormiguero.

Según Toledo (1996), los perezosos fósiles del Pleistoceno "show most of these morphological modifications which initially put them within, or close to, the graviportal group than to other locomotory categories" (Toledo 1996: 159). Gregory (1912) incluye a *Lestodon* en una subcategoría dentro de los graviportales que llama traviportal, aunque no la define formalmente. Para Toledo (1996: 152), "The combination of several conspicuous anatomical features of the post-craneal skeleton of terrestrial sloths and their particular body design, furnishes reasonable information to consider this group as having a unique locomotory type". Este autor define entonces la locomoción traviportal como "…a style performed by most terrestrial sloths using both quadrupedal and bipedal stance with obligate slow-moving habits" (Toledo 1996: 196).

Figura 5. 1. Esquema mostrando las relaciones de algunos músculos extensores de la pelvis y el fémur en posición estática en un animal cursorial típico (caballo, A) con ángulos de inserción relativamente amplios (a, b, c) y en un animal graviportal típico ("*Mastodon*", B) con ángulos de inserción más agudos (a', b', c'). Las líneas enteras representan las líneas de acción de los músculos y las líneas punteadas representan los radios de rotación. Modificado de Gregory (1912).



La pelvis de los mamíferos puede considerarse como una palanca de primera clase, es decir, que el fulcro está ubicado entre la fuerza y la carga. Kummer (1971) reconoció a partir del hueso coxal tres tipos funcionales en los primates. Esta clasificación general separa los cuadrúpedos, los bípedos facultativos y los bípedos obligados. La estructura pélvica del primer grupo actúa como una palanca recta simple de dos brazos. Este modelo considera el acetábulo como fulcro, el íleon como uno de los brazos de palanca para la mitad posterior del peso corporal (cargado en la articulación sacro-ilíaca), y el isquion actuando como el otro brazo para las fuerzas generadas por los músculos isquiales y caudales, los ligamentos isquio-sacrales y los ligamentos de los músculos abdominales. La ventaja mecánica se mide como el cociente entre el brazo de momento y el brazo de carga (o una aproximación a éste, por ejemplo, el

largo del fémur). Vizcaíno *et al.* (1999) también analizan la ventaja mecánica de manera análoga, en este caso aplicada a la extremidad anterior de los armadillos. Toledo (1996) describe la estructura pélvica de los perezosos terrestres como una variación de este tipo funcional, con la principal diferencia en el isquion. En los perezosos el ligamento isquio-sacral es reemplazado por una lámina ósea expandida entre el isquion y el sacro, formando una estructura similar al sinsacro. Esta característica produce mayor rigidez contra las fuerzas rotacionales de la pelvis (Toledo 1996). Estas fuerzas actúan separadamente: una tiende a empujar toda la pelvis hacia delante, debido al peso; la segunda contrarresta la primera haciendo más rígida la columna vertebral con las fuerzas producidas por los músculos ventrales y abdominales (Toledo 1996).

La articulación de la cadera se fija por la interacción de distintos grupos musculares y de los ligamentos isquiofemorales. Las reconstrucciones habituales de los perezosos terrestres, tanto en postura cuadrúpeda como en la bípeda, muestran el muslo y la pierna flexionados (Toledo 1996). Para superar la fuerza hacia abajo del peso, que produce una flexión mayor en estas articulaciones, los huesos son mantenidos en una posición rígida por los extensores del muslo y la pierna. Esto se evidencia en las cicatrices sobre la porción anterior de la diáfisis femoral producto del grupo muscular del cuadriceps (Toledo 1996).

McDonald (1977) menciona que la orientación de los procesos espinosos de las vértebras de la columna y el tamaño relativo del centro de las vértebras son típicos de aquellos grupos que adoptan posturas bípedas. También la estructura de los pies de la mayoría de los tardígrados está vinculada al bipedalismo. Una de las adaptaciones morfológicas más llamativas de los perezosos es la torsión hacia adentro de los pies, a la que McDonald (1977) llama *pes pedolaterales*; se presentan con distintos grados dentro de las morfologías que exhiben los perezosos pleistocénicos. Esta característica se conoce también como invertígrado, dentro del esquema que clasifica las modificaciones en el soporte de los miembros de los mamíferos en digitígrados, ungulígrados y plantígrados (Hildebrand 1974).

Según Toledo (1996) los megatéridos, milodontinos y lestodontinos presentan las mayores adaptaciones hacia la adquisición de una estructura de *pes pedolaterales*, en contraste con lo observado en notroterios y scelidoterios. Los primeros presentan un calcáneo masivo con una superficie ventral achatada a lo largo del *tuber calcis*. Esta modificación permite posicionar el calcáneo en contacto directo con el sustrato (Toledo 1996). Estas adaptaciones posibilitan mayor efectividad para soportar las cargas de peso orientadas verticalmente (Toledo 1996). Este autor observa que en todos los casos mencionados se da un patrón de reducción de los dedos internos y elongación de los elementos externos. El movimiento del

pie durante la caminata en los invertígrados posiciona la articulación crural mediolateralmente; a diferencia de la flexión y extensión en los plantígrados, que se da en sentido dorsoventral. El levantamiento del pie se acompaña de una movilidad limitada de la tibia y la fíbula en sentido dorsoventral sobre el eje de rotación inclinado medialmente de la apófisis odontoides y de la faceta articular semilunar externa del astrágalo, respectivamente (Toledo 1996).

5. 4. Resistencia de los huesos

El indicador de capacidad atlética (ICA) (Alexander 1983, 1985) constituye una medida de la resistencia de los huesos largos a la flexión. En el caso de los fósiles, este indicador resulta de gran utilidad, ya que permite inferir la posibilidad de que un animal extinto realice actividades exigentes minimizando su riesgo de fracturas. Es decir que si un animal viviente presenta cierto valor de este indicador y es sabido que galopa, puede inferirse que en el caso del tetrápodo fósil un valor similar indica que podría soportar fuerzas de flexión equivalentes a las de un animal que galopa. Aquí vemos una clara aplicación del actualismo, una de las herramientas más comunes dentro de la paleontología, que implica pensar que de no haber ocurrido cambios relevantes, todo fue antes como es ahora.

Bargo et al. (2000) analizaron las proporciones de los miembros de algunos milodóntidos y calcularon los ICAs para evaluar qué tipo de hábitos locomotores tenían estos perezosos terrestres. Los valores del ICA calculados en Bargo et al. (2000) para los perezosos Glossotherium y Scelidotherium muestran que sus húmeros y fémures estaban mejor preparados para soportar flexiones anteroposteriores que los de Lestodon (ver tabla 5.6). Se mencionó anteriormente que Toledo (1996) propone el bipedalismo para los perezosos pleistocénicos en general. Por su parte Casamiquela (1974) propone tanto la marcha bípeda como la cuadrúpeda para Megatherium, aunque dice que "... es la actitud dominante la que debe verse reflejada en el esqueleto: para el caso se trataría, entonces, de la posición bípeda..." (Casamiquela 1974: 257) refiriéndose a la morfología del conjunto rótula-cóndilos articulares femorales, que favorecen la verticalidad de la pierna en su conjunto. Casinos (1996) propone tanto la locomoción bípeda como la cuadrúpeda para Megatherium, aunque señala que los valores de los ICA no son concluyentes, ya que "When the results for bending strength indicators are considered, the hindleg bones studied seem stronger, in mechanical terms, than does the humerus, and the femur and tibia seem more efficient in the quadrupedal condition than do the same bones when the animal is considered as a biped (Casinos 1996: 94). Con los antecedentes propuestos para este perezoso, Bargo et al. (2000) recalcularon el ICA para evaluar la posibilidad del bipedalismo en los milodóntidos. En este caso los valores obtenidos

para el fémur se reducen ya que este hueso debe soportar toda la masa corporal en el caso de la postura bípeda. Para *Lestodon* los valores del ICA femoral disminuyen levemente en este caso comparados con los de la postura cuadrúpeda. Los valores obtenidos son similares a los del elefante africano.

Tabla 5. 6. Valores de masa corporal (kg), % de peso soportado por los miembros posteriores, ICA para el fémur y húmero (GPa⁻¹) de algunos perezosos y mamíferos modernos, y el cociente entre el ICA del fémur y húmero. Entre paréntesis se indican los valores obtenidos con los modelos geométricos computacionales. Modificada de Bargo *et al.* (2000).

	Masa (kg)	% de peso atrás	Fémur Hú	ICA (GPa ⁻¹) mero Cociente	
Glossotherium robustum	1500 (1200)	0,7 (0,7)	18 (22,5)	25 (31,3)	0,7 (0,7)
Lestodon armatus	4100 (3750)	0,7 (0,7)	9 (10,7)	10 (11,9)	0,9 (0,9)
Scelidotherium leptocephalum	850 (830)	0,6 (0,7)	27 27.5)	29 (29,6)	0,9 (0,9)
Megatherium americanum	3800	0,6	28	21	1,3
Loxodonta	2500	0,4	7	11	0,6
Ceratotherium	750	0,4	26	31	0,8
Syncerus	500	0,4	22	21	1,1
Glossotherium robustum	1500 (1200)	1,0	13 (16,2)		
Lestodon armatus	4100 (3750)	1,0	6 (7,1)		
Scelidotherium leptocephalum	850	1,0	17 (17,3)		
	(830)				
Megatherium americanum	3800	1,0	17		

Los valores de ICA obtenidos para *Glossotherium* y *Scelidotherium* son equivalentes (e incluso mayores) que los de los grandes mamíferos modernos incluidos que son capaces de galopar. Sin embargo, Bargo *et al.* (2000) argumentan que la morfología general de los miembros de estos perezosos, y particularmente sus pies y manos, junto con las proporciones obtenidas en sus análisis de regresión impedirían la posibilidad de galopar. Algunos aspectos morfológicos que mencionan son el largo de la tibia (corto en milodóntidos, largo en corredores) y la posición de los dedos: en los corredores existe una tendencia a la reducción o fusión de podios y metapodios para restringir el movimiento lateral, junto con posturas digitígradas o ungulígradas y en los perezosos se da una postura plantígrada o pedolateral de los pies y no existen adaptaciones que limiten el movimiento lateral. La explicación de estos

autores a la presencia de un ICA elevado en los milodóntidos es la posibilidad de que sean cavadores. El olécranon largo de *Lestodon*, *Glossotherium* y *Scelidotherium* sugiere un miembro anterior mejor preparado para desarrollar la fuerza que la velocidad, a diferencia del de *Megatherium*. Además, la posición estimada del centro de masa, ubicado casi sobre los miembros posteriores, implica que la postura bípeda podía obtenerse fácilmente desplazando el peso hacia los miembros posteriores mediante mínimos cambios en la postura, como levantar la cabeza o la cola (Bargo *et al.* 2000).

5. 5. Métodos utilizados en la reconstrucción muscular

Para la realización de la reconstrucción muscular de la extremidad posterior de *Lestodon armatus* se tomó como base el ejemplar montado en el Museo de La Plata (MLP 3-3) y el miembro posterior izquierdo de este perezoso depositado en el Museo Paleontológico Real de San Carlos (MPRSC 1238). También se revisó el ejemplar montado en el Museo Municipal de Colonia (MMC 858) y la pelvis atribuida a *Lestodon* procedente de la colección Arroyo Vizcaíno (CAV s/n).

Tal como se mencionó en la introducción de esta tesis, los últimos estudios filogenéticos realizados en xenartros por Gaudin (2004, ver también Vizcaíno y Loughry 2008) confirman la monofilia de las cuatro familias de perezosos terrestres (Megatheriidae, Megalonychidae, Nothrotheriidae, y Mylodontidae), con *Bradypus* como grupo hermano. Para conformar el EPB se tomaron los géneros *Choloepus*, que se ubica dentro de los Megalonychidae, como grupo hermano y al mencionado género *Bradypus* como grupo hermano y *Myrmecophaga* (Vermilingua) juntos, como grupo más externo, especialmente cuando no se contaba con información sobre alguno de los grupos hermanos de perezosos (figura 5. 2). Estos géneros de Vermilingua constituyen el otro grupo viviente de xenartros más cercano al fósil en estudio (ver figura 1. 1).

En general, puede inferirse de la comparación osteológica de los fósiles con las disecciones de taxones vivientes la posición relativa, divisiones y tamaño de los músculos. Las direcciones de inserción muscular pueden estimarse usando la orientación de las fibras de Sharpey (Jones y Boyde 1974) o los patrones de rugosidad de los huesos (Benjamin *et al.* 1986). Sin embargo, como bien dicen Otero y Vizcaíno (2008) citando los trabajos ya mencionados de Bryant y Seymour (1990) y Witmer (1995a, 1997): "Inferring soft tissues in extinct forms is not an easy task..." y agregan: "For this reason, reconstruction of soft tissues





(such as musculature) in extinct forms requires integration of paleontological and neontological data as well as an explicit methodology"

En esta tesis se presenta el primer intento de aplicación del enfoque EPB a la región poscraneal, particularmente la extremidad posterior, en el grupo de los Xenarthra.

Los sitios de inserción muscular en los mamíferos están generalmente indicados por características osteológicas como crestas, surcos, superficies con rugosidades, cicatrices. Estos mismos caracteres pueden ser observados en los fósiles, aunque dependen en parte del estado de preservación de los mismos, entre otras cuestiones. Las áreas donde se originan o insertan los músculos fueron reconstruidas a base de las características que presentan los distintos huesos y basado en los ejemplos que ofrecen los mamíferos modernos, prestando atención a las características descritas para los perezosos arborícolas *Bradypus* y *Choloepus* y secundariamente los osos hormigueros *Tamandua* y *Myrmecophaga*. Para cada músculo de *L. armatus* se explicitó el nivel de inferencia según describe Witmer (1995a) en el enfoque EPB considerando separadamente el origen y la inserción.

Con respecto a la función probable de los diferentes músculos o grupos musculares considerados, se siguió el enfoque de correlación forma-función de Radinsky (1987). Este enfoque implica buscar los comportamientos o funciones que se correlacionan con una forma anatómica particular en las especies vivientes y extrapolar esa correlación a las especies fósiles

para inferir función a partir de su forma. Las estructuras homólogas entre formas vivientes y extintas se supone que hayan tenido funciones homólogas; en ausencia de homologías apropiadas se propone basarse en análogos biológicos (Radinsky 1987). La dificultad adicional que se presentó fue la falta de información sobre las funciones de los músculos en los parientes vivientes más cercanos al taxón fósil en estudio, ya que los trabajos específicos sobre perezosos que abordan esta temática (Mendel 1981, 1985) se refieren en el primer caso a la anatomía de los pies de Choloepus y sus potenciales usos vinculados con diferentes tamaños de soportes y el segundo es un trabajo enfocado en las modificaciones de los miembros para la suspensión presentes en este perezoso. Por este motivo, en esta tesis se infirió la función de los principales grupos musculares del muslo y la pierna en L. armatus por comparación con otros mamíferos modernos para los cuales se contaba con descripciones anatómicas y también funcionales de los músculos. Los modelos elegidos fueron los humanos y los equinos, cuyas musculaturas y sus funciones musculares han sido ampliamente estudiadas y que representan ejemplos típicos de postura y marcha bípeda y cuadrúpeda. Las descripciones anatómicas de estos taxones no se detallaron en este trabajo y solo se agregaron al texto las descripciones funcionales. Estas descripciones anatómicas, particularmente los orígenes e inserciones musculares, se cotejaron con los orígenes e inserciones inferidos en L. armatus a partir del enfoque EPB para poder comparar entonces las funciones descritas en estos taxones vivientes e inferir posibles funciones musculares en el perezoso fósil. En los casos en que se contó con información sobre las funciones musculares en los perezosos vivientes se incluyó, aunque en este caso la dificultad está en la gran diferencia de hábitos de éstos (casi completamente arborícolas) y los inferidos para L. armatus vinculados con su gran tamaño (terrestres). Por otra parte, el trabajo que incluye descripciones anatómicas y funcionales para el miembro posterior de Myrmecophaga solo se refiere a sus pies (Gambaryan et al. 2009).

5. 6. Reconstrucción muscular e interpretación funcional de la musculatura de la extremidad posterior en *Lestodon armatus,* basada en las descripciones de la musculatura del miembro posterior en los perezosos vivientes.

En los perezosos vivientes se observan hábitos casi completamente arborícolas, debido a que estos animales duermen suspendidos utilizando sus cuatro miembros (Jouffroy 1971). Entre sus actividades habituales, como la alimentación, el movimiento y el acicalamiento, se observan patrones exclusivamente nocturnos en el género *Choloepus*, mientras que *Bradypus* no presenta un patrón claro de actividad, mostrándose activo tanto de día como de noche (Chiarello 2008). Existe una reducción en los dedos I y V tanto del miembro anterior como posterior; las sinostosis que unen el tarso y metatarso (con excepción del calcáneo y astrágalo), por un lado, y la primera y segunda falange, por otro, en una placa ósea, dejan dos niveles funcionales de movimiento: próximo-tarsal y falango-distal. En el primero de estos niveles, gracias a las articulaciones múltiples del astrágalo, se realizan todo tipo de movimientos: flexión-extensión, abducción-aducción, prono-supinación (Jouffroy 1971). Como contrapartida, la articulación de la última falange en bisagra no permite más que movimientos de flexión-extensión de la garra. La capacidad de invertir los pies que poseen los perezosos, les da a estos animales la posibilidad de sostenerse firmemente con los pies de las ramas, liberando las manos (Mendel 1985). También seguramente aumenta el espectro de actividades que tiene el animal mientras está colgado de los miembros posteriores. La inusual y quizás única combinación que presentan el m. extensor hallucis longus y el m. tibialis anterior como accesorios de los flexores de los dedos puede ser importante para mantener un agarre seguro cuando los pies están muy invertidos debido a que su línea de acción es más directa en esta posición que en la normal de los flexores de los dedos (Mendel 1985).

En los perezosos modernos la musculatura contribuye solo en un 25% al total de la masa corporal (Grand 1977, 1978), si bien McNab (1978) sugiere que la poca masa muscular puede vincularse con mantener bajos los requerimientos metabólicos en animales que tienen baja capacidad metabólica. La poca masa muscular estaría compensada en parte mediante el aumento de la eficiencia de algunos músculos, especialmente los flexores, aumentando su ventaja mecánica agregando uno o más fascículos de varios músculos para reforzar un primer motor y transfiriendo músculos de un grupo funcional a otro.

Los osos hormigueros incluidos como referencia son el oso hormiguero gigante (Myrmecophaga tridactyla) y el oso melero (Tamandua). Las especies del género Tamandua (Tamandua mexicana y Tamandua tetradactyla) son trepadoras y habitan ambientes forestados. Por su parte el oso hormiguero gigante habita tanto áreas forestadas como abiertas, siendo más abundante en estas últimas debido a su capacidad limitada para trepar. En ambos géneros se observan generalmente hábitos nocturnos, aunque ocasionalmente presentan también actividad durante el día y se han observado registros de mayor actividad diurna que nocturna en ciertas regiones y durante ciertos períodos (Rodrigues et al. 2008).

Al igual que se mencionó para los perezosos, los osos hormigueros tienen bajas tasas metabólicas para su tamaño de acuerdo a la ley de Kleiber (Kleiber 1932 citado en Rodrigues *et al.* 2008). Su particular metabolismo les permite entonces alimentarse exclusivamente de presas de bajo contenido calórico. Sin embargo, este bajo insumo limita el gasto energético necesario para mantener altas las tasas basales del metabolismo. Como consecuencia, los osos

hormigueros tienen baja temperatura corporal, que puede incluso variar con la temperatura ambiente (Rodrigues *et al.* 2008).

Las descripciones de los músculos de la extremidad posterior en los xenartros vivientes está basada en los trabajos de Macalister (1869, 1873) y Windle y Parsons (1899). Macalister (1869) describe la musculatura del perezoso de tres dedos (Bradypus tridactylus), refiriéndose además a generalidades de los xenartros; el trabajo de 1873 describe la anatomía del pichiciego (Chlamydophorus truncatus) haciendo referencia a otras especies de xenartros, como los perezosos vivientes, armadillos y los osos hormigueros Tamandua y Myrmecophaga (para algunos de los músculos descritos, como se verá más abajo). Windle y Parsons (1899) describen el miembro posterior de los xenartros, incluyendo referencias específicas a Bradypus y Choloepus. Las descripciones de estos autores mencionados sobre los perezosos y vermilinguas se complementaron con aportes de otros trabajos más recientes, como el de Jouffroy (1971) que se refiere a la musculatura de la extremidad posterior de los mamíferos en general y que incluye un apartado sobre la miología de los perezosos. También se agregaron citas de los trabajos de Mendel sobre Choloepus (1981, 1985). Si bien Macalister (1869, 1873), Windle y Parsons (1899) y Mendel (1981, 1985) no hacen referencia a agrupamientos musculares según la región en que se encuentran ubicados los músculos, en esta descripción se siguió el esquema según plantea Jouffroy (1971) para la descripción general del miembro pélvico de los mamíferos. Este autor sigue la nomenclatura de la Nomina Anatomica Veterinaria (NAV 1963), aunque también se consultó la NAV (2005). En los casos en que en las descripciones tomadas como referencia se mencionó algún músculo con un nombre diferente al de la NAV, éste aparece indicado entre paréntesis. Las acciones de los músculos fueron descritas según Gray (1977) y Sisson (1982), con excepción de las referencias específicas a los xenartros vivientes según se indica en el texto.

Tal como mencionan Bargo *et al.* (2006), las características osteológicas (crestas, surcos, superficies rugosas, cicatrices, etc.) que se observan en los huesos de los perezosos fósiles pleistocénicos constituyen accidentes que pueden resultar bastante evidentes. Por el contrario, los perezosos vivientes, cuyas áreas de inserción muscular pueden observarse a través de la disección, no siempre muestran superficies rugosas o cicatrices en los huesos correspondientes. Estas diferencias pueden ser explicadas por alometría, debido a que los perezosos fósiles del Pleistoceno eran dos o tres órdenes de magnitud mayores que sus contrapartes vivientes. Además, también cabe esperar algunas variaciones debido a la diferencia en los hábitos de las formas fósiles terrestres, que deben haber requerido una musculatura mucho más potente. Otro aspecto importante que cabe destacar, es que en la

reconstrucción en los fósiles no es posible discriminar si el origen o la inserción del músculo se efectuaban o no a través de un tendón, ya que este hecho no se desprende directamente de los accidentes osteológicos. Puede apelarse nuevamente al actualismo y de no existir evidencia en contrario, pensar que si la inserción ocurre en el taxón viviente mediante un tendón, cabe esperar una situación similar en el fósil. Las figuras 5. 3 y 5. 4 muestran los esquemas de la pelvis, fémur, tibia y fíbula de los huesos de *L. armatus* donde se indican algunas características osteológicas relevantes, junto a algunos de los materiales originales estudiados.





Figura 5. 4. Esquema del fémur, tibia y fíbula de *Lestodon armatus* en vista anterior (A) y vista posterior (C) junto a uno de los materiales óseos originales estudiados, MPRSC 1238 (B).

MÚSCULOS DE LA CADERA Y DEL MUSLO

Grupo lumbar dorsal

M. psoas major (M. psoas magnus, psoadiliacus, psoas mayor)

Este músculo representa la rama lumbar del ílio-psoas, o psoas-ilíaco de la anatomía humana, que une la región lumbar a la cara interna del fémur (Jouffroy 1971).

En *Bradypus* es un músculo grande y notorio; en este perezoso así como en *Choloepus* es inseparable del *m. iliacus*, que se origina en el margen y cara del hueso homónimo (Macalister 1869, 1873). Windle y Parsons (1899) proponen que su asociación frecuente con el *iliacus* ha motivado en algunos casos que se mencionara como ausente. Se insertan juntos en el trocánter menor y en una cresta que se prolonga sobre el fémur un poco por debajo de este trocánter (Macalister 1869, 1873). También son inseparables en *Tamandua* (Macalister 1873). Según Mendel (1985), el *m. iliopsoas, m. iliacus* y *m. rectus femoris* están bien desarrollados pero no son masivos.

En L. armatus es un músculo inseparable del m. iliacus, originándose en la fosa ilíaca interna y en el lado interno de la cresta ilíaca (ver figura 5. 5 A). La fosa ilíaca se encuentra poco excavada en este género y puede observarse que es algo más profunda en otros milodóntidos como *Glossotherium* y *Scelidotherium*. Esta zona está bastante reconstruida en el ejemplar MLP 3-3 pero puede apreciarse en el ejemplar montado en el MMC. Podría existir además un origen lumbar, aunque no se menciona presente en los integrantes del paréntesis. La inserción se efectúa sobre el trocánter menor, cubriendo la cara anterior de la articulación coxo-femoral (ver figura 5. 6 A). El nivel de inferencia considerado para el origen y la inserción de este músculo es I.

M. psoas minor (M. psoas parvus, psoas menor)

Se trata de un músculo típico de la anatomía mamalífera, que se origina en el cuerpo de las vértebras lumbares y se ubica sobre el *m. psoas major*. Su ausencia en humanos, juzgada como normal y eventualmente también en el chimpancé y el gorila se interpreta como un fenómeno vinculado con el bipedalismo (Jouffroy 1971).

Este músculo está presente y muy disminuido en *Bradypus*, aunque se encuentra bien desarrollado en *Tamandua* y *Myrmecophaga* (Macalister 1869, 1873). Windle y Parsons (1899) mencionan su presencia tanto en *Bradypus* como en *Choloepus*. Se origina en los procesos transversos y en el lateral del cuerpo de las vértebras lumbares y se inserta en la eminencia pectínea sobre el borde de la pelvis (Windle y Parsons 1899). Su origen en *L. armatus* se ubicó

en la zona lumbar de la columna y su inserción en la eminencia pectínea, si bien al reposar sobre el *m. psoas major*, resulta difícil establecer ésta con exactitud. El nivel de inferencia considerado para el origen de este músculo es I y para su inserción es I'.

Acciones: En humanos el psoas major, actuando desde adelante, flexiona el muslo sobre la pelvis, asistido por el *iliacus*; actuando desde atrás, con el fémur fijo, flexiona la porción lumbar de la columna vertebral hacia adelante y hacia su lado, y entonces, junto con el *iliacus*, inclina la pelvis hacia adelante. La contracción simultánea de los ambos psoas major sirve para mantener la postura erecta sosteniendo la columna y la pelvis sobre los fémures, o continuando la acción, flexiona el tronco y la pelvis hacia adelante o levanta el tronco desde la postura reclinada. El psoas minor es un tensor de la fascia ilíaca (Gray 1977). En equinos el psoas major flexiona la articulación de la cadera y rota el muslo lateralmente y el psoas minor flexiona la pelvis sobre los ijares o la inclina lateralmente (Sisson 1982). La línea de acción descrita por estos músculos en L. armatus, con dirección bastante vertical desde la cadera hacia el fémur, es similar a la que se encuentra en estos mamíferos, por lo que se infiere que su acción habría sido la flexión de la pelvis. Mendel (1985) describe como muy importante el movimiento de flexión del torso sobre el muslo en los perezosos de dos dedos ya que estos animales suelen colgar cabeza abajo con la cadera totalmente extendida en posición de defensa, investigación y locomoción: para recuperarse de esta postura además de la acción del m. iliopsoas, m. iliacus y m. rectus femoris, que no son músculos masivos, tanto el m. sartorius como el m. gluteus maximus y el medius pueden suplementar estos flexores porque se originan en las hojas ilíacas elongadas, tienen fibras que cruzan la articulación de la cadera en el plano anterior a su eje y por lo tanto son potenciales flexores de esa articulación. En L. armatus, si bien no se da una postura como la descrita en Choloepus, el complejo del psoas actuando desde atrás cumpliría una función análoga para elevar el tronco partiendo de una postura cuadrúpeda despegando los miembros anteriores del sustrato, asistido por el complejo gluteal.

M. pectineus (pectíneo)

Se origina por debajo del foramen obturador, sobre la rama horizontal del pubis y luego de cruzar oblicuamente la ingle se inserta sobre una cresta en el borde póstero-interno del fémur, la llamada cresta del pectíneo, que distalmente sirve también para inserción del *m. adductor brevis* (Jouffroy 1971).

En *Bradypus* se divide en dos partes, una que se origina desde el surco pectíneo sobre la pelvis y se inserta en los dos tercios superiores del fémur; la otra parte, superficial y larga pasa

internamente y casi paralela al sartorio, continuando hacia abajo a lo largo del fémur insertándose en su tercio inferior (Macalister 1869, 1873). Esta división no es tan marcada en *Choloepus* (Macalister 1869, 1873); en este perezoso se origina en el tubérculo pectíneo y se inserta en la mitad superior del fémur (Windle y Parsons 1899). En *Myrmecophaga* se trata de un músculo único que se origina en el borde de la pelvis opuesto a la eminencia íleo-pectínea y se inserta en los dos tercios superiores de la diáfisis femoral (Windle y Parsons 1899).

En *L. armatus* su origen está unido al del *m. gracilis*, en el pubis, sobre el surco pectíneo (cercano al acetábulo, sobre el lado interno del pubis), que no es posible observar en el ejemplar MLP 3-3 pero que fue posible identificar en la pelvis CAV s/n; ver figura 5. 5 A). La inserción se efectúa en el tercio superior del fémur, sobre su lado póstero-medial, donde se observa una cresta por debajo del cuello del fémur (ver figura 5. 6 B). Si se diera como en *Bradypus*, también existiría una inserción en el tercio inferior del fémur, que no fue corroborada. El nivel de inferencia considerado para el origen y la inserción de este músculo es I.

M. sartorius (sartorio)

Es una larga cinta carnosa, superficial y oblicua, que une el íleon a la vertiente interna de la tuberosidad tibial. Distalmente sobrecruza el *m. rectus femoris* y el *m. vastus lateralis* (Jouffroy 1971).

En los perezosos es un músculo muy ancho y aplanado, se origina en la espina anterior superior del íleon y en la mitad externa del ligamento de Poupart; sus fibras se dirigen hacia abajo y hacia adentro y se inserta en la cara medial de la tibia y en el cóndilo medial del fémur; la inserción femoral es más fuerte en *Choloepus* (Macalister 1869, 1873).

Dado que es muy ancho en los perezosos actuales, se puede suponer que por el tamaño de los fósiles y las características osteológicas observadas en los sitios de origen e inserción que este músculo mantendría estas características. Se origina en la espina ilíaca (ver figura 5. 5 A), que al igual que se mencionó en el caso anterior para el origen del *m. gracilis*, se observa bien desarrollada en la pelvis CAV s/n, más bien como una cresta de cierta longitud en lugar de una región puntual. Se inserta en el cóndilo medial del fémur (ver figura 5. 6 A) y de la tibia, cruzando por delante del complejo muscular del *quadriceps femoris*. El nivel de inferencia considerado para para el origen y la inserción de este músculo es I.



Figura 5. 5. Esquemas de pelvis de *Lestodon armatus* en vista anterior (A) y posterior (B) indicando orígenes musculares según se describe en el texto. Grupo lumbar dorsal de cadera y muslo: **color verde**; grupo lumbar ventral de cadera y muslo: **color rojo**; complejo gluteal: **color celeste**; grupo de los flexores de la pierna: **color aneullo**; *ps ma: m. psoas major, gl ma: m. gluteus maximus; gl me: m. gluteus medius; gl mi: m. gluteus minimus; tfl: m. tensor fascia latae*.

M. quadriceps femoris

Este complejo incluye cuatro músculos que se insertan por un tendón común sobre la tuberosidad anterior de la tibia. Se trata del *m. rectus femoris* y los tres *vasti: lateralis, medialis* e *intermedius.* El *m. rectus femoris* nace generalmente por un tendón simple sobre el borde craneal del acetábulo. El *vastus lateralis* nace en la cara anterior y externa de la epífisis proximal del fémur, sobre el trocánter mayor. Si existe un tercer trocánter el origen del músculo desciende hasta allí. El *vastus medialis* nace por fibras carnosas sobre una línea que une la base del trocánter mayor y del trocánter menor y a lo largo del borde ántero-interno de la diáfisis femoral. El *vastus intermedius* nace sobre la cara anterior de la diáfisis femoral y es cubierto por el *m. rectus femoris* y los otros *vasti.* En los Xenarthra se confunde con el *vastus medialis* donde constituye las fascias profundas de éste (Jouffroy 1971).

Los tendones distales de los cuatro elementos del *m. quadriceps femoris* se mantienen separados hasta el nivel de la rótula, sobre la que se unirían. El *m. rectus femoris* la abordaría por el borde superior, y los *vasti* por las mitades superiores de sus bordes laterales. La rótula está unida a la tuberosidad anterior de la tibia por el tendón de la *patella* (Jouffroy 1971).

En Bradypus y Choloepus, así como en Tamandua y Myrmecophaga, el m. rectus femoris presenta un origen único pero no es un músculo muy fuerte. La parte más profunda de la masa extensora se divide en dos partes: la menor es el vastus lateralis (vastus externus) y algo mayor es la combinación del vastus intermedius (cruraeus, crural) y vastus medialis (vastus internus), que están poco separados (Macalister 1873). Sin embargo, Windle y Parsons (1899) mencionan que el vastus externus es siempre mucho mayor en proporción que el vastus internus. No se observa la presencia de un m. articularis genus (subcruraeus, subcruralis) (Macalister 1873).

Si bien se menciona en los taxones vivientes integrantes del paréntesis el origen único del *m. rectus femoris*, no se describe con detalle en la bibliografía consultada; en *L. armatus* se consideró que este origen está ubicado en la pelvis, sobre el borde superior del acetábulo (ver figura 5. 5 B). De todas maneras, esta zona estaba bastante reconstruida en los esqueletos montados por lo que su ubicación se propone como tentativa. El *vastus lateralis* en *L. armatus* se origina por debajo del trocánter mayor, en la cara externa del fémur. Por su parte el *vastus intermedius* estaría unido al *vastus medialis* y ambos se originan en la zona anterior del fémur, en su tercio superior, donde se observan crestas que indican este origen (ver figura 5. 6 A). Las zonas de origen encontradas sugieren que se trataba de un complejo muscular poderoso a diferencia de lo que se describe para sus parientes vivientes. Las distintas porciones del *m. quadriceps femoris* se insertan juntas sobre la rótula; ésta se une generalmente a la tuberosidad anterior de la tibia a través del tendón de la *patella*. El nivel de inferencia



Figura 5. 6. Esquemas de fémur de *Lestodon armatus* en vista anterior (A) y posterior (B) indicando orígenes e inserciones musculares según se describe en el texto. Grupo lumbar dorsal de cadera y muslo: color verde; grupo lumbar ventral de cadera y muslo: color rojo; complejo gluteal: color celeste; músculos de la pierna, cara ventral: color violeta.

para el origen de este complejo muscular se consideró como I' atendiendo a las dificultades para delimitar dicha área; el nivel de inferencia para la inserción del complejo muscular es I.

Acciones: En humanos el sartorius flexiona la pierna sobre el muslo y continuando su acción, flexiona el muslo sobre la pelvis; seguidamente abduce y rota el muslo hacia fuera. Cuando se dobla la rodilla, este músculo asiste al semitendinosus, semimembranosus y popliteus en la rotación de la tibia hacia dentro. Tomando su punto fijo desde la pierna, flexiona la pelvis sobre el muslo, y si actúa un músculo, asiste en la rotación de la pelvis (Gray 1977). En equinos flexiona la articulación de la cadera y aduce el miembro posterior (Sisson 1982). Este músculo en L. armatus tiene una línea de acción oblicua, dirigida en sentido lateral-medial, similar a la que puede encontrarse en los mamíferos descritos; la acción propuesta entonces es similar, como flexor de la pelvis. En humanos el quadriceps femoris extiende la pierna sobre el muslo y en equinos tiene la misma acción, extendiendo la articulación fémoro-tibio-patelar (Sisson 1982). En humanos el rectus femoris asiste al psoas major y al iliacus en sostener la pelvis y el tronco sobre el femur; también contribuye en la flexión del muslo sobre la pelvis, y si se fija el muslo flexionará la pelvis (Gray 1977); en equinos extiende la articulación fémoro-tibiopatelar y flexiona la cadera (Sisson 1982). Se propone para L. armatus una acción similar para el complejo quadriceps femoris, de flexión de la pelvis y extensión de la articulación fémoro-tibiopatelar, ya que la ubicación de los orígenes e inserciones de los diferentes músculos de este complejo y las líneas de acción resultantes inferidas son similares a las encontradas en los otros grupos descritos.

Grupo lumbar ventral

M. obturatorius externus (obturador externo)

El *m. obturatorius externus* es un músculo muy constante; se origina en la superficie de la membrana obturatriz y emerge de la cavidad pélvica a través del foramen obturador, insertándose en la fosa digital del fémur (Jouffroy 1971). En *Tamandua* así como en *Choloepus* está presente según Macalister (1873). Además, "...this muscle was present and possessed the usual attachments in *Bradypus* and *Choloepus* (Windle y Parsons 1899: 66); en *Choloepus* Windle y Parsons (1899) describen un ejemplar donde lo encontraron doble, la parte superior con origen en la rama horizontal del pubis cerca del acetábulo y la inferior con origen en la membrana obturatriz y también en la rama horizontal del pubis.

En *L. armatus* se extiende desde el contorno del foramen isquiopubiano (aunque no pueden confirmarse con precisión sus orígenes ya que esta zona está bastante reconstruida en

los esqueletos montados en los museos, ver figura 5. 5 B), insertándose en la fosa del trocánter mayor, que es muy marcada y profunda (ver figura 5. 6 B). El nivel de inferencia considerado para el origen de este músculo es I' y para su inserción es I.

M. gracilis (recto interno)

Se origina sobre todo el perímetro del arco pubiano: rama horizontal del pubis desde la eminencia íleo-pectínea, sínfisis pubiana y rama ascendente del isquion (Jouffroy 1971). Es el elemento más superficial de la cara interna del muslo, uniendo la sínfisis pubiana al borde interno de la pierna (Jouffroy 1971). En *Bradypus* está estrechamente conectado al pectíneo en su origen, constituyendo una continuación hacia adentro del mismo estrato muscular; se origina en la rama y en la sínfisis del pubis y se inserta en el cóndilo tibial interno (Macalister 1869, 1873). En *Choloepus* este músculo se dispone como en *Bradypus* y no se encuentra faja bicipital (Macalister 1873). Según Jouffroy (1971) la disposición del *m. gracilis* es variable: simple en *Tamandua*, por ejemplo, y doble en *Myrmecophaga*, *Bradypus* y *Choloepus*.

En *L. armatus* su origen se observa a lo largo de la rama horizontal del pubis, hasta la zona de unión anterior de ambos coxales (ver figura 5. 5 A); como se mencionó para los perezosos vivientes, este origen está muy unido al del *m. pectineus*. Si bien en los ejemplares completos estudiados esta zona está muy reconstruida, fue posible identificar esta región en la pelvis CAV s/n. La inserción se efectúa en el cóndilo medial de la tibia (ver figura 5. 7 A). El nivel de inferencia considerado tanto para el origen como para la inserción de este músculo es I.

Mm. adductores (aproximadores)

Según Jouffroy (1971) estos músculos forman un poderoso complejo que se subdivide de manera muy variable, lo que implica una gran dificultad en la identificación de sus diferentes unidades, así como su homologación y denominación en los distintos grupos de mamíferos.

En los perezosos están bien desarrollados y se encuentran en número de cuatro: uno corresponde a la parte condiloidea del *m. adductor magnus* (aproximador mayor); el segundo (*m. adductor secundus*) al resto del *m. adductor magnus*; el tercero al *m. adductor brevis* (aproximador menor) humano y el cuarto al *m. adductor longus* (aproximador medio) (Macalister 1873). Según Windle y Parsons (1899) en *Bradypus* el *m. adductor longus* se origina en la línea íleo pectínea y se extiende hasta el fémur justo encima del cóndilo medial; el resto de los *adductores* se originan del arco subpúbico y se insertan en el tercio medio del fémur. En *Choloepus* los *adductores*

concuerdan con la disposición observada en *Bradypus* (Windle y Parsons 1899). En *Myrmecophaga* la masa muscular se divide en dos planos, el más superficial se origina en la rama horizontal y en la mitad anterior de la sínfisis pubiana y se inserta en la mitad inferior del fémur (Windle y Parsons 1899); correspondería a los *mm. adductores longus* y *brevis* humanos (Windle y Parsons 1899). La parte posterior de la masa muscular se origina en la sínfisis pubiana, se inserta en los dos tercios inferiores del fémur y correspondería al *adductor magnus* humano (Windle y Parsons 1899).

En *L. armatus* se trata de músculos de forma bastante triangular, que se originan en la parte posterior del pubis y se insertan en la parte posterior del fémur. El *m. adductor magnus* y el *m. adductor secundus* se corresponderían con las dos porciones del aproximador mayor. Existirían además el *m. adductor brevis* (aproximador menor) y el *m. adductor longus* (aproximador medio). El *m. adductor longus* se originaría en la línea íleo pectínea aunque no pudo delimitarse con precisión la zona por encontrarse bastante reconstruido el material en el MLP 3-3 y fragmentada la pelvis CAV s/n. Su inserción se efectúa un poco por encima del cóndilo medial del fémur. El resto de los aproximadores se originan en el tercio posterior de la rama isquiopubiana, aunque esta área no pudo establecerse con exactitud; se insertan a lo largo de la zona póstero-medial del fémur, donde se observan varias líneas que sugieren estas inserciones. El nivel de inferencia considerado para el origen de este grupo muscular es I' atendiendo a las dificultades para delimitar estas áreas; la inserción se consideró como de nivel I.

Acciones: En humanos el *pectineus* y los *adductores* aducen poderosamente el muslo; como consecuencia de la oblicuidad de sus inserciones, rotan el muslo hacia afuera, asistiendo a los rotadores externos (*piriformis, obturatorius externus* e *internus, quadratus femoris* y *gemelli*), y cuando el miembro ha sido abducido, lo dirigen medialmente, llevando el muslo hacia el lado opuesto (Gray 1977). En equinos los *adductores* aducen el miembro, extienden la articulación de la cadera y también rotan medialmente el fémur (Sisson 1982). En humanos el *pectineus* y los *adductores brevis* y *longus* asisten al *psoas major* y al *iliacus* en flexionar el muslo sobre la pelvis. El *gracilis* asiste al *sartorius* en la flexión de la pierna y su rotación hacia adentro; también es aductor del muslo (Gray 1977). Si se fija la pierna, estos músculos, tomando sus puntos fijos debajo, pueden actuar sobre la pelvis, ayudando a mantener el cuerpo erguido, flexionando la pelvis hacia adelante sobre el fémur (Gray 1977). En equinos, el *gracilis* es un aductor del miembro posterior y el *pectineus* además de aducir el miembro flexiona la cadera (Sisson 1982).



Figura 5. 7. Esquemas de tibia y fíbula de *Lestodon armatus* en vista anterior (A) y posterior (B) indicando orígenes e inserciones musculares según se describe en el texto. Grupo lumbar ventral de cadera y muslo: **color rojo**; músculos de la pierna y la pantorrilla, cara ventral: **color violeta**; grupo de los flexores de la pierna: **color amanilo**; músculos de la pierna, cara dorsal: **color naranja**; *sm: m. semimembranosus; st: m. semitendinosus*.

La disposición observada en *L. armatus* para el *pectineus* y los *adductores*, así como las líneas de acción inferidas para estos músculos, dirigidas oblicuamente en sentido medial-lateral desde el pubis al fémur, sugieren funciones similares a las descritas, de aducción y rotación del muslo y también de flexión de la cadera cuando el miembro está fijo. La línea de acción oblicua del *gracilis* en sentido medial-lateral desde el pubis al cóndilo medial de la tibia también indica su posible función como aductor del muslo y flexor de la cadera.

Grupo sacro dorsal

El complejo gluteal

Se trata de un grupo numeroso de músculos, cuya capa superficial está integrada por el *m. gluteus maximus*, el *m. tensor fasciae latae* y el *m. femoro-coccygeus (m. agitator caudae* de Macalister) y la capa profunda por los *m. gluteus medius y minimus* y el *m. pyriformis* (Jouffroy 1971).

A. Capa superficial del complejo gluteal

M. gluteus maximus (glúteo mayor)

Con excepción del género *Homo*, donde este músculo adquiere un desarrollo tal que le permitió escribir a Buffon (citado en Jouffroy 1971: 280) "les fesses sont le propre de l'Homme", este músculo es siempre relativamente débil. En su parte caudal es un músculo carnoso; hacia delante se continúa con el *m. tensor fasciae latae* (Jouffroy 1971).

En *Bradypus* el *m. gluteus maximus* es un músculo superficial, pequeño y triangular, que se origina en el borde posterior del íleon, del lado del sacro, y se inserta en la parte externa del fémur inmediatamente por debajo del tercer trocánter. Es bastante separable del *m. biceps femoris* (Macalister 1869, 1873). Mendel (1985) menciona su presencia en *Choloepus*, como un músculo que junto con el *m. gluteus medius* y el *m. sartorius* pueden suplementar los flexores de la pelvis porque se originan en las hojas ilíacas elongadas y poseen fibras que cruzan la articulación de la cadera anterior a su eje y por lo tanto son potenciales flexores de esa articulación. Según Windle y Parsons (1899) también presenta en ambos géneros un origen en las espinas sacras y caudales.

En *L. armatus* se origina en el cuarto posterior de la cresta ilíaca, donde se observan importantes crestas rugosas (ver figura 5. 5 B) y también en la cresta sacra según describen Windle y Parsons (1899). La inserción de este músculo se efectúa sobre el tercer trocánter, muy prominente y ensanchado en la zona mediolateral del fémur (ver figura 5. 6 A y B), que se observa muy claramente en vista posterior de éste y queda cubierto por el *m. tensor fascia lata.* De acuerdo al origen e inserción inferidos parece ser un músculo de mayor tamaño que en sus

parientes vivientes. El nivel de inferencia considerado para el origen y la inserción de este músculo es I.

M. tensor fasciae latae (M. tensor vaginae femoris, tensor de la fascia lata)

Se origina en el borde anterior de la cresta del íleon y se inserta en la parte anterior y superior del tercer trocánter. Se conecta con el *m. gluteus maximus* en su inserción. En *Choloepus* se encuentra unido al glúteo mayor y se inserta en una fascia por fuera del muslo. En *Bradypus* se distingue del *m. gluteus maximus* y se inserta en una línea definida un poco por debajo de la parte externa del tercer trocánter (Macalister 1869, 1873).

La extremidad dorso caudal de la capa gluteal de este músculo se extiende proximalmente sobre los procesos transversos de las primeras vértebras caudales y sobre la fascia de la base de la cola. Estas fascias caudales representan el *m. femoro-coccygeus (m. agitator caudae* de Macalister y Windle y Parsons) que puede en algunos casos separarse del *m. gluteus maximus*, donde se origina, para constituirse en un músculo independiente, como en el caso de los mirmecofágidos (Jouffroy 1971). Según Macalister (1873) este músculo en el caso de los Xenarthra confluye con el glúteo. Windle y Parsons (1899) también proponen que este músculo probablemente está fusionado con el *m. gluteus maximus* en los casos en que se describe. La inserción distal del *m. femoro-coccygeus* es variable: típicamente se limita al fémur (borde externo, por debajo de la línea áspera) como en el caso de los bradipódidos (Jouffroy 1971).

En *L. armatus* considerando las características de la cresta ilíaca puede inferirse que el origen del *tensor fasciae latae* se presenta en el borde anterior de esta cresta, junto al origen del sartorio, por detrás de éste (ver figuras 5. 5 A y B, donde se muestra junto con el origen del *m. gluteus minimus*); cubriendo la porción más externa de los glúteos bordeando el lado lateral de la pierna, en la zona más externa del íleon, alejándose de la columna. La inserción se efectúa por debajo del tercer trocánter, en una cresta que se extiende hacia abajo oblicuamente casi hasta llegar a la tuberosidad lateral del fémur (ver figura 5. 6 A y B). El nivel de inferencia considerado para el origen y la inserción de este músculo es I. No se consideró el *m. femoro-cocygeus* ya que se propone que estaría fusionado con el *gluteus maximus*.

B. Capa profunda del complejo gluteal

M. gluteus medius y minimus (glúteo medio y menor)

El *m. gluteus medius* nace sobre la cresta ilíaca, sobre la aponeurosis dorso lumbar, los ligamentos sacro-ilíacos y sacro-ciáticos, las espinas de las vértebras sacras (sobre el *m*. *gluteus maximus*), así como en la parte anterior de la fosa ilíaca externa. Se inserta distalmente en la parte superior del trocánter mayor y a lo largo de la cara póstero externa de este último (Jouffroy 1971).

El *m. gluteus minimus* nace detrás del *m. gluteus medius* en la parte posterior de la fosa ilíaca externa y sobre el borde dorsal del íleon. Se inserta distalmente en la parte superior del trocánter mayor. En los Xenarthra se distingue mal del *m. gluteus medius* (Jouffroy 1971).

En Bradypus y Choloepus se encuentran fusionados, al igual que en Myrmecophaga. En Tamandua se encuentra el m. gluteus minimus separado, más bien como un músculo marginal (Macalister 1869, 1873).

El gran tamaño de *L. armatus* en comparación con sus análogos actuales y el tamaño de las zonas inferidas para su origen, sugiere que estos músculos pueden haber existido separadamente. El origen se encuentra en las importantes crestas ubicadas en la zona media de la parte posterior del íleon y en la cresta ilíaca, en su parte más anterior (es decir, por delante del origen del *m. gluteus maximus* sobre esta cresta); el *m. gluteus medius* podría cubrir al *m. gluteus minimus* (ver figura 5. 5 B). La inserción del *m. gluteus medius* se efectúa entonces en la parte posterior del trocánter mayor, donde se observa una gruesa tuberosidad del fémur, cubriendo en parte la inserción del *m. gluteus minimus* (ver figura 5. 6 B). Ésta se observa en la parte anterior del trocánter mayor, donde también se aprecia una zona rugosa para su inserción (ver figura 5. 6 A). El nivel de inferencia considerado para el origen y la inserción de estos músculos es I.

Acciones: en humanos, cuando el *gluteus maximus* toma su punto fijo desde la pelvis, extiende el fémur y alinea el muslo con el cuerpo. Tomando su punto fijo desde atrás, actúa sobre la pelvis, manteniendo ésta y el tronco sobre la cabeza del fémur, lo que se hace muy evidente al estar parado en una sola pierna (Gray 1977). Su acción más poderosa consiste en recobrar la postura erguida llevando la pelvis hacia atrás, ayudado por el *biceps femoris, semitendinosus y semimembranosus* (Gray 1977). El *gluteus maximus* es tensor de la *fascia lata* y por su conexión con la banda iliotibial mantiene el fémur sobre la superficie articular de la tibia en la postura de pie, cuando se relajan los músculos extensores. La parte inferior del músculo también actúa como aductor y rotador externo del miembro (Gray 1977). Los *glutei medius* y *minimus* abducen el muslo, cuando el miembro se extiende y actúan principalmente sosteniendo el cuerpo sobre una pierna en conjunto con el *tensor fasciae latae*. Sus fibras anteriores, llevando el trocánter mayor hacia delante, rotan el muslo hacia adentro, asistidas también por el *tensor fasciae latae* (Gray 1977).

En equinos el *gluteus maximus* es abductor del miembro, flexiona la articulación de la cadera y tensa la fascia glútea. El *gluteus medius* extiende la articulación de la cadera y abduce el miembro y el *gluteus minimus* abduce el muslo y lo rota medialmente (Sisson 1982).

En *L. armatus* el complejo gluteal parece tener un desarrollo mayor que en sus parientes vivientes, a juzgar por el tamaño de las cicatrices óseas vinculadas a su origen. Su acción puede estar en abducir el miembro, aunque quizá la más poderosa, como ya se mencionó, sea asistir al *psoas* para elevar el tronco partiendo de una postura cuadrúpeda y despegando los miembros anteriores del sustrato, extendiendo la articulación de la cadera y con ayuda de los músculos posteriores del muslo (*biceps femoris, semitendinosus* y *semimembranosus*). Cabe recordar que su estructura ósea permitiría la postura bípeda de acuerdo al ICA calculado en Bargo *et al.* (2000).

M. pyriformis (piramidal o piriforme)

Se origina sobre el borde dorsal del íleon, a lo largo de la gran escotadura ciática, sobre el ligamento sacro ilíaco y sobre la cara ventral del sacro. Emerge de la pelvis por la gran escotadura ciática y se fija junto con el *m. gluteus medius* sobre el trocánter mayor (Jouffroy 1971).

En Bradypus se diferencia bastante bien desde el borde inferior del m. gluteus medius, originándose del margen del sacro. En Choloepus es separable parcialmente del glúteo (Macalister 1869, 1873).

En *L. armatus* el origen de este músculo se encuentra en el margen anterior del sacro; su recorrido continúa hacia fuera, un poco hacia abajo y adelante, pasando por el foramen ileo-isquiático e insertándose en el borde superior del trocánter mayor (ver figura 5. 5 B). El nivel de inferencia considerado para su origen e inserción es I.

Grupo sacro ventral

Este grupo comprende dos clases de músculos: por un lado, los de fascias relativamente cortas, motores de la articulación de la cadera, como el *m. obturatorius internus, mm. gemelli superior* e *inferior* y *m. quadratus femoris,* también llamados con el nombre genérico de "isquio-trocantéricos". En segundo lugar, está la serie de los flexores largos de la pierna, integrada por los *mm. semimembranosus, semitendinosus* y *biceps femoris* (Jouffroy 1971).

<u>Grupo isquio-trocantérico</u>: *m. obturatorius internus* y *m. gemellus* (gémino o gemelo)

Se trata de un grupo que varía relativamente poco dentro de los mamíferos. El *m. obturatorius internus* se origina en la cara ventral de la pelvis, en el contorno del foramen obturador y de la membrana obturatriz; forma junto con los *mm. gemelli* (géminos o gemelos superior e inferior) un complejo potente que se inserta distalmente al lado del *m. obturatorius externus* en el hueco de la foseta trocantérica o digital del fémur (Jouffroy 1971).

Macalister (1869, 1873) plantea que en *Tamandua* así como en *Choloepus* no se encuentra *obturatorius internus* y que en *Bradypus* se encuentra desplazado, ubicándose por debajo del *m. obturatorius externus*. Según este autor los *mm. gemelli* están presentes en *Bradypus* y son del mismo tamaño. Según Jouffroy (1971) en *Bradypus*, donde el isquion está soldado al sacro, el *m. obturatorius internus* está desprovisto de la porción intrapelviana y confundido junto con los *mm. gemelli* en un músculo único que se origina en la cara externa del isquion. En los casos donde el *m. obturatorius internus* está ausente, como en los mencionados *Tamandua* y *Choloepus*, existe un *m. gemellus* único que se encuentra particularmente desarrollado (Jouffroy 1971).

Debido a que en *Bradypus* se menciona pero no se ofrece descripción sobre su posible recorrido y a que además se cita como ausente en *Choloepus*, en *L. armatus* se infiere que el *m. obturatorius internus* podría extenderse desde una superficie análoga a la del *m. obturatorius externus*, llegando hasta el trocánter mayor por debajo del *m. pyriformis*. El nivel de inferencia considerado para el origen e inserción de este músculo es II. A su vez, el *m. gemellus* se extiende desde la tuberosidad isquiática hasta la parte anterior del trocánter mayor. El nivel de inferencia considerado para su origen e inserción es I' debido a la dificultad para establecer con precisión estas áreas.

M. quadratus femoris (cuadrado crural)

Es un músculo que se origina en la parte posterior y externa de la tuberosidad isquiática y sobre el borde ascendente del isquion. Su forma es variable, cuadrangular o triangular, pero en general robusto (Jouffroy 1971). Se inserta distalmente en la parte posterior de la base del trocánter mayor (Jouffroy 1971). Está presente y es pequeño en *Bradypus* y también en *Choloepus*, aunque en este último lo es todavía más. No está presente en *Tamandua* (Macalister 1869, 1873). Windle y Parsons (1899: 67) lo describen "with the usual attachments in *Bradypus*", señalando además su presencia en *Choloepus*.

En *L. armatus* se extiende desde la tuberosidad isquiática, por debajo de la zona de origen del *m. gemellus* hasta la parte posterior de la base del trocánter mayor, por detrás del *m. obturatorius externus*. El nivel de inferencia en su origen e inserción puede considerarse I' debido a la dificultad de establecer con precisión estas áreas.

Acciones: En humanos, el *pyriformis*, los *obturatorii*, el *quadratus femoris* y los *gemelli* son poderosos rotadores del muslo hacia afuera. Cuado el fémur está fijo, el *pyriformis* y los *obturatorii* siven para llevar la pelvis hacia adelante si se ha inclinado hacia atrás y colaboran en mantenerla sobre la cabeza del fémur (Gray 1977). En equinos el *pyriformis* extiende la articulación de la cadera y adduce el muslo; el *obturatorius externus* adduce el muslo y tanto éste como el *internus* y los *gemelli* rotan el fémur lateralmente; con respecto al *quadratus femoris*, cuando actúan en conjunto los dos músculos, fijan las dos últimas costillas y las vértebras lumbares, mientras que si actúan separadamente flexionan lateralmente los ijares (Sisson 1982).

Si bien no pudieron delimitarse con precisión las zona de origen de los obturadores y de los géminos, la ubicación de estos músculos así como la del *pyriformis* y *quadratus femoris* es similar a la observada en otros mamíferos como los aquí citados, con lo cual cabe esperar funciones similares para estos músculos. En todos los casos se trata de músculos de recorrido corto que se originan en la pelvis y se dirigen hacia la zona lateral y superior del fémur, por lo que su acción inferida es de aducción del muslo y rotación del fémur lateralmente.

Grupo de los flexores de la pierna

M. biceps femoris (m. biceps flexor cruris, biceps femoral o crural)

Es el músculo más superficial de la cara externa de la pierna. Se origina en la tuberosidad isquiática junto con el *m. semitendinosus* y su inserción se da por una aponeurosis que se une a la aponeurosis externa de la pierna (Jouffroy 1971).

Según Macalister (1869), en *Bradypus* está compuesto de dos partes. La cabeza larga se origina en la tuberosidad isquiática y ramas ascendente y descendente del pubis, se superpone a los *mm. adductores* y se separa de la cabeza femoral por el gran nervio ciático. La cabeza femoral se origina en la mitad superior de la cara posterior del fémur, sobre el lado externo, y se une enseguida a la cabeza larga para insertarse en la cabeza de la fíbula (Macalister 1869) (ver más abajo la interpretación de Jouffroy sobre la cabeza larga de este músculo).

En *Choloepus* existe una doble inserción: la cabeza larga se origina como es habitual en la tuberosidad isquiática y se inserta en la superficie lateral de la rodilla y en el primer cuarto de la diáfisis de la fíbula y en la superficie anterior de la tibia (Mendel 1985). Esta fascia se une en el punto distal de su inserción con un fascículo delgado del *m. gracilis*, que continúa bajando por la fíbula hasta aproximadamente la mitad de este hueso. La cabeza corta del *m. biceps femoris* que se origina en la superficie lateral de casi todo el largo del fémur, se bifurca proximal a la rodilla formando una hoja sobre la musculatura de la parte posterior de la pierna. La inserción lateral se inicia un tercio hacia abajo de la fíbula y continúa próxima al maléolo lateral. La inserción medial comienza varios centímetros por debajo de la cabeza de la tibia y se continúa a lo largo de su cara medial hasta un poco antes del maléolo medial (Mendel 1985). Esta peculiar disposición del *m. gracilis*, así como la migración en sentido distal de las dos cabezas del *m. biceps femoris* sugieren no solo un énfasis en la flexión de la rodilla sino también en la rotación de la pierna (Mendel 1985).

Windle y Parsons (1899) mencionan tanto para *Bradypus* como para *Choloepus* el doble origen e inserción, describiendo características similares a las ya descritas. En *Myrmecophaga* también se trata de un músculo doble, cuya parte anterior se origina de la rama del pubis internamente a a la eminencia íleo pectínea y se inserta en los dos tercios superiores de la de la cresta cnemial de la tibia (Windle y Parsons 1899). La parte posterior se origina de la rama descendente y de la sínfisis pubiana y se inserta en la en la parte inferior de la cresta cnemial y en la diáfisis tibial (Windle y Parsons 1899). En *Tamandua* no se encuentra la cabeza femoral del músculo; se origina del arco subpubiano y posee una ancha y fuerte inserción en más de la mitad del lado medial de la tibia (Windle y Parsons 1899).

Jouffroy (1971) considera bajo esta denominación al *m. biceps femoris* en sentido estricto, es decir, la rama isquiática o cabeza larga de la anatomía humana. La cabeza corta de este músculo que se origina sobre la diáfisis femoral es homologada al *m. tenuissimus (bicipiti accesorius*), uno de los músculos peor conocidos y más sujetos a errores de identificación de todo el miembro pélvico según este autor. La forma típica de este músculo nace de la espina sacra y eventualmente de las primeras vértebras caudales bajo la capa gluteal superficial. En su forma típica permanece bastante independiente del *m. biceps femoris* y no entra en contacto con éste hasta la parte más distal de su inserción distal (Jouffroy 1971). Dentro de los Xenarthra, se presenta en su forma típica en el caso de *Tamandua*, entre otros (*Dasypus, Tatusia*). En *Bradypus* y *Myrmecophaga* (también *Cyclothurus*), que no cuentan con un *m. tenuissimus* típico, este autor homologa la cabeza del *m. biceps femoris* que se origina sobre la diáfisis femoral al mencionado *tenuissimus* (Jouffroy 1971). Por su parte, Windle y Parsons (1899) mencionan la ausencia de este músculo en *Bradypus* y *Choloepus*, así como en *Myrmecophaga*; también describen la presencia del mismo en *Tamandua*, observando que presenta la forma típica.

En la reconstrucción en *L. armatus* solo se consideró el *m. biceps femoris* en sentido estricto, que se origina en la tuberosidad isquiática (ver figura 5. 5 B) y se inserta en la cresta del platillo tibial lateral (tuberosidad lateral), en la zona lateral y anterior de la tibia, en su parte superior, así como en la parte superior y lateral de la fíbula (ver figura 5. 7 B). El nivel de inferencia considerado para el origen e inserción de este músculo es I.

M. semitendinosus (semitendinoso)

Este músculo comprende típicamente dos ramas, una que nace junto con el *m. biceps femoris* desde la tuberosidad isquiática y el borde ventral de la rama descendente del pubis y la otra rama se extiende desde el extremo posterior de la espina sacra y las espinas de las primeras vértebras caudales, debajo del *m. femoro-coccygeus* (Jouffroy 1971). Distalmente, las dos ramas se confunden para insertarse sobre el borde interno de la cresta tibial (Jouffroy 1971).

En *Bradypus* es un músculo pequeño y simple (Macalister 1873). Windle y Parsons (1899) también describen en *Bradypus* y *Choloepus* una rama única, que se origina en la tuberosidad isquiática y se inserta en la parte superior de la superficie interna de la tibia. Jouffroy (1971) propone que en *Bradypus* solo se encuentra la rama isquiática. En *Tamandua* es doble, con una porción que se origina desde la tuberosidad isquiática junto con el *m. biceps femoris* y otra por debajo de ésta (Macalister 1873), aunque Windle y Parsons (1899) describen solo la cabeza caudal. También Jouffroy (1971) describe estas dos ramas mencionadas en *Myrmecophaga*. Distalmente, ambas ramas se confunden y en todos los casos la inserción se produce sobre el borde interno de la cresta tibial (Jouffroy 1971).

En *L. armatus* se origina también en la tuberosidad isquiática (ver figura 5. 5 B) y se inserta en la tuberosidad medial de la tibia, por debajo de la inserción del *m. semimembranosus*, donde se observan también unas crestas en sentido oblicuo que delimitan una zona bastante triangular para esta inserción (ver figura 5. 7 B). El nivel de inferencia considerado para para el origen e inserción de este músculo es I.

M. semimembranosus (semimembranoso)

Se trata del músculo más interno o ventral del grupo; se origina en la tuberosidad isquiática vinculado al *m. biceps femoris* y al *m. semitendinosus* y sobre la extremidad dorsal de la rama isquiopubiana, al lado del *m. adductor magnus*. Luego de atravesar oblicuamente la cara posterior del muslo se inserta por un tendón sobre la vertiente interna de la tuberosidad tibial, cerca del extremo del ligamento interno de la rodilla (Jouffroy 1971).

En *Bradypus* se origina por un tendón común con el *m. semitendinosus* desde la tuberosidad isquiática, continuando unidos una corta distancia desde su origen; descienden juntos y se insertan en el cóndilo medial de la tibia y fascia de la pierna, pasando el *m. semimembranosus* a insertarse en la parte superior de éste (Macalister 1869) También hay un intento de inserción femoral, que no se observa en *Choloepus*, donde el músculo presenta solo inserción tibial. En *Tamandua* es un músculo grande (Macalister 1873).

En *L. armatus* se origina en la tuberosidad isquiática (ver figura 5. 5 B), quizá por dentro del origen del cuadrado crural y su inserción se da en la tuberosidad medial de la tibia, que tiene una forma más o menos semicircular muy rugosa y que puede presentar crestas en sentido longitudinal propicias para esta inserción (ver figura 5. 7 B). El nivel de inferencia considerado para para el origen e inserción de este músculo es I.

Acciones: En humanos los músculos isquiotibiales flexionan la pierna sobre el muslo. Cuando la rodilla está semiflexionada, el biceps femoris rota la pierna ligeramente hacia afuera como consecuencia de su dirección oblicua; el semitendinosus, y en parte el semimembranosus, rotan la pierna haca adentro, asisitiendo al popliteus (Gray 1977). Tomando su punto fijo desde atrás, estos músculos sostienen la pelvis sobre la cabeza femoral y llevan el tronco hacia atrás. Cuando la pierna se extiende sobre el muslo, limitan la flexión del muslo sobre los miembros inferiores (Gray 1977). En equinos la acción del biceps femoris es un poco compleja, porque el músculo está compuesto de tres partes con varios puntos de inserción y actúa sobre todas las articulaciones del miembro, exceptuando las de los dedos (Sisson 1982). Su acción general es extender el miembro, como cuando el animal se levanta, propulsa o cocea, de forma que el miembro se abduce (Sisson 1982). La porción craneal, que se inserta en la superficie caudal del fémur y la patella, extiende la articulación femoro-tibio-patelar y de la cadera y abduce el miembro. La porción media, que se inserta sobre todo en la porción craneal de la tibia y en el ligamento patelar lateral, extiende la cadera y junto con el semitendinosus puede flexionar la articulación femoro-tibio-patelar. Finalmente, la porción caudal, que se inserta en la tuberosidad calcánea, contribuye a extender el corvejón (articulación situada entre la parte inferior de la pierna y superior de la caña) siempre que la articulación femoro-tibio-patelar se encuentre extendida (Sisson 1982). El semitendinosus extiende las articulaciones de la cadera y el corvejón y cuando actúa con el biceps femoris y semimembranosus levanta el tronco (acción de encabritamiento); el semimembranosus extiende la articulación de la cadera y adduce el miembro (Sisson 1982).
En *L. armatus* los músculos isquiotibiales tienen una disposición similar a la encontrada en estos grupos pero más cercana a la descripción en humanos, aunque cabe recordar que el *biceps femoris* que se consideró en sentido estricto, es decir, su porción larga. Por lo expuesto se infirió que este grupo muscular, como ya se mencionó, sería el principal encargado de elevar el tronco extendiendo la articulación de la cadera, asistiendo al complejo gluteal.

MÚSCULOS DE LA PIERNA Y DEL PIE

Cara dorsal

M. tibialis anterior (m. tibialis anticus, tibial anterior)

Es el músculo más superficial y más medial de la cara anterior de la pierna; recubre el *m. extensor digitorum longus* y el *m. extensor hallucis longus* (Jouffroy 1971). Nace sobre la primera mitad de la cara interósea de la tibia y a veces también sobre el borde interóseo de la fíbula. En el último tercio de la pierna el fascículo carnoso origina un tendón potente que cruza oblicuamente hacia el lado medial del pie, sobre el ligamento anular anterior, para insertarse sobre el entocuneiforme y/o el metatarso del dedo I (Jouffroy 1971).

En *Bradypus* se origina en la zona ántero lateral de la tibia y también en una pequeña parte sobre la mitad de la fíbula; se inserta por un tendón en la mitad de la base del metatarsal del dedo interno (Macalister 1869). Macalister (1869, 1873) plantea que Meckel y Humphry mencionan dos orígenes separados en *Bradypus*, pero que en realidad "... the tibial and fibular origin are not really separate" (Macalister 1869: 65) y que "... in the specimen dissected by me, the two heads were not separate" (Macalister 1873: 268). Por su parte Jouffroy (1971) los describe para *Tamandua*, encontrando además del origen tibial, otro sobre el borde interóseo de la fíbula. En *Choloepus* Macalister (1873) encontró las porciones tibial y fibular de este músculo, insertándose ambas junto con los tendones de los flexores profundos y en la aponeurosis sobre ellos. Windle y Parsons (1899) coinciden con Macalister (1873) en la inserción de este músculo en *Choloepus*. En *Tamandua* se encuentra un origen tibial y uno fibular y la inserción se produce en un hueso sesamoideo en el lado medial del navicular (Windle y Parsons 1899). En *Myrmecophaga* el músculo es único y se origina en los tres cuartos superiores de la tibia y se inserta en el entocuneiforme y ligeramente en la base del primer metatarsal (Windle y Parsons 1899).

En *L. armatus* se origina en la cara interósea de la tibia y también en el borde interóseo de la fíbula (ver figura 5. 7 A), cruzando oblicuamente el pie para insertarse probablemente en el metatarsal del dedo más interno (dedo II, ya que no existe metatarso I como en el caso de

Bradypus), o tal vez a través de un tendón único junto con los tendones de los flexores profundos. El nivel de inferencia considerado para el origen de este músculo es I; con respecto a su inserción, que se da a través de un tendón en *Choloepus*, lo que dificulta su ubicación en el fósil, se consideró como I'; además, tampoco existe metatarso I en *L. armatus* como en *Bradypus*, donde se efectúa su inserción.

M. extensor digitorum longus (m. extensor digitorum communis, extensor largo de los dedos) y *m. peroneus tertius*

El extensor digitorum longus se ubica debajo y desplazado lateralmente con respecto al m. tibialis anterior, en la depresión interósea, originándose sobre el fémur en la cara externa del cóndilo externo, al lado de la inserción del ligamento colateral externo (como es el caso de Tamandua) o sobre la tibia, en el tubérculo externo de la tibia, aponeurosis del m. tibialis anterior, borde interno de la fíbula y aponeurosis de los peroneos laterales (Jouffroy 1971). En la base de la pierna, el cuerpo carnoso origina cuatro tendones que pasan primero junto con el m. tibialis anterior y el m. extensor hallucis longus por debajo del ligamento anular anterior, separándose de estos músculos para deslizarse en una cinta ligamentosa que los mantiene contra la cara dorsal del calcáneo, haciendo las veces de polea. Los tendones terminales más o menos unidos a los del m. extensor brevis y del m. peroneus quinti digiti y quarti digiti, se insertan en las dos últimas falanges de los dedos II a V (Jouffroy 1971). Tanto en Bradypus como en Choloepus se origina en las cabezas de la tibia y la fíbula, así como también se extiende hacia arriba sobre el fémur; en Bradypus termina en un tendón débil que se inserta en el segundo metatarsal y en la aponeurosis dorsal de este dedo (Macalister 1869, 1873). Windle y Parsons (1899) describen tanto para Bradypus como para Choloepus "the usual origin from just above the external condyle of the femur; but in Meckel's specimens of Bradypus tibial and fibular origins were also met with" (Windle y Parsons 1899: 74). Estos autores proponen que en Bradypus la inserción no se da nunca en los dedos: el tendón se divide en dos bandas, que se insertan en la base del más interno y más externo de los tres metatarsales desarrollados; en Choloepus la inserción ocurre en el dorso de los tres dedos o solo en el segundo y tercero (Windle y Parsons 1899). Mendel (1981) lo describe en Choloepus como un músculo relativamente pequeño que se origina del cóndilo lateral del fémur, de la cápsula articular de la rodilla y de la parte más proximal de la fíbula; este autor coincide con la inserción descrita por Windle y Parsons (1899) mediante tres tendones pequeños en el dorso de las falanges distales (Mendel 1981). Cada uno de estos tendones se une con los del extensor digitorum brevis sobre las falanges proximales (Mendel 1981). En Myrmecophaga y Tamandua el origen de este músculo es condilar

y su inserción se da usualmente en los cuatro dedos externos, aunque se describen diferencias en los distintos autores citados en este trabajo (Windle y Parsons 1899).

Si bien se menciona en los perezosos un origen tibio-fibular e incluso femoral para el *extensor digitorum longus*, existen diferencias en las áreas de origen descritas en los taxones vivientes del paréntesis; de todas maneras en *L. armatus* se ubicó un origen femoral sobre el cóndilo externo y uno tibial, sobre la aponeurosis del *m. tibialis anterior* y sobre el borde externo de la tibia, así como un origen fibular, sobre su borde interno (ver figura 5. 7 A). Su inserción podría efectuarse en el dorso de los dedos III, IV y V, a nivel del metatarso, pero no puede precisarse con exactitud. El nivel de inferencia considerado para este músculo es I' tanto en su origen como en su inserción.

El *m. peroneus tertius* es parte del *extensor digitorum longus* según Gray (1977), que lo describe como su quinto tendón; es descrito para *Bradypus* y *Choloepus* por Windle y Parsons (1899): estos autores ubican su inserción en *Bradypus* la en la base del metatarsal, pasando frente al tobillo; en *Choloepus* se origina en el frente de la fíbula y se inserta en la base de los dos metatarsales más externos. Mendel (1981) lo describe en *Choloepus* originándose en la parte proximal de la fíbula y en el tendón del *extensor digitorum longus*, pasa frente al talón en un surco sobre la superficie anterior del maléolo fibular y se inserta constantemente en la base del metatarso IV.

En *L. armatus* el origen del *m. peroneus tertius* se ubicó en la parte proximal de la fíbula (no se consideró el origen tendinoso) y su inserción en la base del metatarsal V (se consideró su inserción más constante). El nivel de inferencia considerado para el origen y la inserción de este músculo es I.

M. extensor hallucis longus (extensor hallucis proprius, extensor largo o propio del dedo I)

Este músculo se origina en el borde interno de la diáfisis fibular; el tendón que aparece en el extremo de la pierna acompaña el trayecto del *m. tibialis anterior*, pasa junto con éste por debajo del ligamento anular anterior y luego de abandonarlo bordea el primer metatarsiano para insertarse en el dorso de la primera y segunda falanges del dedo I (Jouffroy 1971).

En *Bradypus* es un músculo pequeño, que se origina en la fíbula y la membrana interósea y se inserta en la primera falange del primer dedo (Macalister 1869). Windle y Parsons (1899) mencionan una condición similar para *Bradypus* y *Choloepus*. En *Choloepus*, Mendel (1981, 1985) propone que este músculo combinado con el *m. tibialis anterior* suplementa a los flexores de los dedos: se fusionan frente al tobillo, pasando a la planta del pie mediante un surco en la superficie medial del cuneiforme medial. Al llegar a la planta, se dividen en tres tendones que se insertan en los tendones del flexor largo distal a la inserción del *m. quadratus plantae* y proximal a la entrada del *m. flexor digitorum* en los túneles ligamentosos (Mendel 1981, 1985). Este inusual y quizá único reclutamiento combinado del *extensor hallucis longus* y el *tibialis anterior* como flexores digitales accesorios puede ser importante para mantener un agarre seguro cuando los pies están invertidos porque su línea de acción es más directa en esta posición que en aquella habitual de los flexores digitales (Mendel 1985).

En *Myrmecophaga* y *Tamandua* se origina también del extremo inferior de la fíbula y se inserta en la falange terminal del hallux (Windle y Parsons 1899).

En *L. armatus* se origina en el borde interno de la fíbula, si bien no pudo delimitarse claramente esta zona; puede pasar a la cara volar del pie a través de una corredera en el cuneiforme medial como la descrita para *Choloepus*, aunque los detalles de la inserción no pueden precisarse ya que ocurren junto con otros tendones y en *L. armatus* tampoco existe el dedo I. Estas dificultades para establecer los detalles de su origen e inserción motivaron su consideración con un nivel de inferencia I'.

Acciones: En humanos el *tibialis anterior* y el *peroneus tertius* son flexores directos del pie en la articulación del tobillo; el primero, actuando junto con el *tibialis posterior*, levanta el borde medial del pie, es decir, lo invierte (Gray 1977). El *peroneus tertius*, actuando junto con el *peroneus brevis* y *longus*, evierte el pie, llevando el borde lateral del pie hacia arriba y la planta hacia afuera (Gray 1977). El *extensor digitorum longus* y el *extensor ballucis longus* extienden las falanges de los dedos, y siguiendo su acción, flexionan el pie sobre la pierna. Tomando su punto fijo desde atrás, todos estos músculos sirven para fijar los huesos de la pierna en posición perpendicular y reforzar la articulación del tobillo (Gray 1977). En equinos el *tibialis anterior* es flexor de la articulación del corvejón y el *peroneus tertius* flexiona el corvejón cuando la articulación fémorotibio-patelar está flexionada (Sisson 1982).

En *L. armatus* el *tibialis anterior* y el *peroneus tertius*, cuyos recorridos se inician en la cara anterior de la pierna y efectuando un recorrido en ángulo más o menos recto terminan en los dedos podrían ser flexores del pie a nivel de la articulación del tobillo. La articulación del astrágalo en los perezosos vivientes involucra movimientos de flexión y extensión, abducción y aducción, y pronación y supinación (Jouffroy 1971). También es múltiple en el caso de *L. armatus*, aunque la articulación con la tibia, con la apófisis odontoides como eje que encaja en ésta perfectamente en sentido vertical, algo inclinado medialmente, y la superficie semicircular contigua, fijan en parte la movilidad en este sentido. De todas maneras, sería posible rotar el pie en parte alrededor de este eje, donde intervendría la acción de estos músculos, invirtiendo el pie. La acción de eversión del pie citada para algunos de estos músculos, como los *peronei*, se vería entonces modificada (ver discusión).

M. extensor digitorum brevis (pedio o extensor corto de los dedos) y *m.* extensor hallucis brevis

Estos músculos se originan en el dorso del calcáneo (y eventualmente también en el cuboides) que forman en el tobillo un abanico de husos musculares cuyo eje se inclina hacia el interior con relación al eje del pie (Jouffroy 1971). La fascia destinada al *hallux*, cuando está presente, se separa de esta unión y se describe con el nombre de *m. extensor hallucis brevis* (Jouffroy 1971). Cada huso carnoso termina por un tendón que se une al tendón correspondiente del *m. extensor longus* a nivel de la última o penúltima falange, pero el nombre de estos husos y consecuentemente el de los dedos, es muy variable: en *Tamandua* y *Myrmecophaga*, por ejemplo, son cinco, pero en otros grupos pueden ser cuatro o tres; muchos mamíferos no poseen extensores cortos para los dedos medios (Jouffroy 1971).

El *m. extensor digitorum brevis* un músculo muy grande en los perezosos; en *Bradypus* se origina en el extremo inferior de la tibia y la fíbula, pasa por detrás del maléolo externo y se inserta en la primera falange del dedo interno (Macalister 1869); este autor menciona también en los perezosos su inserción en la falange ungueal de los dedos, separado de la fascia del *m. extensor longus* (Macalister 1873; ver figura 5. 9 y 5. 10). Windle y Parsons (1899) mencionan su inserción tendinosa en los tres dedos y señalan que en un ejemplar encontraron solo tendón para el dedo interno. En *Choloepus* según estos autores este músculo se origina en el tarso y se inserta en los tendones largos de todos los dedos (Windle y Parsons 1899).

En *L. armatus* se origina en el lado externo del calcáneo, donde se encuentra una importante cresta, por lo cual puede considerarse un nivel de inferencia I para éste; se dividiría luego en la zona del tarso para ir a insertarse dorsalmente. En los dedos V y IV la inserción puede darse en los metatarsales, donde se observa una cresta en vista dorsal; en los demás dedos la inserción se efectuaría en el dorso de la falange ungueal. Debe recordarse aquí la variabilidad mencionada para los husos musculares y su inserción en los dedos descrita para los taxones vivientes. El nivel de inferencia considerado para las inserciones de este músculo es I' debido a la dificultad de establecer éstas con precisión.

En el complejo de músculos que suplementan a los flexores largos de los dedos en *Choloepus*, Mendel (1985) incluye el *m. extensor hallucis brevis (extensor proprius hallucis*), que desde el extremo distal del complejo *m. tibialis anterior-extensor hallucis longus* (del que no siempre es separable) se inserta en el cuneiforme medial y en la base del metatarsal del dedo I aumentando la capacidad de inversión del pie (Mendel 1985). Windle y Parsons (1899) no encuentran este músculo separado en *Bradypus*, si bien mencionan que otros autores encontraron un músculo pequeño que se origina del extremo inferior de la fíbula y se inserta en el primer metatarsal rudimentario, condición observada también en *Choloepus*.

Este músculo no fue considerado en *L. armatus*, ya que si bien se menciona la presencia de la fascia destinada al *hallux* en *Choloepus*, este músculo no siempre es separable del complejo *tibialis anterior-extensor hallucis longus*; además, la información con respecto a lo que ocurre en *Bradypus* es contradictoria, ya que algunos autores no lo encuentran separado y otros sí. Cabe recordar además la ausencia de dedo I en el fósil.

5. Figura 8. Inserciones musculares en el pie izquierdo de Bradypus. A: vista plantar; B vista dorsal. En sombreado claro se ven las inserciones proximales y sombreado oscuro en las inserciones distales. abb4-5. abductores breves de los dedos IV y V; ac, flexor accesorius, ebp, breves profundi; edb, extensores extensor digitorum brevis; edl, extensor digitorum longus; fdb, flexor digitorum brevis; fdl, flexor digitorum longus; g, gastrocnemius; id, extensores breves profundi; ip, interossei; p4, peroneus digiti quarti; pb (o por error, p5), peroneus brevis; pl, flexor pedis; s, soleus; ta, tibialis anterior; tp, tibialis posterior. Modificado de Jouffroy (1971).



Mm. "extensores breves profundi (pedis)"

La expresión "extensores breves profundi (pedis)" designa una segunda capa de extensores cortos que aparecen muy excepcionalmente en los mamíferos, como por ejemplo en *Bradypus* (ver figura 5. 8 y 5. 9) y que yace debajo del *m. extensor digitorum brevis* (Jouffroy 1971). Se originan a nivel de los metatarsianos y los diferentes fascículos se insertan en el dorso de las segundas falanges de todos o parte de los dedos (Jouffroy 1971). Su número es variable y se describen también con el nombre de *mm. interossei dorsales* (Jouffroy 1971). Macalister (1873) describe los *interossei* sin hacer la distinción entre *interossei* dorsales y ventrales.

Si bien su presencia se menciona e ilustra para *Bradypus*, al no contar con la información sobre *Choloepus*, tratándose además de un grupo de músculos excepcionales en los mamíferos, se prefirió no considerarlos en la reconstrucción en *L. armatus*.

M. peroneus longus (peroneo lateral largo)

Es el más superficial y lateral de la capa externa de la pierna. Su origen es variable: femoral, fibular (el más constante) y tibial (Jouffroy 1971). En el caso de su origen fibular, más frecuente, se limita a la cara ántero-externa de la cabeza de este hueso, o a la cabeza y mitad o dos terceras partes proximales de la diáfisis fibular, como es el caso en *Tamandua*; eventualmente también desde la tuberosidad externa de la tibia y aponeurosis del *extensor digitorum longus*, como es el caso en *Myrmecophaga* (Jouffroy 1971). Hacia la mitad de la pierna, el vientre muscular origina un fuerte tendón que se refleja primero en un canal ósteo-fibroso de la cara externa del maléolo externo y se refleja por segunda vez sobre el borde externo del pie, en una corredera del cuboides, para pasar a la cara plantar (Jouffroy 1971). Allí, se insinúa entre el cuboides y los metatarsianos, atraviesa oblicuamente la planta hacia delante y adentro, sumergiéndose por debajo de los flexores largos y los *mm. adductores breves*, para insertarse en la cara plantar del entocuneiforme y del primer metatarsiano, como ocurre en los mirmecofágidos (Jouffroy 1971).

En *Bradypus* el *m. peroneus longus* se origina en el cóndilo externo del fémur y en la parte superior de la fíbula y se inserta en el metatarsal externo (Macalister 1869). En *Choloepus* no asciende más que hasta la fíbula y se inserta en la base de los tres metatarsales (Macalister 1873), si bien Windle y Parsons (1899) proponen que su inserción se efectúa en la base del metatarsal externo. Para Jouffroy (1971), en los perezosos el *m. peroneus longus* está ausente o "tout au plus representé par un faible faisceau péroneo-calcanéen unissant le distum péronier au calcanéum et à la portion correspondante de l'aponeurose plantaire superficielle" (Jouffroy 1971: 396; ver figura 5. 9). Mendel (1981) describe su origen en *Choloepus* en el cóndilo lateral

Figura 5. 9. Bradypus, pie derecho, vista externa. abIV-V, abductores breves digiti IV y V; bf, biceps femoris; ebp, extensores breves profundi; edb, extensor digitorum brevis; edl, extensor digitorum longus; fa, flexor accesorius; fdl, flexor digitorum longus; fp, flexor pedis; gal, gastrocnemius lateralis; p4, peroneus digiti quarti; pb, peroneus brevis; pc, peroneocalcaneus; s, soleus. Modificado de Jouffroy (1971).



del fémur o la fabella y en la cara lateral y posterior de casi toda la fíbula; "its tendon passes posterior to lateral malleolus and hooks medially in a distinct groove on lateral and volar aspects of cuboid to insert on bases of metatarsals II, III and IV (contra Windle and Parsons 1899)" (Mendel 1981: 365).

En *L. armatus* se consideró su origen más parsimonioso a lo largo de la cabeza y parte superior de la cara externa de la fíbula (ver figura 5. 7 A). Con respecto a su inserción, si fuera como en *Bradypus* según Macalister (1869) o *Choloepus* según Windle y Parsons (1899) se puede efectuar en el metatarsal externo; si se siguiera el ejemplo de *Choloepus* según Macalister (1873) y Mendel (1981) se puede encontrar en la base de los tres metatarsales. Por otra parte, la descripción de Jouffroy (1971) ubica su inserción sobre la aponeurosis plantar. La inserción más parsimoniosa parece ser la base del metatarso V y quizá en los metatarsos IV y III. El nivel de inferencia considerado para el origen de este músculo es I y la dificultad de establecer su inserción con precisión implicó su consideración con un nivel de inferencia I'.

Mm. peroneus brevis (peroneo lateral corto) y peronei digiti quarti y digiti quinti

El *peroneus brevis* varía poco en la extensión de su superficie de origen, sobre la cara ántero-externa de la fíbula, por debajo del *peroneus longus* (Jouffroy 1971). En el último tercio de la pierna, el cuerpo carnoso origina un tendón que contornea el maléolo lateral por detrás, junto con los *mm. peronei digiti quarti* y *quinti* y se inserta en la base del metatarso V (Jouffroy 1971).

En los mamíferos euterios donde se encuentran cuatro o cinco dedos normalmente desarrollados, tanto el *m. peronei digiti quarti* como el *quinti* son generalmente bien individualizados (Jouffroy 1971). Nacen sobre la cara externa de la diáfisis fibular y sobre la aponeurosis del *m. peroneus brevis*. En la base de la pierna, los cuerpos musculares originan dos finos tendones que unidos al tendón del *m. peroneus brevis* contornean el maléolo externo para unirse, sobre los dedos IV y V respectivamente, a los tendones correspondientes del *m. extensor digitorum longus*, insertos sobre las falanges terminales (Jouffroy 1971). Gray (1977) describe el peroneus quinti digiti como un músculo raro, que se origina en el cuarto inferior de la fibula por debajo del *peroneus brevis* y se inserta en la aponeurosis del extensor del dedo V o más comúnmente como parte del tendón del *peroneus brevis*. El peroneus quartus, se origina según Gray (1977) en la parte posterior de la fibula entre el *brevis* y el *flexor hallucis*, insertándose en la espina peroneal del calcáneo o menos frecuentemente en la tuberosidad del cuboides.



Figura 5. 10. Bradypus, pie derecho, cara dorsal. abbIV, abductor brevis digiti quarti; edb, extensor digitorum brevis; edl, extensor digitorum longus; peb, peroneus brevis; pel, flexor pedis; ta, tibialis anterior. Modificado de Jouffroy (1971).

En el caso de ocurrir reducciones esqueléticas en los dedos, los *mm. peronei* de los dedos IV y V muestran una tendencia involutiva en algunos grupos, siendo el *m. peronei digiti quarti* el primero en desaparecer, dejando solo el *m. peronei digiti quinti* como en el caso de *Myrmecophaga* y *Tamandua* (Jouffroy 1971).

Según Macalister (1873), en Bradypus el m. peroneus brevis y m. peroneus digiti quinti presentan orígenes separados. El m. peroneus brevis se origina en los dos tercios inferiores de la cara externa de la fíbula, por debajo del del m. peroneus longus (Macalister 1869). Windle y

Parsons (1899) describen en *Bradypus* su origen en la parte posterior de la fíbula y su inserción en la base del metatarsal externo.

En *L. armatus* el *m. peroneus brevis* se origina sobre la fíbula, en su cara ántero-lateral, por debajo de la zona de origen del *m. peroneus longus* (ver figura 5. 7 A). Su inserción se efectúa en la base del metatarso V, donde se observó una larga cicatriz a lo largo de todo el borde lateral del hueso. El nivel de inferencia considerado para el origen e inserción de este músculo es I.

En Bradypus el m. peroneus digiti quinti se origina en la parte media de la fibula y se inserta en la base del metatarsal, junto con el m. peroneus brevis (Macalister 1869, 1873). En Choloepus su disposición es similar (Macalister 1869, 1873). Macalister (1869) plantea la ausencia en Bradypus de un m. peroneus digiti quarti. Windle y Parsons (1899) proponen que debe tenerse en cuenta que tanto Bradypus como Choloepus solo tienen tres dedos en el miembro posterior, por lo cual "a peroneus quinti is not, so far as we have learnt the lessons of mammalian myology, a muscle with which one would expect to meet" (Windle y Parsons 1899: 76). Por su parte, Jouffroy (1971) plantea que en el caso de los perezosos, la desaparición de los dedos I y V se acompaña de la de todos los músculos cortos y de algunos músculos largos correspondientes (como el m. peroneus digiti quinti, por ejemplo). Sin embargo, la ausencia del m. extensor hallucis longus, o su confusión con el m. tibialis anterior, no está estrictamente relacionada con la involución del dedo I, ya que el mismo fenómeno se manifiesta también en mamíferos pentadáctilos (Jouffroy 1971). Debido a las diferencias planteadas en la descripción para los géneros vivientes por los diferentes autores los peronei digiti quarti y digiti quinti no fueron considerados en L. armatus.

Acciones: En humanos los *peronei longus* y *brevis* extienden el pie sobre la pierna, junto con el *tibialis posterior*, antagonizando la acción del *tibialis anterior* y el *peroneus tertius*, que son flexores del pie (Gray 1977). El *peroneus longus* también evierte la planta del pie. Tomando su punto fijo desde atrás los *peronei* sirven para mantener la pierna sobre el pie (Gray 1977). Este es especialmente el caso al estar parado sobre una pierna, donde la tendencia del peso es dirigir la pierna medialmente; el *peroneus longus* contrarresta esta tendencia llevando el peso sobre el lado lateral de la pierna, manteniendo su dirección perpendicular (Gray 1977).

En *L. armatus* los *peronei longus* y *brevis* tienen un recorrido similar al encontrado en el *tibialis anterior* y el *peroneus tertius* pero iniciando en la zona póstero-lateral de la pierna, para luego de efectuar un recorrido en ángulo cercano a los 90° a la altura del tobillo, alcanzar los dedos; este recorrido sugiere una acción contraria a la de éstos, de extensión del pie; quizá

también puedan colaborar en la inversión del mismo, modificando la acción citada para éstos debido a las modificaciones anatómicas del astrágalo y a la postura pedolateral (ver discusión).

Cara ventral

Capa superficial de los músculos de la pantorrilla

Está integrada por el triceps surae (formado por el m. gastrocnemius y el m. soleus) y el m. plantaris.

M. gastrocnemius (gastrocnemio, gemelos)

Es un músculo de dos cabezas que forma la capa superficial de la masa de la pantorrilla. Cada una de estas ramas, interna y externa, nace por un tendón en la cara posterior del fémur, justo por debajo del cóndilo correspondiente (Jouffroy 1971). El origen de la rama externa se confunde con el del *m. plantaris* (ver más abajo) y ambos músculos pueden permanecer unidos en la primera parte de su trayecto (Jouffroy 1971).

En *Bradypus* las dos cabezas habituales de este músculo están separadas en todo su largo y ni *Bradypus* ni *Choloepus* presentan hueso sesamoideo (fabella), pero sí existe en *Tamandua* y en *Myrmecophaga* (Macalister 1869), aunque Jouffroy (1971) propone su ausencia en los Xenarthra y Meckel, citado por Macalister (1869) propone que existe uno en *Bradypus*, así como en el *gastrocnemius lateralis* de *Megatherium*. La inserción del músculo es calcánea (Macalister 1869, 1873). La cabeza de mayor tamaño es la interna, seguida por la externa; el *m. soleus* sería la más pequeña de las tres (Macalister 1869, 1873). En *Choloepus* la cabeza medial se origina muy próxima al extremo distal del cóndilo medial del fémur, luego se hace tendinosa cruzando superficial a la cabeza lateral y se inserta cerca del extremo de la superficie lateral de la tuberosidad calcaneal (Mendel 1981), contrariamente a la descripción de Windle y Parsons (1899) quienes no encuentran este recorrido del músculo haciéndose superficial y externo. Según Mendel (1981) estos músculos están reducidos en tamaño: la cabeza lateral se origina de la superficie externa del cóndilo lateral, se hace tendinosa hacia la mitad de la pierna y corre por debajo del tendón de la cabeza medial, insertándose sobre la porción distal interna de la tuberosidad calcaneal (también contrariamente a lo descrito por Windle y Parsons 1899).

Las dos porciones que componen el *m. gastrocnemius* en *L. armatus (lateralis y medialis)* se originan en el cóndilo medial (*m. gastrocnemius medialis*) y en el cóndilo lateral del fémur (*m. gastrocnemius lateralis*), respectivamente (ver figura 5. 6 B). La inserción de ambos, así como la del *m. soleus* que se describirá a continuación, se efectúa en el calcáneo. Este hueso posee en su

parte posterior una amplia zona para la inserción de estos músculos, muy rugosa y con una cresta que la delimita del resto del hueso. El nivel de inferencia considerado para el origen y la inserción de estos músculos es I.

M. soleus (sóleo)

Es la tercera rama del *triceps surae*; se origina por un tendón sobre la tuberosidad póstero-externa de la cabeza de la fíbula debajo del origen del *flexor hallucis longus*; como ya se mencionó, en el caso de los bradipódidos el *soleus* mantiene su inserción independiente de este tendón (Jouffroy 1971).

En Bradypus existe un m. soleus o cabeza fibular del m. gastrocnemius que se origina en el cuarto superior de la parte posterior de la fíbula y se inserta en el calcáneo (Macalister 1869, 1873). Windle y Parsons (1899) describen el mismo origen en Bradypus y Choloepus y su inserción calcaneal sin unirse al tendón de Aquiles. Mendel (1981) describe en Choloepus el origen del soleus en la fabella y en todo el largo de la fíbula entre el peroneus longus y el flexor digitorum longus y su inserción en la parte superior de la tuberosidad calcaneal. Tanto el gastrocnemius como el soleus generan ventaja mecánica al insertarse en una tuberosidad calcaneal elongada (Mendel 1985). Por su parte, Jouffroy (1971) también describe en los perezosos la inserción independiente del gastrocnemius y el soleus sin constituir un verdadero tendón de Aquiles. Además este autor agrega que el plantaris está ausente y que el músculo que Humphry (autor que es citado tanto en Jouffroy 1971 como en Macalister 1873) describe con este nombre parece ser una sección femoral del flexor hallucis longus (Jouffroy 1971).

Por su parte, en *L. armatus* se encontró un origen el exclusivamente fibular para el *m. soleus*, ubicándose esta superficie en la parte posterior de este hueso (ver figura 5. 7 B). Como ya se describió, la inserción de este músculo se efectúa en el calcáneo, junto con el *m. gastrocnemius*, si bien cabría esperar que no se formara un verdadero tendón de Aquiles, como ocurre en los perezosos vivientes. El nivel de inferencia considerado para el origen y la inserción de este músculo es I.

M. plantaris

Según Jouffroy (1971), este músculo nace en común con la rama externa del *m. gastrocnemius* justo por debajo del cóndilo femoral lateral, o dicho de otro modo, cuando existe sesamoideo externo, sobre el borde inferior de éste. Durante la primera parte de su trayecto está recubierto y comprimido por el *m. gastrocnemius* y origina luego un potente tendón subyacente al tendón de Aquiles (Jouffroy 1971). En la base de la pierna el tendón del *m.*

plantaris emerge a lo largo del tendón de Aquiles, contorneándolo hacia el exterior, además de ensancharse en una gran aponeurosis que cubre el talón y se continúa en la aponeurosis plantar superficial hasta las almohadillas digitales (dedos II a V) y el tejido conjuntivo interdigital (Jouffroy 1971). A nivel del talón, el tendón del *m. plantaris* puede estar sujeto por una o dos bandas tendinosas que lo unen al calcáneo (Jouffroy 1971). En los Xenarthra su disposición es variable, por ejemplo, está ausente en los dasipódidos (Jouffroy 1971).

En *Bradypus* Macalister (1869) encuentra un *m. plantaris* grande y con forma de pera, que se origina sobre la cabeza lateral del *m. gastrocnemius* y luego de pasar a la superficie posterior de la pierna se inserta en el tendón del *m. flexor digitorum longus*. Esta continuación parece ser característica del *m. plantaris* en los xenartros (Macalister 1869). De todas maneras, la presencia de este músculo en los xenartros resulta confusa: "Rapp makes no mention of it as present in the *Tamandua*; but possibly he may have confounded it with the *gastrocnemius*" (Macalister 1869: 66) y el mismo Macalister (1873) lo cita como indistinguible del *m. gastrocnemius* en *Choloepus*, *Tamandua* y *Myrmecophaga*. Por su parte, Windle y Parsons (1899) mencionan la gran variación que presenta en los Xenarthra, habiéndolo encontrado en algunos ejemplares de *Bradypus* con las características ya descritas, ausente en otros y en algunos casos descrito como una cabeza extra de los flexores largos de los dedos; en *Choloepus* lo describen como ausente o vinculado al *tibialis posterior* (Windle y Parsons 1899). Mendel (1981) no lo menciona. Por lo expuesto se optó por no considerarlo en la reconstrucción para el perezoso fósil.

Acciones: Los músculos de la pantorrilla son los principales extensores del pie en la articulación del tobillo en la anatomía humana (Gray 1977). En la caminata, levantan el talón del sustrato permitiendo que el cuerpo quede soportado sobre un pie, mientras que el miembro opuesto puede ser llevado hacia adelante (Gray 1977). Al estar de pie, el *soleus*, tomando su punto fijo desde atrás, estabiliza la pierna sobre el pie y evita que el cuerpo caiga hacia adelante. El *gastrocnemius*, actuando desde atrás, flexiona el fémur sobre la tibia, asistido por el *popliteus* (Gray 1977). En equinos el *gastrocnemius* extiende el corvejón y flexiona la articulación fémoro-tibio-patelar, si bien estas dos acciones no pueden realizarse simultáneamente (Sisson 1982). Cabe mencionar que Mendel (1981, 1985) describe el *gastrocnemius* y el *soleus* como flexores del tarso, junto con el *tibialis posterior*, como inversor del pie. La inserción del *gastrocnemius* y el *soleus* en una tuberosidad calcaneal elongada genera una ventaja mecánica adicional (Mendel 1985).

En *L. armatus* la disposición de los músculos de la pantorrilla sugiere una acción de flexión de la articulación fémoro-tibial cuando éstos actúan desde atrás (flexión del fémur sobre la tibia) y también de flexión del tarso; la inserción de estos músculos en un calcáneo bastante elongado en sentido caudal generaría una ventaja mecánica análoga a la descrita en *Choloepus* que puede favorecer la inversión del pie vinculada con la postura pedolateral del mismo.

Figura 5. 11. Bradypus, pie derecho, cara plantar. A. superficial, B. profunda. abbIV, abductor brevis digiti quarti; abbV, abductor brevis digiti quinti; fa, flexor accesorius; fdb, flexor digitorum brevis; fdl, flexor digitorum longus; gam, gastrocnemius medialis; gr, gracilis; i, interossei; ta, tibialis anterior; tp, tibialis posterior. Modificado de Jouffroy (1971).



Capa profunda de los músculos de la pantorrilla

M. popliteus (poplíteo)

El origen del *m. popliteus* es variable, aunque generalmente lo hace en el cóndilo lateral del fémur; se despliega en abanico hacia abajo y adentro para insertase en el primer cuarto, o tercio posterior de la diáfisis tibial (sobre la *crista tibiae* o línea poplítea cuando ésta existe) (Jouffroy 1971).

En *Bradypus* es un músculo grande que ocupa la mitad superior de la tibia; se origina en el cóndilo externo del fémur y en su tendón se desarrolla un cartílago o hueso sesamoideo (Windle y Parsons 1899). Según Macalister (1869, 1873) en *Bradypus* se origina en el cóndilo externo del fémur y se extiende a la parte posterior de la tibia; en *Choloepus* es similar.

En *L. armatus* su origen se observa en el cóndilo lateral del fémur y su inserción en la mitad póstero-medial de la tibia, por debajo de la inserción del semimembranoso. La inserción sobre la tibia, posiblemente en la llamada cresta homónima, se pudo apreciar mejor en el ejemplar MPRSC 1238 (ver figura 5. 7 B). El nivel de inferencia considerado para el origen e inserción de este músculo es I.

Flexor digitorum longus (flexor digitorum tibialis, flexor digitorum medialis NAV 2005) y flexor hallucis longus (flexor digitorum fibularis o flexor largo o propio del dedo I, flexor digitorum lateralis NAV 2005)

Según Jouffroy (1971), nace sobre el borde lateral de la cabeza de la tibia, en el cóndilo tibial medial y sobre los dos tercios proximales de la cara posterior de la diáfisis tibial, entre el *m. popliteus* y el *m. flexor hallucis longus*. En el último tercio de la pierna, da origen a un tendón que acompaña el del *m. tibialis posterior* en un surco excavado en la cara posterior del maléolo medial (Jouffroy 1971). En la planta del pie el tendón del *m. flexor digitorum longus* se une al del *m. flexor hallucis longus*. Este ensamble tendinoso común se subdivide para distribuirse en los dedos (Jouffroy 1971).

En el caso de los mirmecofágidos el *m. flexor digitorum longus* permanece independiente del *m. flexor hallucis longus*, que constituye por sí solo los tendones perforantes de los dedos y se inserta en el astrágalo (Jouffroy 1971). En este caso ha sido descrito frecuentemente como una rama accesoria del *m. tibialis posterior* (bajo el nombre de *m. tibialis posticus accesorius*, o *secundus*; rama interna del tibial posterior; ver más adelante en la descripción de Macalister; Jouffroy 1971).

Con respecto al *m. flexor digitorum longus* en *Bradypus*, Macalister (1869) describe su origen desde la superficie posterior de la tibia, insertándose en los tres dedos por tres fuertes tendones, que son reforzados en la mitad de la planta del pie por el *m. plantaris*, que se une con éste como un fuerte accesorio. Además, este mismo autor propone que " the *flexor hallucis* forms the largest part of the conjoint mass in *Orycteropus*, *Choloepus*, *Bradypus*, and *Pholidotus*; but in none of these are the two separable" (Macalister 1873: 271).

Windle y Parsons (1899) y Mendel (1981) describen como inseparable este músculo del *flexor hallucis* tanto en *Bradypus* como en *Choloepus*. En *Choloepus* según Mendel (1981) se originan en la superficie medial y posterior de la fíbula comenzando en el cuello y en la superficie lateral y posterior de la tibia justo por debajo del cóndilo lateral. Este músculo corre a través de una corredera en la parte posterior de la superficie tibial (entre el maléolo medial y la superficie articular) y al pasar profundamente al ligamento tibiocalcaneal se divide en tres

tendones que se ubican verticalmente uno encima del otro: el más superficial se dirige al dedo II, el intermedio al dedo III y el más profundo al dedo IV (Mendel 1981). Estos tendones corren a través de las guías tendinosas fibrosas entre las falanges proximal e intermedia y se insertan en la cara inferior de las falanges distales; en la superficie volar se unen a los tendones combinados del *tibialis anterior* y *extensor hallucis longus* (Mendel 1981).

Jouffroy (1971) menciona que como contrapartida de lo que ocurre con el *m. extensor digitorum longus*, en los perezosos el *m. flexor digitorum longus* sería enorme, con tres orígenes: femoral (o *plantaris* según Humphry) fibular y tibial. Este músculo origina tres tendones digitales muy robustos que se insertan en las falanges ungueales (ver figura 5.7).

Como ya se mencionó, según Macalister (1869, 1873) el *m. flexor hallucis longus* se une con el *m. flexor digitorum longus* y constituye la mayor parte de esta masa muscular, tanto en *Bradypus* como en *Choloepus*. En *Bradypus* se origina en la parte posterior de la fíbula y la membrana interósea, pasa hacia abajo por una corta distancia y se une con el *m. flexor digitorum longus* formando un tendón único que llega a todos los dedos (Macalister 1869, 1873). En estos géneros, así como en *Tamandua* y *Myrmecophaga*, existe una gran banda muscular accesoria (Macalister 1869, 1873).

En *L. armatus* estos músculos se consideraron combinados, ya todos los autores citados los describen como inseparables. El origen se propone en la superficie lateral y posterior de la tibia por debajo del cóndilo lateral que presenta una zona rugosa y en la superficie medial y posterior de la fíbula comenzando en el cuello y en la parte posterior de la fíbula debajo del origen propuesto para el *soleus;* el nivel de inferencia considerado para el origen de este músculo combinado es I. La inserción descrita que origina una rama tendinosa para cada dedo conjuntamente con los tendones del *tibialis anterior* y del *extensor hallucis longus* en los perezosos vivientes podría efectuarse en las falanges distales de los dedos II y III y quizá también en el dedo IV, aunque no pudo confirmarse con precisión en *L. armatus*. Se consideró entonces un nivel de inferencia I' para la inserción.

M. tibialis posterior (m. tibialis posticus, tibial posterior)

Este músculo constituye el último de los integrantes de la capa profunda de la pantorrilla y puede tener origen sobre la cabeza y primer tercio de la cara medial de la diáfisis fibular, en la cara posterior de la diáfisis tibial o en ambos huesos (Jouffroy 1971). En los mirmecofágidos el músculo parece escindirse distalmente para insertarse en el navicular y entocuneiforme por un lado y en el astrágalo por otro. Esta última porción es la que ha sido descrita como *m. tibialis posticus accesorius* o *secundus* (Jouffroy 1971; ver más abajo).

En *Bradypus* existe un solo *m. tibialis*, pequeño, pasa por la mitad póstero-inferior de la tibia y se inserta inserta en el entocuneiforme (Macalister 1869). En *Choloepus* existe esta porción usual y también un *m. tibialis secundus* que se inserta en la parte interna del *m. flexor brevis digitorum* (Macalister 1873). Según Windle y Parsons (1899), en los bradipódidos nace de la parte media o inferior de la diáfisis tibial y se inserta en el entocuneiforme. En otras familias como los mirmecofágidos es un músculo doble donde la porción más externa se inserta en el navicular o a veces en el entocuneiforme y la otra porción, más grande, se inserta en un osículo tibial sobre el lado interno del pie: estos autores mencionan que esta porción adicional del músculo ha sido descrita por autores como Galton como *tibialis posticus secundus* y por Hyrtl como *tibialis posticus accesorius* (Windle y Parsons 1899). Mendel (1981) lo describe en *Choloepus* originándose en la cara medial del cuello de la fíbula y en casi a todo el largo de la tibia; se curva medialmente para pasar a través de una muesca sobre la cara posterior del maléolo medial. Su tendón se inserta sobre la cara superior y lateral de la proyección del cuneiforme medial (Mendel 1981). Mendel (1985) describe su inserción sobre el cuneiforme medial y/o en la base del metatarsal II.

En *L. armatus* su origen se ubicó en la cara póstero-medial de la fíbula por debajo de la zona de origen del *soleus* y sobre la cara posterior de la diáfisis tibial, por debajo de la inserción del *semimembranosus* y *semitendinosus;* se consideró un nivel de inferencia I para su origen. También se observaron en *L. armatus* los surcos mencionados para *Choloepus* sobre el maléolo medial de la tibia, por los que transitaría para dirigirse a la zona volar del pie, aunque la zona de inserción no pudo identificarse con precisión: podría efectuarse en el cuneiforme medial y también en la base y en el lado interno del metatarso II como en *Choloepus* o en el cuneiforme interno, como ocurre en *Bradypus*. Por lo expuesto en lo referente a su inserción, se consideró un nivel I' para la misma.

Acciones: En lo referente a las acciones de los músculos de la capa profunda de la pantorrilla se consideraron el *popliteus* y el *tibialis posterior*. En humanos el *popliteus* ayuda a flexionar la pierna sobre el muslo y cuando la pierna está flexionada, rota la tibia hacia adentro; su acción es especialmente requerida al empezar a flexionar la rodilla, puesto que produce una leve rotación de la tibia hacia adentro que es esencial en esta etapa del movimiento (Gray 1977). En equinos el *popliteus* flexiona la articulación fémoro-tibial y también rota la pierna medialmente (Sisson 1982). En *L. armatus* su zona de origen, más pequeña y su inserción, de mayor extensión, a lo largo de la cresta poplítea, describen una forma bastante triangular para este músculo; su línea de acción que inicia en la zona lateral fémur y culmina en el tercio

proximal central de la tibia, dirigida oblicuamente en sentido ventral y medialmente, sugiere su participación en la flexión de la articulación fémoro-tibial.

En humanos el *tibialis posterior* es un extensor directo del pie en la articulación del tobillo; actuando junto con el *tibialis anterior*, vuelve la planta del pie hacia arriba y medialmente (invierte el pie), antagonizando a los *peronei*, quienes vuelven el pie hacia arriba y lateralmente (evierten el pie) (Gray 1977).

En *Choloepus* el *tibialis posterior* es flexor y un poderoso inversor del pie porque su tendón se mantiene algo medial a su inserción por su pasaje a través de surcos separados en la cara posterior expandida del maléolo tibial (Mendel 1985). En *L. armatus* la línea de acción que se obtiene para este músculo, que implicaría un recorrido análogo al del *tibialis anterior* pero ubicado en la parte posterior de la pierna, sugiere una acción contraria a éste, similar y complementaria a la de los *peronei*, de extensión e inversión del pie.

Músculos plantares superficiales

M. quadratus plantae (m. flexor accesorius)

Se trata de un músculo variable, que está ausente en muchos grupos de mamíferos. Se origina sobre el borde externo y distal del calcáneo y corre oblicuamente hacia el interior de la cara plantar del tarso para insertarse en la placa tendinosa común con los dos flexores largos (Jouffroy 1971).

Según Windle y Parsons (1899) es un músculo bien desarrollado en los bradipódidos y a diferencia de lo propuesto por Humphry, estos autores no lo encuentran continuo con el *soleus* ni en *Bradypus* ni en *Choloepus*; se origina en la superficie inferior del calcáneo y se inserta en la planta junto con los tendones de los flexores largos. En *Choloepus* el *m. quadratus plantae* es un músculo masivo que se origina de las superficies medial, lateral y plantar del calcáneo elongado (Mendel 1981, 1985). Mendel (1981) describe para algunos casos la contribución del *soleus* citada por Humphry. Se divide en tres tendones de los cuales el mayor se inserta en el tendón largo del dedo IV y los más pequeños en los de los dedos III y II; los tres tendones se insertan en las superficies plantares de los tendones de los flexores largos por debajo de las inserciones de los tendones del *tibialis anterior* y del *extensor hallucis longus* (Mendel 1981). Cuando este músculo recibe contribución del *soleus*, puede flexionar el pie en el tobillo; también puede colaborar en la flexión de las articulaciones interfalangeales y puede funcionar a través de la línea que tira de los tendones largos desde la cara lateral del pie, para contrarrestar la tendencia de los flexores largos y sus accesorios (*tibialis anterior* y *extensor hallucis longus*) de invertir el pie (Mendel 1981).

Si bien se trata de un músculo presente en ambos integrantes del EPB, no se describe con precisión su origen en *Bradypus*; cabe suponer que este origen en *L. armatus* se encuentra en el calcáneo, quizá en las superficies medial, lateral y plantar como se describe en *Choloepus*. Su inserción se efectuaría en los tendones de los flexores largos y por este motivo no pudo ser precisada. La situación descrita motivó a no considerar este músculo a los efectos de la reconstrucción.

Mm. lumbricales pedis

Son músculos pequeños, vermiformes como indica su nombre, satélites de los flexores largos de los dedos (Jouffroy 1971). Típicamente son cuatro, que nacen a lo largo de los tendones digitales de los flexores profundos y se insertan sobre el borde interno de la primera falange de cada uno de los dedos II a V, parte sobre la aponeurosis dorsal formada por los tendones extensores correspondientes (Jouffroy 1971).

Según Macalister (1873), en *Choloepus* existen tres, dos de los cuales se originan en las continuaciones de los tendones del *m. tibialis anticus*. Este autor no los describe en *Bradypus*; por su parte, Windle y Parsons (1899) no los encuentran en *Bradypus* ni en *Choloepus*, ni tampoco en *Tamandua*, aunque describe cuatro en *Myrmecophaga*. Jouffroy (1971) menciona que debido a la sinostosis completa que presentan las articulaciones medias del pie, desaparecen todos los músculos intrínsecos de la planta, como los lumbricales, a excepción de los *interossei plantares (flexores breves profundi*) muy rudimentarios. Mendel (1981) encontró los *lumbricales* en tres de los ocho especímenes estudiados de *Choloepus*: en estos casos se originan en fisuras en los tendones combinados del *tibialis anterior* y del *extensor hallucis longus*. Un lumbrical corre entre los dedos III y III y se escinde para insertarse en expansiones dorsales de estos dos dedos; otro corre entre los dedos III y IV y se inserta en la cara medial de la expasión dorsal del dedo IV y en el tejido conectivo entre las cabezas de las falanges intermedias (Mendel 1981). En *Myrmecophaga* Gambaryan *et al.* (2009) describen cuatro músculos pequeños ubicados entre los tendones del *flexor digitorum hallucis* que se dirigen a las caras mediales del dedo II y IV para perderse en la masa fibrosa a la altura de la primera falange de los correspondientes dedos.

Los distintos autores difieren con respecto a la presencia de estos músculos en *Choloepus* y no existen en *Bradypus* según Macalister (1873) y Windle y Parsons (1899). Dado que *L. armatus* no presenta las sinostosis mencionadas por Jouffroy (1971) para los taxones actuales, cabe esperar que estos músculos estuvieran desarrollados; de todas maneras, no se cuenta con suficiente información para incluirlos en esta reconstrucción, por lo cual no fueron considerados.

M. flexor digitorum brevis

Se trata de un complejo músculo-tendinoso donde se distinguen dos ramas de origen: la rama superficial nace en la cara profunda de la aponeurosis plantar superficial y por intermedio de ésta aparece como prolongación del *m. plantaris*; eventualmente con una inserción directa a la tuberosidad calcaneal (Jouffroy 1971). La rama profunda nace sobre el tendón común con dos flexores profundos (Jouffroy 1971). Esta inserción en el calcáneo de la rama superficial, que existe en humanos, es excepcional en otros mamíferos, salvo algunos casos que incluyen a los bradipódidos (ver figura 5. 8) y mirmecofágidos, entre otros grupos (Jouffroy 1971).

Según Macalister (1873), en *Bradypus* y *Choloepus* el *m. flexor digitorum brevis* está presente y es débil. Windle y Parsons (1899) lo describen en bradipódidos y mirmecofágidos originándose de la parte posterior de la superficie inferior del calcáneo, sin conexión con el *plantaris* cuando éste está presente; su inserción se da en los tres dedos del medio o en los cuatro más externos y los tendones se insertan dentro de los del *flexor digitorum longus* (Windle y Parsons 1899). Mendel (1981) describe el *m. flexor digitorum brevis* de *Choloepus* con tres fascículos: el más medial se origina de la superficie externa del cuneiforme medial y se une por fibras de la superficie volar y tibial del calcáneo; los otros fascículos se originan en el lado tibial del calcáneo y en el ligamento tibio-calcaneal y se insertan en los márgenes próximo-volares de las guías tendinosas, es decir en los extremos de los sesamoideos subyacentes a las falanges proximales de los dedos II-IV (Mendel 1981). Según este autor su función principal parece ser flexionar la articulación metatarso-falange; no se observaron flexores para los dedos I y V (Mendel 1981).

Si bien se menciona la presencia de estos músculos en los perezosos vivientes, las áreas de origen de estos músculos no son descritas por Macalister (1873), con excepción del origen en el calcáneo que menciona Jouffroy (1971) para *Bradypus*. La descripción de Mendel (1981) para este músculo en *Choloepus* con tres fascículos, incluye uno que se origina el cuneiforme medial, ausente en *L. armatus*. Las áreas de inserción de este músculo se describen en los taxones vivientes sobre tejidos blandos. Se supone que el músculo está presente en *L. armatus*, pero la información disponible no es suficiente para describir sus orígenes e inserciones en el fósil a partir de la evidencia ósea. Por lo expuesto se prefirió no considerar este músculo en la reconstrucción.

Abductor hallucis brevis

Es el más interno de los músculos del pie. Nace en la cara plantar del navicular como un pequeño huso carnoso que contornea el borde interno del tarso y del primer metatarsiano para insertarse por un tendón sobre el borde interno de la primera falange del *hallux* y sobre el sesamoideo metatarso-falangiano correspondiente (Jouffroy 1971). Macalister (1873) menciona la presencia de este músculo en *Choloepus*, que se origina en la fascia plantar y el integumento y se inserta en la base del primer metatarsal; no lo menciona para *Bradypus*. Windle y Parsons (1899) lo citan como ausente en bradipódidos. Según Jouffroy (1971) este músculo está ausente o mal individualizado en aquellos grupos donde el *hallux* está atrofiado. Mendel (1981) no lo cita.

Dado que en *L. armatus* este dedo no existe, cabe pensar que podría carecer de este músculo. De todas maneras, como no se cuenta con la información suficiente se optó no considerar este músculo en la reconstrucción.

Abductor brevis minimi digiti

Se trata de una fascia carnosa que nace en la cara plantar de la extremidad distal del calcáneo, sobre la tuberosidad o en la base del metatarsiano V (en el caso de los mirmecofágidos) y se inserta distalmente por un tendón sobre el borde externo de la primera falange del quinto dedo o sobre el sesamoideo metatarso-falangiano externo, así como sobre la tuberosidad de la base del metatarso V por las fibras más externas (Jouffroy 1971).

Según Macalister (1873) en *Choloepus* el *m. abductor brevis minimi digiti* es una especie de lámina unida al quinto metatarsal; no hay mención sobre lo que sucede en *Bradypus*. Windle y Parsons (1899) lo citan como ausente en bradipódidos. Mendel (1981) no lo cita.

En este caso ocurre lo mismo que para el *abductor hallucis brevis*: al no contar con la información suficiente se prefirió no considerar este músculo en la reconstrucción de *L. armatus*.

Músculos plantares profundos

Mm. adductores breves (contrahentes digitorum Halford)

Se trata de músculos cortos que forman un estrato comprendido entre el de los tendones de los flexores largos superficialmente y los *mm. interossei* profundamente (Jouffroy 1971). Su origen es variable: sobre la aponeurosis plantar profunda, sobre los ligamentos plantares del tarso (e. g. calcáneo-navicular), sobre la vaina del *m. peroneus longus*, así como

sobre la cara plantar del navicular, del entocuneiforme o de la base de los metatarsianos (Jouffroy 1971). Se insertan en la base de la primera falange de los dedos, típicamente con excepción del tercer dedo. En el lugar de esta ausencia, se encuentra eventualmente un rafe aponeurótico que acompaña el eje del dedo y origina las fascias más transversas de los *mm. contrahentes* (como el *m. adductor hallucis caput transversum*; Jouffroy 1971). La inserción distal se efectúa sobre el borde de la falange que mira hacia el tercer dedo (Jouffroy 1971). Al igual que ocurre en la mano, los *mm. contrahentes* se disponen simétricamente con relación a un radio digital medio, que aparece como el eje funcional del pie (Jouffroy 1971). Esta simetría teórica se modifica en muchos mamíferos, debido a la disparidad morfológica del *hallux* o la atrofia de éste (Jouffroy 1971). En el primer caso, particularmente en los arborícolas con pulgar oponible, aparecen fascias transversas entre algunos dedos: en los primates entre los dedos I y III (*m. adductor hallucis caput transversum*) y entre el II y IV en los didélfidos (Jouffroy 1971).

Jouffroy (1971) señala que existen grandes imprecisiones sobre la existencia y la disposición de estos músculos en los distintos grupos de mamíferos, debido a su pequeño tamaño y a su involución frecuente. Solo en tres órdenes se encuentran en número de cuatro (marsupiales, quirópteros y primates); en el caso de *Tamandua* se existen tres, para los dedos I, II y V (Jouffroy 1971). En los bradipódidos los *mm. adductores* están completamente ausentes como muchos de los músculos intrínsecos del pie (Jouffroy 1971). Macalister (1873) cita la presencia de un *m. adductor hallucis caput transversum (transversalis pedis*) en *Choloepus*. Windle y Parsons (1899) los citan como ausentes en bradipódidos y Mendel (1981) no los menciona en *Choloepus*. La falta de información concluyente sobre este grupo muscular llevó a no considerar estos músculos en la reconstrucción.

M. interossei plantares (flexores breves profundi) (interóseos plantares)

Estos músculos se ubican en los huecos de los espacios intermetatarsianos, originándose en la base y sobre los flancos de los metatarsianos o sobre la aponeurosis plantar profunda y terminan sobre la aponeurosis dorsal del dedo correspondiente, sobre la primera falange o sobre los pares metatarso-falangianos de los sesamoideos, constituyendo las unidades más profundas de la planta del pie (Jouffroy 1971).

Existe uno a cada lado de cada dedo en los perezosos, excepto en los lados externos de los dedos laterales; lo mismo ocurre en *Tamandua* (Macalister 1873).

Según Mendel (1981) en *Choloepus* los tendones combinados del *extensor digitorum brevis* y *longus* se unen a una distancia media de las falanges proximales con los tendones de los *interossei*, grandes y bien desarrollados. El más medial se origina entre las bases de los metatarsales I y II

y de la superficie fibular del metatarso I (Mendel 1981). Este músculo fusiforme pasa volar al ligamento que une el extremo del metatarso I a las caras basales y mediales de la falange proximal del dedo II y se inserta en el lado tibial de los tendones combinados del *extensor digitorum longus* y *brevis* sobre la falange proximal del dedo II (Mendel 1981). Continuando en orden lateral, el siguiente interóseo se origina entre los metatarsales II y III y la superficie fibular del metatarsal II y se inserta en la cara fibular de la expansión del extensor sobre la falange proximal del dedo II (Mendel 1981). Pares de *interossei* se despliegan del mismo modo a cada lado de los metatarsales III y IV (Mendel 1981). Mendel (1985) propone que en *Choloepus* los interóseos están bien desarrollados aunque no funcionan como aductores y abductores de los dedos; su principal acción sería flexionar la falange metapodial y las articulaciones interfalangianas proximales (Mendel 1985).

En *L. armatus* estos músculos ocupan los espacios intermetatarsianos y tendrían un recorrido bastante corto, originándose entre los metapodios, donde se aprecian rugosidades en la zona correspondiente de algunos metatarsos observados, que se extienden hasta la parte posterior de la primera falange correspondiente. El nivel de inferencia considerado para el origen y la inserción de estos músculos es I. Cabe mencionar que no existiría el interóseo más medial que se origina entre el dedo I y II.

Finalmente se presenta una tabla donde se resume la presencia o ausencia de cada músculo en los miembros del EPB (*Bradypus* y *Choloepus*) y de acuerdo a esto, su presencia o ausencia en *L. armatus* y el nivel de inferencia establecido en cada caso para el origen y la inserción del músculo considerado. Se señalan también los músculos que no se incluyeron en la descripción por los motivos expuestos más arriba.

Tabla 5. 7. Detalle de músculos de la cadera y el muslo en los integrantes del EPB (*Choloepus* y *Bradypus*) y en *L. armatus*. Se indica la presencia del carácter con el signo +, ausencia con - y falta de datos con con ?. Los músculos no considerados en la descripción se señalan con nc.

Músculo	Bradypus	Choloepus	Lestodon armatus	Nivel de inferencia	
				origen	inserción
Músculos de la cadera y el muslo					
GRUPO LUMBAR DORSAL					
Psoas major	+	+	+	Ι	Ι
Psoas minor	+	+	+	Ι	I'
Pectineus	+	+	+	Ι	Ι
Sartorius	+	+	+	Ι	Ι
Quadriceps femoris	+	+	+	I'	Ι
GRUPO LUMBAR VENTRAL				1	
Obturatorius externus	+	+	+	I'	Ι
Gracilis	+	+	+	Ι	Ι
Adductor magnus	+	+	+	I'	Ι
Adductor secundus	+	+	+	I'	Ι
Adductor brevis	+	+	+	I'	Ι
Adductor longus	+	+	+	I'	Ι
GRUPO SACRO DORSAL				1	
Gluteus maximus	+	+	+	Ι	Ι
Tensor fasciae lata	+	+	+	Ι	Ι
Gluteus medius y minimus	+	+	+	Ι	Ι
Pyriformis	+	+	+	Ι	Ι
GRUPO SACRO VENTRAL				1	
Obturatorius internus	+	-	+	II	II
Gemellus	+	+	+	I'	I'
Quadratus femoris	+	+	+	I'	I'
Biceps femoris	+	+	+	Ι	Ι
Semimembranosus	+	+	+	Ι	Ι
Semitendinosus	+	+	+	Ι	Ι

Tabla 5. 8. Detalle de músculos de la pierna y el pie considerados en los integrantes del EPB (*Bradypus* y *Choloepus*) y en *Lestodon*. Se indica la presencia del carácter con el signo +, ausencia con -, y falta de datos con ?.

Músculo	Bradypus	Choloepus	Lestodon armatus	Nivel de inferencia	
				origen	inserción
Músculos de la pierna y el pie					
CARA DORSAL					
Tibialis anterior	+	+	+	Ι	I'
Extensor digitorum longus	+	+	+	I'	I'
Peroneus tertius	+	+	+	Ι	Ι
Extensor hallucis longus	+	+	+	I'	I'
Extensor digitorum brevis	+	+	+	Ι	I'
Extensor hallucis brevis	+;	+	nc	nc	nc
'Extensores breves profundi''	+	?	nc	nc	nc
Peroneus longus	+	+	+	Ι	I'
Peroneus brevis	+	+	+	Ι	Ι
Peronei digiti quinti	5	5	nc	nc	nc
CARA VENTRAL					•
Gastrocnemius	+	+	+	Ι	Ι
Soleus	+	+	+	Ι	Ι
Plantaris	+;	5	nc	nc	nc
Popliteus	+	+	+	Ι	Ι
Flexor digitorum longus + Flexor hallucis	+	+	+	T	T
longus	, ,	I		1	ľ
Tibialis posterior	+	+	+	Ι	I'
Músculos plantares superficiales					
Quadratus plantae	+	+	nc	nc	nc
Lumbricales pedis	-	+	nc	nc	nc
Flexor brevis digitorum	+	+	nc	nc	nc
Abductor hallucis brevis	?	+	nc	nc	nc
Abductor brevis minimi digiti	?	+	nc	nc	nc
Músculos plantares profundos					
Adductores breves	5	+	nc	nc	nc
Interossei plantares	+	+	+	Ι	Ι

DISCUSIÓN

En este capítulo se discuten los resultados obtenidos en esta tesis manteniendo el orden en que fueron presentados: en primer lugar se comentan los aspectos vinculados a la sistemática del género *Lestodon*, luego se discuten los resultados sobre abundancia relativa y finalmente los aspectos vinculados a su paleobiología.

6. 1. Sistemática de los perezosos terrestres del género Lestodon Gervais 1855

Si bien la revisión realizada por Esteban (1996) propone la validez de dos especies del género *Lestodon* (*L. armatus* y *L. australis*) los resultados obtenidos en este trabajo determinan que una de ellas, *L. australis*, no es válida, a base de aspectos morfológicos y morfométricos.

6. 1. a. Morfología craneana

Con respecto a los caracteres morfológicos craneales citados como diagnósticos para las dos especies propuestas según Esteban (1996), se constató que la sutura nasofrontal en forma de "U", considerada como diagnóstica de L. australis por Esteban (1996), presenta esta forma tanto en el ejemplar atribuido a esta especie (MACN 9470, figura 3.1) como en los atribuidos a L. armatus en los que es posible apreciar dicha sutura (MLP 3-3, MLP 3-29 y MACN 11687, figuras 3.1 y 3.2). Por este motivo no se consideró como diagnóstica de la especie L. australis. En dos de los ejemplares ya mencionados (MLP 3-3 y MACN 11687) fue posible observar la sutura nasomaxilar y por lo tanto, también establecer las dimensiones anteriores y posteriores de los nasales. Si bien Esteban (1996) propone que en L. australis su ancho posterior es una vez y media el anterior, siendo ambas dimensiones casi iguales en L. armatus, se encontró que tanto en el ejemplar atribuido a L. australis (MACN 9470, tabla 3.1) como en los atribuidos a L. armatus (MLP 3-3 y MACN 11687, tabla 3.1) el ancho posterior es mayor que el anterior, alcanzando en uno de los cráneos atribuidos a L. armatus (MLP 3-3) una situación como la descrita por Esteban (1996) para L. australis, donde el ancho posterior es una vez y media el anterior (cociente ancho posterior/ancho anterior=1,51, tabla 3.1). Por lo expuesto este carácter tampoco es diagnóstico de la especie L. australis. Cabe mencionar que en el ejemplar MACN 11687 se constató la menor diferencia entre estas dimensiones; este ejemplar es el más pequeño de todos los cráneos completos estudiados y debido a que presenta visibles la mayoría de las suturas craneanas, seguramente se trata de un individuo juvenil. A diferencia de los nasales rectos en el eje transverso descritos por Esteban (1996) como diagnósticos de L. armatus, se encontró que en ambas especies éstos presentan cierta convexidad en la mayor parte de su longitud (figura 3.1 y 3.2), condición menos notoria en el ejemplar MACN 11687, en el que se observó algo hundida esta zona (quizá debido a que su condición de juvenil podría haber permitido un deslizamiento óseo post mortem en el material) y algo reconstruida en el nasal derecho (figura 3. 1).

La constricción prezigomática, mencionada por Esteban (1996) como más angosta en L. australis que en L. armatus, se observó más o menos similar en los cráneos estudiados, particularmente en norma ventral (figura 3.4). También se observó en esta vista que el borde anteroventral del maxilar contornea el caniniforme, formando un reborde bastante prominente en ambas especies y que los caniniformes están desplazados lateralmente con respecto a la línea definida por la serie molariforme (figura 3.4), es decir que no se observó una mayor proyección hacia delante del caniniforme superior y borde lateral del maxilar en su región ventral en L. armatus con respecto a L. australis, como menciona Esteban (1996). Se constató también que en ambas especies las series molariformes son casi paralelas y convergen levemente hacia atrás (figura 3.4).

Con relación al foramen magnum, carácter diagnóstico descrito por Esteban (1996) como subcircular para *L. australis* y elíptico en *L. armatus*, se encontró una forma similar tanto para los ejemplares estudiados atribuidos a *L. armatus* MACN 10830, MLP3-3, MLP 3-29, MLP 3-30, MPRSC 807 (figura 3. 3) y MPRSC 1020 y a *L. australis* MACN 9470 (figura 3.3). Además, dado que el término subcircular no existe en el diccionario de la Real Academia Española (si bien se trata de un término de uso común en la jerga anatómica descriptiva que indica que la forma es elíptica pero que el diámetro mayor no difiere sustancialmente del diámetro menor), la forma del foramen magnum para ambas especies se describió como oval (de forma de óvalo, del latín *orum*, huevo, Diccionario de la RAE), con alguna variación entre los individuos (figura 3. 3). Por lo expuesto, el análisis morfológico realizado no sustenta la validez de la especie *L. australis*.

6.1.b. Morfometría craneana

La relación entre las medidas transversas del cráneo y su largo total se planteó siguiendo el criterio usado por Stock (1917) y empleado por McDonald (2006) para diferenciar dos morfotipos de *Paramylodon*, uno grácil y otro robusto, que pueden ser atribuidos a macho y hembra de la misma especie. En este caso el ejemplar atribuido a *L. australis* no parece diferenciarse de los de *L. armatus*, ya que las relaciones se mantienen dentro del intervalo de variación de *L. armatus*, (media ± 2 desvíos estándar=95,46%). Asimismo, el ejemplar MACN 11687 atribuido a *L. armatus* presenta las menores relaciones entre las medidas transversas y el largo del cráneo, lo que puede constituir otra evidencia de que se trata de un ejemplar juvenil.

Si bien se encontró que el cociente ancho mínimo del hocico/largo total del cráneo (AMH/LT) es ligeramente menor en el ejemplar atribuido a *L. australis*, este valor es apenas menor que el intervalo de un desvío estándar en torno a la media para los ejemplares considerados. Una situación inversa se presentó en este ejemplar con el cociente ancho máximo del hocico/largo total del cráneo (AH/LT), que es algo mayor aunque tampoco supera el intervalo de 2 desvíos estándares en torno a la media. Cabe mencionar que esta comparación de medidas transversas del cráneo contra y largo total se pudo realizar solo en cinco ejemplares para los que se dispuso del largo total del cráneo y además, de las siete relaciones analizadas, solo tres se encontraron disponibles en *L. australis* (tabla 3.2). A partir de estas relaciones craneales no fue posible diferenciar un morfotipo grácil y uno robusto en el género *Lestodon*, como se describió en *Paramylodon* (McDonald 2006).

Para el análisis de variación de caracteres craneanos se tomó como premisa la distribución normal en las poblaciones originales de *Lestodon*. Lamentablemente, el registro fósil no permite apreciar estos detalles inherentes a las poblaciones originales, ya que en general corresponde a una ínfima parte de la población original. Es por este motivo que, como la muestra es pequeña, se ajusta mejor a una distribución de *t* con 10 grados de libertad y en este caso el valor de *t* para obtener una probabilidad P = 0,05 es de 2,228. Debido a que todas las medidas de *L. australis* caen dentro del rango de variación de *L. armatus* (media ± 2 desvíos estándar = 95,46%), e inclusive, la mayor parte de las medidas estudiadas en *L. australis* (84%) están comprendidas dentro de un desvío estándar en torno a la media, desde el punto de vista de la variación morfométrica la única especie válida debe ser *L. armatus*.

Los resultados obtenidos tanto para el estudio morfológico del cráneo como para el análisis morfométrico no sustentan una distinción entre las especies *L. armatus* y *L. australis*, por lo que se propone como única especie del género *Lestodon* a *L. armatus*, la especie genotipo. En consecuencia, se propuso una diagnosis enmendada para *L. armatus*, que contempla las características comunes a los ejemplares estudiados.

6. 2. Abundancia relativa de *Lestodon* en el contexto de la megafauna Lujanense en Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio Grande do Sul, Brasil

A pesar de las correcciones para evitar los sesgos tafonómicos, los valores de la pendiente de la recta en la gráfica de masa corporal contra abundancia de especies no se ajustan con lo esperado. Sin duda, las asociaciones faunísticas de fines del Pleistoceno de América del Sur deben haber sido bien distintas de las actuales; las asociaciones de fauna terrestre presentes en los ecosistemas del Pleistoceno pampeano no tienen análogos en las modernas (Tonni y Cione 1997). Para otras faunas del Pleistoceno como la de Venta Micena, ubicada en la cuenca de Guadix-Baza, en España, se genera un ajuste adecuado para los valores de la pendiente de la recta en la relación que propone el modelo de Damuth (1982): para los consumidores primarios y=-1,54x + 8,18; $r^2=0,62$ y para los consumidores secundarios y=-0,93x + 5,19; $r^2=0,57$. La tabla 6. 1 incluye las especies de consumidores primarios de más de 10 kg y los consumidores secundarios de más de 5 kg pertenecientes a la fauna de Venta Micena para los cuales se obtuvieron estos resultados.

Tabla 6. 1. Taxones de consumidores primarios y secundarios de Venta Micena, incluyendo categoría de tamaño, masa estimada, número de especímenes identificados por taxón (NISP), y abundancia relativa estimada total (modificada de Arribas y Palmqvist 1998).

Consumidores	Categoría de	Masa (kg)	NISP	Abundancia
primarios	tamaño			relativa total
Mammuthus meridionalis	iV	6033,8	48	153
Hippopotamus antiquus	iV	3131,4	58	352
Bovini aff. Leptobos	 111	449,4	775	56647
Soergelia minor	111	227,6	334	34605
Praeovibos sp.	 111	316,4	6	741
Hemitragus albus	ii	75,2	305	81848
Caprini gen. et sp. indet.	i	9	1	
Eucladoceros giulii	ii	383,8	962	86262
Dama sp.	i	95,1	417	78161
Stephanorhinus etruscus	iv	1521,1	90	1176
Equus altidens	ii	354	2562	331033

Consumidores secundarios	Categoría de tamaño	Masa (kg)	NISP	Abundancia relativa total
Vulpes praeglacialis	i	8,24	24	40184
Canis falconeri	ii	29,8	65	29561
Canis etruscus	i	9,9	33	16920
Lynx aff. issiodorensis	i	9	6	3234
Megantereon whitei	ii	52,9	16	2422
Homotherium latidens	iii	243,9	7	214
Pachycrocuta brevirostris	ii	64	62	11903
Ursus etruscus	iii	374,9	27	849

Según propone Damuth (1982), el "yacimiento" en estudio no necesita estar muy definido: puede por ejemplo tomarse la fauna de toda una formación como yacimiento si se piensa que se trata de una misma comunidad (de nuevo, vagamente definida). En este sentido, las localidades fosilíferas consideradas en el análisis para Uruguay y para la provincia de Buenos Aires corresponden al lapso temporal estudiado y se supone que los taxones allí presentes son integrantes de la misma paleocomunidad. Los materiales provenientes de las localidades incluidas en el conteo constituyen en su conjunto una muestra aleatoria de todo el yacimiento hipotético considerado, por lo que puede descartarse que los resultados diferentes de lo esperado se deban a que sólo se tomaron algunas localidades en el estudio de todas las posibles.

Un aspecto que cabe señalar es que la clasificación de los taxones estudiados dentro de ciertas categorías ecológicas de alimentación según Miljutin (2009) incluyendo en los consumidores primarios taxones herbívoros y frugívoros y en los consumidores secundarios taxones animalívoros implica una categorización a priori que puede implicar alguna diferencia con los hábitos reales del taxón involucrado. Por ejemplo, si bien en este trabajo se consideró a *Dasypus* como consumidor primario, Abba (2008) propone a partir del análisis de heces que *Dasypus hybridus* consume preferentemente artrópodos y vegetación, con lo cual plantea para esta especie una dieta animalívora-omnívora con tendencia a la mirmecofagia. Una situación similar puede mencionarse para algunos de los taxones clasificados a priori en el grupo de los consumidores secundarios, como *Conepatus*, descrito como omnívoro principalmente insectívoro (González 2001).

Vizcaíno *et al.* (2006) proponen que la superficie oclusal dentaria que presentan la mayoría de los xenartros es más pequeña que la esperada para herbívoros vivientes de tamaño equivalente, salvo para el caso de *Megatherium*, que no fue considerado en su análisis. Esto

sugeriría una baja eficiencia en el procesamiento del alimento en la cavidad bucal, que seguramente debería compensarse con un tránsito más lento por el aparato digestivo, acompañado de la presencia de una intensa fermentación, requerimientos metabólicos más bajos, o una combinación de ambas estrategias (Vizcaíno *et al.* 2006). Prevosti y Vizcaíno (2006) sugieren que "the very low metabolism proposed for the mylodontids (Vizcaíno *et al.* 2006) also suggests that they were probably not so abundant and that they did not need as much food as originally calculated by Fariña (1996)" (Prevosti y Vizcaíno 2006: 407). La hipótesis alternativa que plantean estos autores para el supuesto desbalance que presenta la Fauna Local de Luján es que la densidad de carnívoros depende de la densidad de herbívoros, de manera que si existía disponibilidad de una gran cantidad de biomasa herbívora, una alta densidad de carnívoros podría sostenerse.

Con respecto a la abundancia de la fauna de consumidores secundarios presentada en este trabajo, se incluyeron todos los géneros registrados, lo que aumenta la cantidad de taxones respecto a Fariña (1996): 8 para la muestra analizada proveniente de Uruguay y 11 para la muestra proveniente de provincia de Buenos Aires. El incremento en este número de taxones se debe a que también se incluyeron los taxones de menor tamaño como *Dusicyon* y *Lontra*, lo que resulta en un número superior al de taxones de consumidores secundarios presentes en las faunas del Terciario sudamericano y también es coherente con lo observado para las faunas actuales de América del Sur (Prevosti y Vizcaíno 2006 y referencias citadas allí).

Pueden plantearse hipótesis complementarias que contribuyan a explicar las diferencias con respecto a los resultados esperados. Durante la etapa del pleniglacial y algunos milenios subsiguientes el nivel del mar se encontraba a unos 120 metros por debajo del actual (Lambeck *et al.* 2002). Como consecuencia de esto, el río Paraná se prolongaba por debajo de lo que hoy constituyen las aguas del Río de la Plata (donde se ubicaba un gran valle de inundación) y el Atlántico frente a las costas de Rocha y el sur del estado brasileño de Rio Grande do Sul. Puede abordarse el problema desde una perspectiva que incluya un área, inexistente hoy como ecosistema terrestre, pero que debió haber albergado una flora de alta productividad primaria cuando no estaba inundada debido al aporte de sedimentos ricos en nutrientes durante las crecidas, quizá estacionales. Esta área, delimitada por el océano y el estuario del Plata, los grandes campos de dunas de la región pampeana y, arbitrariamente, el paralelo 33 (comprendiendo aproximadamente la zona ubicada al sur del Río Negro en Uruguay), que en el presente comprende una superficie de 296.000 km², alcanzaría unos 477.000 km², o sea, un 60% más, considerando el descenso ya mencionado del nivel del mar en el Pleistoceno superior. Las consecuencias de esto, es decir, tanto del retiro de la línea de

costa decenas o cientos de kilómetros hacia el noroeste de la posición actual, como el propio aumento del área, plantean un escenario paleoecológico muy diferente. Por ejemplo, las zonas de la actual provincia de Buenos Aires muestreadas, para las cuales se ha inferido la estepa psamofítica (Prieto 1996, 2000, Quattrocchio *et al.* 1988; 1995) se encontrarían a varios cientos de kilómetros de la costa y por lo tanto sujetas a un efecto de continentalidad que debe de haber aumentado considerablemente la aridez (Tonni y Cione 1997, 1999). También es dable suponer que esa región entonces emergida no solamente aumentase el área disponible para esta fauna, sino que además, tuviese una productividad primaria mayor en las tierras bajas y húmedas del delta y sus adyacencias.

Otro aspecto que debe mencionarse es la homogeneización temporal de la muestra. Para ilustrar con un ejemplo, la Fauna Local del Río Luján incluye los restos fósiles contenidos en el Miembro Guerrero de la Fm. Río Luján. Estos fósiles son característicos de la Biozona de *Equus (Amerhippus) neogeus* Lund 1840, definida por Cione y Tonni (1999, 2001) como la base bioestratigráfica del Lujanense. Las últimas dataciones radiocarbónicas realizadas por Tonni *et al.* (2003) restringen el período de depositación del Miembro Guerrero de la Fm. Luján a edades entre 10.290 ±130 años A.P. y 21.040 ±450 años A.P. Tomando estas edades en consideración, la Fauna Local del Río Luján se encuentra entre 11.000 y 21.000 años A.P.

La fauna local de Rancho La Brea representa un referente obligado de la fauna finipleistocénica norteamericana. Los pozos de Rancho La Brea contienen una colección de fósiles pleistocénicos provenientes de un ambiente sedimentario particular. El análisis taxonómico de uno de los pozos, el número 91, reveló una compleja historia de depositación y diagénesis para los fósiles encontrados allí. Las dataciones realizadas sobre 46 restos de este pozo documentan al menos dos episodios de depositación, uno hace 45.000 y 35.000 años A.P. y otro con un intervalo más breve entre los 26.500 y 23.000 años A.P. Posiblemente también puede haber ocurrido otro evento hace 14.000 años A. P. Las leyes de superposición no se cumplen en estos depósitos, donde se encontraron huesos más jóvenes a mayor profundidad que huesos más antiguos, lo que evidencia un caso claro de homogeneización temporal, que abarca al menos 30.000 años (Friscia *et al.* 2008).

A su vez en la Fm. Sopas, de acuerdo a sus edades estimadas, se presenta un caso similar al de Rancho La Brea en lo referente a la edad que abarca, que alcanza al menos los 30.000 años. El conjunto de fósiles estudiados para Uruguay es el que presenta mayor homogeneización temporal, que puede superar los 30.000 años. Cabe proponer entonces que este intervalo de homogeneización temporal está dentro de lo razonable y no representa un problema para la interpretación de los resultados obtenidos. Finalmente, se constató que en la muestra estudiada para el Uruguay los registros de *Lestodon armatus* lo presentan como el taxón más representado (NISP = 31%) y su abundancia corresponde al 9% de la fauna estudiada. Los registros de *Megatherium* y *Scelidotherium* en el Uruguay son escasos: el NISP de la muestra alcanza solo al 1 y 0,3% de los restos, respectivamente y sus abundancias al 0,1 y 0,05% de los individuos de la fauna estudiada. Por el contrario, en la provincia de Buenos Aires, *Scelidotherium* constituye el taxón más representado de la muestra (NISP = 15%) y su abundancia es similar a la observada para *L. armatus* en el Uruguay (9%), mientras que *Megatherium* constituye el tercer taxón más representado (NISP= 9% de los especímenes estudiados) y su abundancia estimada es el 3% de los individuos analizados de esta fauna, apenas mayor a la observada para *L. armatus* (2%).

Las evidencias aportadas por el análisis del aparato masticatorio de Megatherium americanum (Bargo 2001) y las características de su anatomía (Fariña y Blanco 1996), sumadas a la escasez de vegetación debido a las condiciones climáticas ya mencionadas, lo muestran como un ramoneador de ambientes abiertos, con la posibilidad de ingerir alimentos con la consistencia de las frutas y eventualmente, carne (Bargo 2001; Bargo et al. 2006). Los análisis de hipsodoncia efectuados por Bargo (2001) corroboran la hipótesis de Janis (1988; 1995, citada en Bargo 2001) respecto a la importancia tanto del tipo de hábitat (abierto o cerrado) como del tipo de dieta en el desarrolllo de la hipsodoncia: M. americanum es mucho más hipsodonte que Eremotherium laurillardi, el otro representante pleistoceno de la familia para América del Sur (Bargo 2001). La particular distribución de estos megatéridos en América del Sur, con el primero en la porción más austral del continente (Argentina, Uruguay y Paraguay) y el segundo más hacia el norte (desde Brasil hasta EE.UU.) fue señalada por De Iuliis et al. (2000) como indicadora de condiciones ambientales diferentes. M. americanum estaría distribuído en zonas de condiciones templadas, áridas o semiáridas en ambientes abiertos (como las que se encuentran en la provincia de Buenos Aires para la región de interés de este trabajo) y E. laurillardi preferiría ambientes más tropicales o subtropicales, más cerrados o boscosos.

El análisis de los hocicos de los perezosos realizado por Bargo (2001) y Bargo *et al.* (2006) propone que en *Megatherium americanum* y *Scelidotherium leptocephalum* los hocicos muy angostos con relación al resto del cráneo los postulan como alimentadores selectivos o mixtos, cuyos labios prensiles eran usados para seleccionar plantas o partes de plantas. McDonald (1987, citado en Bargo *et al.* 2006) propuso que *S. leptocephalum* probablemente buscaba alimento enterrado con ayuda de sus miembros anteriores, si bien también podía alimentarse de otros vegetales cercanos al nivel del sustrato. El análisis biomecánico de Bargo *et al.* (2000)

y Vizcaíno *et al.* (2001) indica que el miembro anterior de este perezoso estaba capacitado para cavar y que el grado de hipsodoncia encontrado sugiere una abundancia de sedimento en el alimento (Bargo *et al.* 2006a), lo que concuerda con que éste fuera subterráneo o cercano al sustrato en ambientes relativamente abiertos. Bargo (2001) concluyó que *S. leptocephalum* era un alimentador selectivo especializado en material vegetal suculento, como frutas, brotes y tubérculos, aunque también podía ramonear sobre arbustos y pastos.

En el caso de L. armatus Bargo (2001) y Bargo et al. (2006) proponen que la forma del hocico sugiere que no estaba involucrado directamente en la búsqueda del alimento; por otra parte, su sínfisis mandibular ancha y robusta, puede haber sido utilizada para tomar el alimento del sustrato. El gran ancho del hocico, con forma de pala, indica que L. armatus era capaz de tomar gran cantidad de alimento por bocado: se trata de una forma más pastadora (Bargo 2001). El paisaje dominante en la provincia de Buenos Aires para el período considerado (estepa psamofítica) y la existencia del valle del delta del Paleoparaná, quizá con crecientes estacionales, sugiere que este último puede haber sido un ambiente más propicio para L. armatus, cuya anatomía lo señala como capaz de aprovechar los pastos más tiernos que crecían en este microclima más húmedo. En este sentido, los resultados de los análisis biogeoquímicos que se discuten más abajo aportan evidencias a favor del tipo de vegetación preferida por este perezoso. Los resultados del estudio de abundancia relativa indican que en el Pleistoceno tardío los perezosos considerados como "comedores al bulto" (Lestodon y Glossotherium) estaban más representados en Uruguay, mientras los perezosos de alimentación más selectiva (Scelidotherium, Megatherium) eran más abundantes en la provincia de Buenos Aires.

6.3. Paleobiología

El protocolo básico para realizar un estudio paleobiológico implica la definición de tres atributos biológicos esenciales para el taxón en estudio: tamaño, dieta y uso del sustrato o tipo de locomoción. En esta tesis estudiaron estos atributos a través de la estimación de masas corporales a partir de la tibia, el análisis de isótopos estables de ¹⁵N y ¹³C y la reconstrucción muscular e interpretación funcional de la musculatura de la extremidad posterior de *L. armatus*. Estos enfoques permitieron obtener datos relevantes para aportar a la interpretación de los principales aspectos de la biología del animal fósil (paleoautecología)y su clasificación en el contexto paleoecológico (sinecología) (Bargo 2003).

6. 3. a. Estimación de masas en *Lestodon armatus* y la relación con su distribución geográfica en Uruguay y Argentina

Con respecto al análisis de la distribución de masas a partir de las tibias, cabe recordar aquí que el diámetro transverso de la tibia (T6) es una medida problemática a la hora de trabajar con estimaciones de masa en xenartros, ya que los miembros posteriores eran excepcionalmente robustos; además, considerando que las ecuaciones alométricas empleadas se basan en ungulados, es de esperar que la estimación a partir de esta medida implique una sobredimensión de la masa corporal. Por este motivo fue la primera medida que se probó de eliminar (ver Fariña *et al.* 1998 para una discusión más detallada sobre este tema en particular).

El caso de la supresión del diámetro anteroposterior de la tibia en la epífisis proximal (T3) se debe a que esta medida se pudo tomar en un grupo menor de tibias, por hallarse éstas incompletas en su extremo proximal en muchos casos. El promedio de las estimaciones de masa para los individuos de *Lestodon armatus* pertenecientes al territorio uruguayo es en todos los casos salvo uno (estimación a partir de las ecuaciones alométricas sin las medidas T6 y T3) apenas mayor que los promedios de los individuos de Argentina. De todas maneras, la diferencia no es significativa desde el punto de vista estadístico.

Todas las estimaciones de masa obtenidas a partir de las ecuaciones alométricas son claramente menores que las obtenidas usando la similitud geométrica. Como contrapartida, exactamente lo contrario ocurre para los desvíos estándar, que son mayores cuando las estimaciones de masa se basan en dichas ecuaciones (alrededor del doble de los desvíos obtenidos para la similitud geométrica).

Con respecto a la hipótesis planteada inicialmente, que sugería un mayor tamaño corporal en los individuos de *Lestodon* del territorio uruguayo, se puede afirmar que los individuos de mayor tamaño de toda la muestra analizada corresponden a ejemplares del territorio argentino, lo que no sorprende, porque de allá proviene la muestra mayor. Como ya se mencionó, los promedios de las estimaciones de masa para ambas márgenes del Plata no difieren significativamente entre sí, lo que implica que ambos grupos de individuos son comparables. Los desvíos estándar para las estimaciones de Argentina son aproximadamente una vez y media mayores que los desvíos de las estimaciones de Uruguay, es decir, se observa una mayor variación de tamaño corporal en la muestra argentina; esto podría deberse también a que la muestra de individuos del territorio argentino es mayor.

Las estimaciones de masa corporal realizadas a partir de la tibia no permiten plantear un caso de dimorfismo sexual en el tamaño en esta especie, debido a que no se observan dos grupos diferentes independientemente de su procedencia geográfica; como ya se mencionó, tampoco queda evidenciado a partir de las relaciones analizadas a nivel craneal.

6. 3. b. Biogeoquímica: análisis de isótopos estables

En primer lugar se destaca que los resultados obtenidos en los análisis de las muestras A1 y A1P y A12 y A12P (tabla 5. 5) arrojan valores similares para las muestras de colágeno purificado como en las que el colágeno obtenido no se purificó, tanto para el δ^{13} C como para el δ^{15} N. Esto permite que los resultados en uno y otro caso sean comparables.

Los resultados confirman que la alteración postmortem de las tasas de colágeno óseo no están en función de la edad de la muestra (De Niro 1985): las muestras de L. armatus de Arroyo Vizcaíno (A1 y A1P, tabla 5. 5) exhiben una relación C:N entre 2,82 y 2,85 y la datación realizada de esta misma costilla indica una edad de 28.200±230 años A. P. (Fariña y Castilla 2007). Dentro de las muestras analizadas que exhiben una relación C:N que permite considerar como inalterado su colágeno óseo (entre 2,8 v 3,6) se trata de las muestras más antiguas y además las que presentan valores de rendimiento más elevados (4,14 % para A1P y 6,34 % para A1, tabla 5. 4). Las otras muestras procedentes de este mismo vacimiento, A12 y A12P, también muestran una adecuada relación C:N (entre 2,8 y 2,9) y un rendimiento también elevado para muestras fósiles, de alrededor del 5 %. Estudios previos en fósiles han generado rendimientos en la extracción de colágeno que varían entre ~1 y 21% (Ambrose 1990; Bocherens et al. 1991, 1994a). Ambrose (1990) identificó los valores más confiables de estos porcentajes para el caso de muestras provenientes de África tropical, obteniendo 1% para el rendimiento del colágeno, 13% para el C y 4,8% para el N, aunque estos valores pueden variar entre diferentes regiones. Otro aspecto a destacar además, es que los resultados de ¹³C y ¹⁵N hallados para la costilla de L. armatus datada en Fariña y Castilla (2007; muestra Arroyo Vizcaíno 1, δ^{13} C –18,6 y δ^{15} N +10,3, Beta 204256), así como los resultados de δ^{13} C y δ^{15} N arrojados por la clavícula analizada en ese mismo trabajo (muestra Arroyo Vizcaíno 2, δ^{13} C -18,8 y δ^{15} N +10,7, Beta 206660), son perfectamente coherentes con los obtenidos en esta tesis no solamente al analizar el mismo material de este perezoso (costilla, muestras A1 y A1P, tabla 5. 5) sino también con los resultados obtenidos para el húmero de L. armatus procedente del mismo vacimiento (muestra A12 y A12P, tabla 5. 5).

Otro aspecto que vale la pena comentar vinculado a la edad de las muestras y su independencia con la alteración postmortem del colágeno óseo, según plantea De Niro (1985), se observa en las muestras procedentes del yacimiento cercano a la ciudad de La Paz (cantera, muestras A8, A9 y A10). La edad atribuida para este yacimiento es de 17.620 ±100 años A.P.
(Gutiérrez *et al.* 2005); sin embargo, aunque su edad es menor que la obtenida para el yacimiento de Arroyo Vizcaíno, la relación C:N permita suponer que sufrieron alteraciones diagenéticas significativas y por consiguiente no pudieron ser tenidas en cuenta en la discusión de resultados. Por otra parte, la muestra de *Glossotherium* procedente de la provincia de Buenos Aires (A5), cuya edad radiocarbónica atribuida es 10.710±90 años A. P. (Figini *et al.* 1987), mostró una adecuada relación C:N (ver tabla 5. 5).

Sobre los resultados de ¹⁵N

En la revisión de las variaciones en los isótopos de nitrógeno que ocurren en las redes tróficas terrestres realizada por Ambrose (1991), se muestra que el clima y la fisiología animal afectan los valores de colágeno y existe una gran variabilidad entre los ecosistemas (en particular en los áridos) y los niveles tróficos. En general, el δ^{15} N en las regiones áridas es superior al de las regiones húmedas (Heaton et al. 1986; Sealy et al. 1987; Gröcke et al. 1997) y también aumenta al disminuir los niveles de precipitación; además los ambientes afectados por salinidad tienden a ser áridos y esto se ha atribuido a valores altos de δ^{15} N en el colágeno (Heaton et al. 1986). Esta correlación puede explicarse parcialmente por la existencia de variaciones paralelas en los valores de δ^{15} N de las plantas y también por los procesos de conservación de agua y excreción de urea pobre en ¹⁵N que ocurren en las regiones áridas (Heaton 1987; Ambrose y De Niro 1989; Ambrose 1991). Sealy et al. (1987) argumentan que las especies de rumiantes en condiciones de estrés hídrico tienen valores altos de δ^{15} N debido al reciclaje de la urea. Las especies dependientes del agua (mayoritariamente pastadoras) y las independientes de ella (en su mayoría ramoneadoras), muestran un comportamiento en el que las primeras muestran valores más negativos que las segundas (Ambrose y De Niro 1986, 1987; Sealy et al. 1987). Esto está relacionado con la pérdida de nitrógeno a través de la orina concentrada y con la tendencia de las especies independientes del agua a compensar esta pérdida de nitrógeno con una ingesta mayor de proteínas disponibles (Ambrose y De Niro 1986; Ambrose 1991). Los valores obtenidos para el δ^{15} N de Glossotherium robustum de provincia de Buenos Aires (+10,5 en promedio) y de L. armatus (+9,5 en promedio), son muy similares y comparables, si bien no debe olvidarse que estas muestras representan tiempos diferentes: la de L. armatus correspondería a hace unos 30.000 años A.P y la de G. robustum corresponde a hace unos 10.000 años A. P.

En el caso de *G. robustum*, el valor alto de δ^{15} N, como se discutió más arriba, puede estar vinculado al clima inferido para la región Pampeana en el Pleistoceno tardío durante el estadio isotópico 2, más frío y seco que el actual (Iriondo y García 1993; Iriondo 1999; Tonni y Cione 1997; Tonni *et al.* 1999a). Iriondo y García (1993) plantean el fin de la fase climática fría y seca alrededor de los 8.500 años A. P. y un cambio hacia un clima subtropical húmedo. Con respecto a la transición de la estepa psamofítica y arbustiva a la fase húmeda, Prieto (1996, 2000) plantea que esta transición, marcada por el desarrollo de pantanos en el NE de la Pampa, como se evidencia en los sitios Cerro La China, Empalme Querandíes y La Horqueta II, se habría iniciado hace unos 11.000 años A. P. Por su parte, Tonni *et al.* (1999a y referencias citadas allí) proponen que las condiciones húmedas mencionadas por este autor corresponden a condiciones locales debido a que en ese momento los sedimentos eólicos y los restos de mamíferos de la Fm. La Postrera indican climas áridos. Lamentablemente, hasta el momento no se cuenta con estudios palinológicos para el Pleistoceno tardío de Uruguay, por lo cual la información sobre el polen disponible para la provincia de Buenos Aires no es correlacionable por ahora.

Palmqvist et al. (2003) analizaron desde el punto de vista ecomorfológico y biogeoquímico la fauna pleistocénica de Venta Micena, ya mencionada en la sección 6. 2. El objetivo de ese trabajo fue determinar la autecología de las especies de grandes mamíferos presentes en dicha fauna utilizando técnicas ecomorfológicas y biogeoquímicas, a fin de interpretar los nichos y la partición de recursos de cada nivel trófico, inferir relaciones ecológicas como las existentes entre los predadores y sus presas y estudiar las propiedades sinecológicas de la paleocomunidad (Palmqvist et al. 2003). Merecen atención los resultados obtenidos en el análisis biogeoquímico para Hippopotamus antiquus del trabajo de Palmqvist et al. (2003). El alto valor de δ^{15} N (+7,55 en promedio, mayor que el de los carnívoros presentes en la misma fauna) es interpretado por estos autores como debido a que probablemente se alimentaba predominantemente de plantas acuáticas, no fijadoras de nitrógeno, en lugar de pastos C4 como es el caso de los hipopótamos modernos (Palmqvist et al. 2003). Esta diferencia también fue sugerida por Bocherens et al. (1996b) para los hipopótamos pleistocénicos de varias localidades africanas. L. armatus comparte algunas características con Hippopotamus, como sus hábitos tróficos inferidos (pastadores), su masa corporal (en ambos casos alrededor de los 3000 kg), su biomasa en pie (707 kg/km²) y su tasa metabólica basal (0,55 J/kg s) (Fariña 1996; Palmqvist *et al.* 2003). Como se observa, los análisis de δ^{15} N sobre colágeno de L armatus obtenidos en esta tesis (+9,5 en promedio), así como los obtenidos en Fariña y Castilla (2007, Beta 206660 δ^{15} N +10,7, Beta 204256 δ^{15} N +10,3) arrojaron resultados aún más sorprendentes, que superan los mencionados para Hippopotamus. Estos valores podrían sugerir, teniendo en cuenta las semejanzas citadas entre ambos géneros y las características climáticas de la región mencionadas más arriba, una preferencia de L. armatus no

solamente por los pastos tiernos producto de la mayor productividad primaria favorecida por el aporte de sedimentos ricos en nutrientes durante las crecidas del Paleoparaná, sino quizá también por plantas acuáticas (hidrófitas: plantas que viven en el agua, en suelo cubierto de agua o en suelo saturado de agua, Sculthorpe 1967). Si bien el yacimiento de donde provienen los restos es de génesis fluvial (Arroyo Vizcaíno), como la mayoría de los yacimientos del Pleistoceno tardío incluidos en el estudio de abundancia relativa para el Uruguay, es necesario contar con mayor cantidad de datos para avanzar sobre este aspecto (ver más abajo).

En el estudio biogeoquímico realizado para el yacimiento finipleistocénico norteamericano de Rancho La Brea, también mencionado en el estudio de abundancia, Coltrain et al. (2004) citan al milodóntido Paramylodon harlani como el perezoso terrestre más común. Con respecto a las dietas de los herbívoros y la fisiología digestiva de rumiantes y no rumiantes, los resultados obtenidos de δ^{15} N para *P. harlani*, de +7,9 (promedio, Coltrain *et al.* 2004) lo ubican dentro de esa fauna por encima de los équidos o no rumiantes "verdaderos" y por debajo de los rumiantes, por lo que estos autores consideran que estos valores se deben a su fisiología digestiva. Este perezoso es considerado como no rumiante basado en la fisiología digestiva de los perezosos modernos (Cork 1994); estos perezosos no tienen protozoarios activos en la región epigástrica (entre boca y duodeno), por lo cual no son tan efectivos como los rumiantes para una dieta alta en celulosa y lo compensan reteniendo la ingesta en el intestino (Goffart 1971). Por otra parte, los estudios biogeoquímicos realizados por France et al. (2007) en el vacimiento de Saltville del Pleistoceno tardío de Virginia en Estados Unidos, incluyen al perezoso *Megalonix jeffersonii*, para el cual obtienen valores de $\delta^{15}N$ considerados altos por estos autores (+4,65±0,11‰), quienes proponen que dichos valores confirman que se trata de una fisiología no rumiante.

Como se mencionó, se han inferido hábitos similares para *L. armatus* y *G. robustum*, en los cuales los hocicos anchos, con forma de pala, los señalan como "comedores al bulto", capaces de tomar gran cantidad de alimento por bocado, es decir, formas más pastadoras, en las que los labios y la lengua se usaban para extraer pastos y plantas herbáceas, con *L. armatus* como el más "pastador" dentro de esta clasificación de acuerdo a las evidencias morfológicas y biomecánicas (Bargo 2001; Bargo *et al.* 2006; Bargo y Vizcaíno 2008). Estas evidencias indican la poca preparación del aparato masticatorio para el procesamiento del alimento en la boca, debido a que las superficies oclusales eran muy pequeñas con relación a las esperadas para mamíferos herbívoros de tamaño equivalente (Bargo 2001; Bargo y Vizcaíno 2008). La baja eficiencia en el procesamiento del alimento pudo haberse compensado con una fermentación alta en el tracto digestivo o con una baja tasa metabólica o mediante la combinación de ambas

estrategias (Vizcaíno *et al.* 2006). Esta propuesta de bajo metabolismo o combinación de bajo metabolismo con mayor fermentación digestiva es coherente con lo que se plantea para el milodóntido *P. harlani* vinculado a sus resultados de δ^{15} N (Coltrain *et al.* 2004) y puede extrapolarse también a *L. armatus* y *G. robustum*, haciendo la salvedad temporal correspondiente; de todas maneras, para afinar las afirmaciones en este sentido es necesario realizar estudios biogeoquímicos en diferentes yacimientos donde se encuentren representados los taxones herbívoros característicos para un lapso temporal particular.

Sobre los resultados de ¹³C

Es importante recordar que los valores de ¹³C obtenidos a partir del colágeno se ven afectados por la proporción relativa de plantas C3 y C4 que se incluyan en la ingesta del animal. Además, el clima puede afectar el δ^{13} C de una especie de planta causando una variación isotópica de hasta 3 ‰ (ver Iacumin *et al.* 2000 y referencias citadas allí). Varios factores ambientales pueden afectar los valores de isótopos de carbono en las plantas, principalmente a través de sus efectos sobre el cociente concentración de CO₂ interno a la hoja/concentración de CO₂ en el aire, que puede generar un enriquecimiento o disminución de ¹³C. Por ejemplo, la reasimilación del CO₂ respirado y la disminución de la radiación solar bajo un efecto dosel muy denso y cerrado o una disminución en el contenido de nutrientes del suelo, provocan una disminución de ¹³C . Lo contrario ocurre cuando aumenta el estrés hídrico o se reduce la presión parcial de CO₂ (Iacumin *et al.* 2000).

Comparando nuevamente con los resultados obtenidos de δ^{13} C en Rancho La Brea para *P. harlani* (promedio -21,0 ‰, Coltrain *et al.* 2004), con los promedios de los resultados obtenidos para *L. armatus* (-18,8 ‰) y *G. robustum* (-20,5 ‰), se puede decir que tanto para Rancho La Brea como para los milodóntidos estudiados los valores indican preferencia por vegetación de ambientes más abiertos que los propuestos para Venta Micena (Palmqvist *et al.* 2004), cuyos valores van desde -26,8 para *Equus altidens* a -20,4 para *Hemitragus albus*, y similares a los inferidos para el Rancho La Brea (Coltrain *et al.* 2004), es decir, vegetación tipo C3 que crecía en ambientes abiertos. Esto también es coherente con los hábitos tróficos inferidos para los milodóntidos ya mencionados. Los valores de δ^{13} C obtenidos para *M. jeffersoni* de Saltville también son comparables con los resultados de esta tesis (-20,66, France *et al.* 2007). Coltrain *et al.* (2004) proponen que los valores de δ^{13} C en Rancho La Brea son típicos del Pleistoceno tardío y de faunas europeas de ambientes abiertos y dentro del conjunto de los herbívoros modernos de climas templados y fríos (Bocherens *et al.* 1994a). De todas maneras, cabe señalar que los valores de δ^{13} C de *L. armatus* son los menores de todos los milodóntidos citados. DeNiro y Epstein (1981) mencionan que un cambio hacia valores mayores de δ^{13} C puede indicar un aumento en la utilización de vegetales C4 y/o CAM: estos valores menores de δ^{13} C obtenidos para *L. armatus* podrían indicar también cierta contribución de vegetales C4 en su dieta. De todas maneras es necesario contar con mayor cantidad de datos para poder avanzar sobre este aspecto, ya que en el tipo de vegetación preferida que se infiere a partir del δ^{15} N podría sugerir una opción (hidrófitas) que no es del todo coherente con la inferida a partir del δ^{13} C.

Finalmente, en la reconstrucción de hábitats en la Amazonia central, Rosetti *et al.* (2004 y referencias citadas allí) plantean que previo a la interpretación de los resultados de ¹³C, debe considerarse la distancia que existe entre el colágeno y la dieta; es decir, que la absorción de carbono por parte del colágeno puede variar de acuerdo a tasas metabólicas, preferencias alimenticias, tamaño y posiblemente también, a distancias filogenéticas. Por este motivo, la relación colágeno-dieta en la megafauna fósil puede verse solo como una aproximación. Por otra parte, como también mencionan estos autores, al no existir análogos modernos para los perezosos terrestres, los esfuerzos hacia sus reconstrucciones ecológicas deben basarse en su distribución geográfica, asociaciones faunísticas e inferencias a partir de la información biomecánica (Rosetti *et al.* 2004). En este sentido, los resultados de análisis biogeoquímicos obtenidos en esta tesis pretenden sumar nueva información a las evidencias ya disponibles, a fin de obtener un mayor conocimiento de la singular paleoautecología de los perezosos terrestres extintos.

6. 3. c. Reconstrucción muscular e interpretación funcional de la musculatura de la extremidad posterior en *Lestodon armatus*

Uno de los primeros aspectos que debe destacarse en la realización de esta reconstrucción con el enfoque EPB, consiste en las diferencias que tienen los miembros del EPB, *Bradypus* y *Choloepus*, con respecto al taxón fósil: la masa corporal, que varía tres órdenes de magnitud en el fósil y los hábitos de vida. De todas maneras también se consideraron complementariamente cuando fue posible, las descripciones sobre los vermilinguas *Tamandua* y *Myrmecophaga*: Aunque no están directamente vinculadas con los intereses de este estudio, también puede mencionarse la gran variación en el cráneo y la morfología dentaria y en las proporciones de los perezosos terrestres, los que deben haberse diversificado para cubrir una variedad de nichos ecológicos (Bargo 2001). Cabe recordar aquí las apreciaciones de Bryant y Seymour (1990) citadas en la introducción de esta tesis (sección 1. 4): si bien las

reconstrucciones musculares de los taxones extintos implican un grado importante de especulación cuando los taxones vivientes no están cercanamente emparentados con los fósiles, no se debe descartar la realización de este tipo de investigaciones, ya que la reconstrucción de esos organismos extintos puede ser un paso muy importante para comprender mejor su biología. En este sentido, Vizcaíno *et al.* (2004) también señalan el problema de los análisis comparativos para investigar los hábitos de los taxones extintos y plantean la realización de estudios complementarios, como los de tipo biomecánico y morfofuncional, que contribuyen al desarrollo de reconstrucciones más confiables al ser utilizados conjuntamente con los que plantean la comparación de taxones extintos con sus análogos modernos.

Casi no existen trabajos que se dediquen a la descripción de la musculatura de las extremidades de los Xenarthra vivientes, con excepción de los aquí utilizados. Entre ellos, el trabajo de Macalister (1869) sobre Bradypus, se extiende con mayor detalle en la descripción de la extremidad anterior que la posterior, que ocupa el final del trabajo. Además, el estudio de este mismo autor pero del año 1873 no es específico de los perezosos, sino que describe a Chlamydophorus truncatus realizando también comentarios sobre otros xenartros en los que incluye a éstos. Windle y Parsons (1899) describen el miembro posterior de los xenartros, incluyendo referencias específicas a Bradypus y Choloepus. También se presentaron algunas situaciones en que las descripciones de los diferentes autores resultaban contradictorias (ver más abajo). Una dificultad adicional fue la falta de información sobre las funciones de los músculos en los parientes vivientes más cercanos al taxón fósil en estudio, ya que los trabajos específicos sobre perezosos que abordan esta temática (Mendel 1981, 1985) se refieren en el primer caso a la anatomía de los pies de Choloepus y sus potenciales usos vinculados con diferentes tamaños de soportes y el segundo es un trabajo enfocado en las modificaciones de los miembros para la suspensión presentes en este perezoso, por lo cual la interpretación funcional se realizó por comparación con otros mamíferos modernos para los cuales se contaba con descripciones anatómicas y funcionales de los músculos (humanos y equinos). Es destacable entonces que la mayoría de los orígenes e inserciones de los músculos interpretados en L. armatus contaron con un nivel de inferencia tipo I. Esto significa que en estos casos se encuentra presente el músculo considerado en ambos integrantes del paréntesis (y eventualmente en los otros taxones mencionados; ver por ejemplo, el caso del m. semitendinosus) y es posible encontrar la correspondencia de éste en el taxón fósil, a partir de las cicatrices, surcos, rugosidades, depresiones y demás accidentes morfológicos encontrados en los huesos, recurriendo también a las descripciones generales para estos músculos en los mamíferos.

Además debe considerarse que estos accidentes, si bien mantienen sus características generales pueden haber sido objeto de variaciones intraespecíficas.

La inserción del *m. psoas minor* se consideró com un nivel de inferencia I' debido a que este músculo se encuentra ubicado sobre el *m. psoas major*, con lo cual si bien se ubicó la zona correspondiente a la eminencia pectínea para su inserción, no pudo establecerse con precisión esta área por hallarse reconstruida en el ejemplar MLP 3-3.

El origen del *m. quadriceps femoris* fue propuesto con un nivel de inferencia l', dado que si bien se propone un origen único para el *m. rectus femoris* en los cuatro taxones vivientes, este origen no se describe con detalle, por lo cual fue inferido a partir de las descripciones generales. Además, esa zona de origen único probable se encuentra reconstruida en el ejemplar MLP 3-3 que es el que posee la pelvis más completa. Un aspecto que cabe agregar con relación a este complejo muscular es que las zonas de origen sugieren un desarrollo mayor que el descrito para sus parientes vivientes. Una situación similar se encontró en el origen del *m. obturatorius externus*: se consideró un nivel de inferencia l' debido a la dificultad de precisar con detalle esta área porque se encontró muy reconstruida en los esqueletos montados en los museos y lo mismo ocurrió con el complejo muscular de los *mm. adductores* cuyas áreas de origen se encontraban bastante reconstruidas en los fósiles. Por su parte, Toledo (1996) no consideró este grupo muscular en su análisis de la locomoción de los perezosos debido a la dificultad que existe para establecer las líneas de acción e inserción de éstos.

El caso de los *mm. gluteus maximus, medius y minimus*, que fue tomado como nivel de inferencia I, merece algunas consideraciones. Si bien estos músculos están presentes en los integrantes del EPB, las características osteológicas de *L. armatus*, sumadas a las diferencias de tamaño y hábitos del mismo, sugieren que la disposición que se presentaba en éste era bien diferente a la de los integrantes del EPB y a juzgar por el tamaño de las cicatrices óseas vinculadas a su origen, quizá más parecida a la de un mamífero que pudiera erguirse sobre sus extremidades posteriores levantando las anteriores. Cabe recordar aquí que Toledo (1996) propone la posibilidad de bipedalismo para los perezosos pleistocénicos en general, entre ellos *Lestodon* y que el indicador de capacidad atlética (ICA) calculado para el fémur de *Lestodon* por Bargo *et al.* (2000), sugiere la posibilidad de que este perezoso era capaz de alcanzar la postura bípeda. Esta condición puede marcar una gran diferencia con la importancia y el desarrollo que se observa en el *m. gluteus maximus* para los taxones vivientes, si bien se observó una correspondencia entre los orígenes e inserciones planteados en los integrantes del EPB y el fósil. El pasaje a un nivel de inferencia donde hay un grado de

especulación que trasciende los accidentes óseos se da por decisión del investigador que opta por sopesar otras evidencias. En esa línea de razonamiento se consideraron los *mm. gluteus medius y minimus*, que pueden haber existido separadamente y por lo dicho anteriormente deben haber alcanzado un grado mayor de desarrollo, debido al gran tamaño observado de sus áreas de origen e inserción. Otra evidencia a favor del mayor desarrollo alcanzado por el complejo gluteal está en la gran proyección lateral del íleon observada en *L. armatus*, que permite aumentar el área de origen de este complejo, una característica ya mencionada por Toledo (1996) para los perezosos pleistocénicos y por Gregory (1912) en las pelvis de los animales graviportales. Además, la orientación vertical del íleon es interpretada por Toledo (1996) como una adaptación vinculada con la postura bípeda.

En el caso del *m. obturatorius internus* se presentó una doble dificultad: por un lado, el músculo está presente en el taxón externo del EPB (*Bradypus*) y no en el grupo hermano (*Choloepus*). Esto motivó que fuera considerado con un nivel de inferencia II, aunque la situación típica para este nivel de inferencia propuesta por Witmer (1995a) es la opuesta a la encontrada, cuando la presencia del correlato osteológico se da en el grupo hermano y su ausencia en el grupo externo. En *Tamandua* este músculo también se propone como ausente, con lo cual tampoco el grupo más externo resulta informativo. Además, si bien Jouffroy (1971) propone que este músculo varía relativamente poco dentro de los mamíferos, la descripción específica de su recorrido y zona de origen e inserción en *Bradypus* carece de detalles, por lo cual la interpretación de su origen e inserción se propone como tentativa en *L. armatus.* En el caso del *m. gemellus* fue considerado de nivel de inferencia I' debido a que la descripción sobre su origen e inserción en los miembros vivientes no ofrece detalles; este músculo además se menciona como único en *Choloepus* y doble en *Bradypus*.

Un caso similar también puede describirse para el *m. quadratus femoris* que se consideró de inferencia I' dada la escasa descripción que aparece en el EPB, que dificultó establecer con precisión sus áreas de origen e inserción: solo se dice que está presente y es pequeño en *Bradypus*, si bien también se menciona que éstas son las usuales y que está presente y es más pequeño que en éste en *Choloepus*.

El nivel de inferencia I' para la inserción del *m. tibialis anterior* obedece a que la inserción descrita en *Choloepus* se efectúa junto con otros tendones y en la aponeurosis sobre éstos, lo que dificulta su ubicación precisa en el fósil; además, *L. armatus* no presenta metatarso I, uno de los posibles sitios de inserción marcados para este músculo en *Bradypus*.

Con respecto al *m. extensor digitorum longus*, la consideración de su origen como de inferencia I' está vinculada a las diferencias planteadas con respecto a esta zona: Macalister

(1869, 1873) lo ubica en los dos taxones del EPB en las cabezas de la tibia y la fíbula y también extendiéndose hacia arriba sobre el fémur y Windle y Parsons (1899) describen su origen en *Bradypus* y *Choloepus* en el cóndilo externo del fémur, aunque mencionan que Meckel también encontró en sus especímenes de *Bradypus* los orígenes fibular y tibial. La inserción se consideró como I' debido a las dificultades para establecer esta área en *L. armatus* siguiendo las descripciones de éstas en los taxones del EPB.

El origen del *m. extensor hallucis longus* fue considerado de inferencia I' debido a que, como se mencionó en resultados, no pudo delimitarse claramente su zona de origen; con relación a su inserción, también considerada con un nivel de inferencia I', si bien se observó la presencia de la corredera descrita en *Choloepus* para el cuneiforme medial por la que pasa un tendón hacia la planta del pie, los detalles de la inserción no pueden precisarse ya que en este taxón viviente ocurren en otros tendones. Además, en *L. armatus* no existe el dedo I, lugar citado para su inserción en *Bradypus*.

El origen del *m. extensor digitorum brevis* en el calcáneo inferido para *L. armatus* sugiere un desarrollo importante para este músculo, si bien no se consideró el origen en el extremo inferior de la tibia y fíbula descrito en *Bradypus*. Con relación a su inserción se encontraron diferencias en las descripciones para el EPB: primera falange del dedo interno en *Bradypus* y también en la falange ungueal de los dedos, separado de la fascia del *m. extensor longus* (Macalister 1869, 1873), en los tendones largos de todos los dedos en *Choloepus* (Windle y Parsons 1899). Si bien se ubicaron zonas posibles de inserción en *L. armatus*, no se pudo establecer éstas con precisión, por lo cual se consideró con un nivel de inferencia I'.

Con relación al *m. extensor hallucis brevis*, este músculo no fue considerado en *L. armatus*, ya que si bien se menciona la presencia de la fascia destinada al *hallux* en *Choloepus*, este músculo no siempre es separable del complejo *tibialis anterior-extensor hallucis longus*; además, la información con respecto a lo que ocurre en *Bradypus* es contradictoria, ya que algunos autores no lo encuentran separado y otros sí. Por último, cabe recordar que en *L. armatus* el dedo I está ausente.

La inserción del *m. peroneus longus* se consideró con un nivel de inferencia de tipo I', que no se estableció con precisión dadas las diferencias señaladas entre los taxones integrantes del EPB: en *Choloepus*, Windle y Parsons (1899) proponen que su inserción se efectúa en la base del metatarsal externo, mientras que Mendel (1981) describe su inserción en las bases de los metatarsales II, III y IV.

El *m. flexor digitorum longus* y el flexor hallucis longus se consideraron combinados y la inserción descrita por Mendel (1981) que origina una rama tendinosa para

cada dedo conjuntamente con los tendones del *tibialis anterior* y del *extensor hallucis longus* en los perezosos vivientes que podría efectuarse en las falanges distales de los dedos II y III y quizá también en el dedo IV, no pudo confirmarse con precisión en *L. armatus*, lo que motivó un nivel de inferencia I' para esta inserción. Una situación similar se encontró para la inserción del *m. tibialis posterior*, considerada como I', que podría efectuarse en el cuneiforme medial y también en la base y en el lado interno del metatarso II como en *Choloepus* o en el cuneiforme interno, como ocurre en *Bradypus*.

Al ir avanzando en la reconstrucción muscular en L. armatus desde la pelvis hacia el pie, se puede decir que la falta de información o las diferencias en las descripciones para los taxones del EPB según los distintos autores se incrementa en los músculos del pie con respecto a los de la pelvis. La mayoría de los músculos que se optó por no considerar por estas razones se encuentran en el pie o tienen su inserción en los huesos de éste. En otras palabras, en los músculos descritos en la reconstrucción pretendió ubicarse en un terreno intermedio, al decir de Bryant y Seymour (1990: 116): "There is a middle ground here in which reconstruction is limited to only those muscles that leave obvious and reasonable interpretable scars". Los músculos que no se consideraron en la reconstrucción son los que se detallan a continuación. Para los mm. "extensores breves profundi (pedis)" no se encontró información sobre su disposición en Choloepus. Los peronei digiti quarti y digiti quinti no se consideraron debido a las diferencias planteadas en la descripción para los taxones vivientes por los diferentes autores. En el caso del *plantaris*, su presencia en los xenartros resulta confusa, ya que Macalister (1873) lo cita como indistinguible del m. gastrocnemius en Choloepus, Tamandua y Myrmecophaga y Windle y Parsons (1899) lo encuentran en algunos ejemplares de Bradypus, ausente en otros y en algunos casos descrito como una cabeza extra de los flexores largos de los dedos y en Choloepus ausente o vinculado al tibialis posterior, mientras que Mendel (1981) no lo menciona. Otro de los músculos no considerados es el quadratus plantae, para el cual no se describe su origen con detalle en Bradypus y cuenta con una inserción tendinosa en Choloepus, que no pudo ser precisada. Los mm. lumbricales pedis tampoco fueron considerados debido a que su presencia es variable en Choloepus (Mendel (1981) los encontró en tres de los ocho especímenes estudiados) y no existen en Bradypus; si bien cabe esperar que debido a que L. armatus no presenta la sinostosis completa de las articulaciones medias del pie, como describe Jouffroy (1971), estos músculos estuvieran presentes, la información disponible no es suficiente. Un caso similar ocurrió con el *flexor digitorum brevis*, además del hecho de que la inserción se efectúa en los taxones vivientes sobre tejidos blandos y que L. armatus no posee cuneiforme medial. Con relación al abductor hallucis brevis, una de las dificultades

encontradas fue que al no existir el dedo I en *L. armatus*, cabe pensar que podría carecer de este músculo; además, Macalister (1873) y Mendel (1981) no lo mencionan para *Bradypus* ni *Choloepus*, respectivamente, y el primero lo describe en *Choloepus*, con lo cual se contó con información contradictoria. En el caso del *abductor brevis minimi digiti* y de los *adductores breves* su no consideración estuvo motivada en la falta de información en los taxones del EPB. La reconstrucción e interpretación que se presenta para *L. armatus* puede mejorarse con mayor información sobre la ubicación de los músculos que provenga de trabajos de disecciones más exhaustivas y detalladas en los taxones integrantes del EPB y también en los Vermilingua considerados.

La interpretación de la musculatura efectuada a partir de la reconstrucción de las zonas de origen e inserción de la extremidad posterior sugiere que en *L. armatus* ésta era poderosa y bien desarrollada, si bien en parte esta afirmación es cualitativa y puede tomarse como la hipótesis más desfavorable, ya que el gran tamaño de los accidentes óseos observados y sobre los cuales se basa el enfoque de reconstrucción utilizado, no refleja otras posibilidades que tienen los músculos para aumentar su potencia, como el incremento de su área de sección fisiológica a través de modificaciones arquitecturales (e. g. la pennación; Gans 1982).

En la morfología de la pelvis se constataron algunas de las modificaciones propuestas por Gregory (1912) para los animales graviportales, como la gran expansión del íleon y la verticalización de esta estructura. A partir de la reconstrucción fue posible inferir que los principales músculos involucrados en el movimiento de la articulación de la cadera, son los psoas major y minor y el complejo gluteal, actuando desde la cara anterior y posterior de la misma, respectivamente. La línea de acción inferida para el psoas major se extiende desde la zona anterior de la pelvis hasta la zona medial y superior del fémur y en el caso del psoas minor se extiende desde la columna lumbar hacia el pubis, describiendo en ambos casos una dirección bastante vertical, más caudal en el primero y más craneal en el segundo, que no solo intervendría en la flexión de la cadera sino también en mantener la postura de la pelvis sobre los fémures. La gran expansión de las hojas ilíacas permite aumentar notablemente las áreas de origen del complejo gluteal, inferidas a partir de las cicatrices óseas observadas en la parte posterior de la pelvis (en la figura 6.1 se muestran las líneas de acción inferidas para algunos de los músculos de la extremidad posterior de L. armatus). La línea de acción del gluteus maximus que se extiende desde la parte posterior de la cresta ilíaca es bastante vertical ya que el tercer trocánter se encuentra desplazado hacia la diáfisis femoral. Además, el tamaño de las zonas de origen inferidas para el gluteus medius y minimus sugieren la posibilidad de que hayan existido separadamente, aumentando la masa muscular de este complejo. Se infirió que la



Figura 6. 1. Líneas de acción inferidas para algunos de los músculos de la extremidad posterior de *L. armatus* que se discuten en el texto, ubicadas aproximadamente entre los puntos medios de las áreas de origen e inserción, con la punta de flecha dirigida hacia el origen. A: vista lateral; B: vista medial. *gl ma: m. gluteus maximus; gl me: m. gluteus medius; gl mi: m. gluteus minimus*

acción principal de este complejo es extender la articulación de la cadera para elevar el tronco y habilitar la postura bípeda, para la cual se propone que intervienen además los músculos posteriores del muslo (*biceps femoris, semitendinosus* y *semimembranosus*).

El desplazamiento del tercer trocánter hacia la diáfisis femoral en el fémur de los graviportales es interpretado por Gregory (1912) como debido al aumento de tamaño de los *vasti* del *quadriceps femoris*. En *L. armatus* se observó este desplazamiento del tercer trocánter y también importantes cicatrices para el origen de los tres *vasti*, si bien la zona de origen del *rectus femoris* no pudo precisarse con detalle. Esta evidencia sugiere el desarrollo de un complejo muscular poderoso cuyo recorrido desde la pelvis y cara anterior de la diáfisis femoral a la *patella* sugiere su acción en la extensión de la articulación fémoro-tibio-patelar; además, el *rectus femoris* actuaría en el sostén de la pelvis y el tronco sobre el fémur en una postura bípeda, al igual que ocurre en humanos (Gray 1977).

En el grupo de los músculos posteriores del muslo o isquiotibiales (*biceps femoris*, *semitendinosus* y *semimembranosus*) su línea de acción se extiende desde la tuberosidad isquiática en la pelvis hasta la parte posterior de la articulación la articulación fémoro-tibial, en su cara medial (*semitendinosus* y *semimembranosus*) y lateral (*biceps femoris*), por lo que se propuso su acción en la extensión de la articulación de la cadera asistiendo al complejo gluteal para mantener la pelvis sobre el fémur en una postura bípeda, si bien también serían capaces de flexionar la articulación fémoro-tibial. Su línea de acción, oblicua en sentido medial-lateral, sugiere también su capacidad para abducir el miembro.

En los perezosos vivientes, la articulación del astrágalo involucra movimientos de flexión y extensión, abducción y aducción, e inversión y eversión (Jouffroy 1971). En el caso de *L. armatus*, también se trata de una articulación múltiple, aunque la articulación con la tibia se modifica originando la apófisis odontoides como eje que encaja en ésta perfectamente en sentido vertical, algo inclinado medialmente, y la superficie semicircular contigua, implica que parte de la movilidad se fija en este sentido. De todas maneras, es posible rotar el pie en parte alrededor de este eje, sin olvidar que la postura pedolateral de los pies implica una importante inversión de éste. Tal como describe McDonald (2007) para los pies de *Paramylodon barlani*, en *L. armatus* las relaciones espaciales observadas del calcáneo y el astrágalo con respecto a la tibia y fibula son similares a las que se encuentran en otros mamíferos; los cambios que describe este autor vinculados con la postura pedolateral de los pies implican también un ensanchamiento y aplanamiento del metatarsal V, especialmente en su extremo proximal y la pérdida de la uña y reducción de las restantes falanges de este dedo, así como pérdida y reducción de falanges en el dedo IV. En *L. armatus* se observaron estas modificaciones del pie,

con reducción de falanges y pérdida de falange ungueal en los dedos V y IV, así como la expansión mediolateral y posterior del calcáneo que permite el contacto de toda la cara plantar del hueso con el sustrato.

Los recorridos inferidos a partir de las zonas de origen e inserción del *tibialis anterior* y el *peroneus tertius*, desde la cara anterior de la pierna hasta los dedos describiendo un ángulo más o menos recto sugieren su participación en la flexión del pie a nivel de la articulación del tobillo y posiblemente también en la inversión del pie asociada con la postura pedolateral. Esta acción puede involucrar también al *extensor digitorum longus*, cuyos orígenes e inserciones se propusieron con un nivel de inferencia l', por lo cual el nivel de especulación aumenta. Cabe comentar aquí las diferencias encontradas en las posibilidades de movilidad del pie en los perezosos vivientes y en *L. armatus*. Para los primeros se describen extremidades capaces de servir como verdaderos ganchos, en el caso de la extremidad posterior con la articulación tarso-metatarso fija en una placa ósea, que al unir la primera y segunda falange, dejan solo posibilidad de articulación a nivel próximo-tarsal y en la última falange. De acuerdo a la morfología ósea observada en *L. armatus* y la reconstrucción muscular inferida, la situación parece ser diferente en lo referente a la última falange, ya que los dedos conservan gran movilidad en toda su extensión.

En la parte posterior de la pierna a nivel superficial se extiende el grupo de los músculos de la pantorrilla integrado por el *triceps surae* (formado por el *m. gastroenemius* y el *m. soleus*) y el *m. plantaris* (que no fue considerado en la reconstrucción). El recorrido de este grupo muscular se extiende desde la parte posterior del fémur y la fíbula hasta el calcáneo y las cicatrices óseas encontradas señalando su origen e inserción sugieren que se trataba de un complejo muscular bien desarrollado; la acción inferida implica la flexión de la articulación fémoro-tibial, por un lado y también la flexión del tarso, actuando conjuntamente con el *tibialis posterior*, como inversor del pie, según describe Mendel (1981, 1985) en *Choloepus* (ver más abajo). Además, la inserción de estos músculos en un calcáneo elongado en sentido caudal generaría una ventaja mecánica análoga a la descrita en *Choloepus* que favorecería la inversión del pie.

La capa profunda de los músculos de la pantorrilla está también involucrada con la movilidad de la articulación fémoro-tibial y con la articulación del tobillo. El recorrido inferido para el *popliteus* desde la zona lateral del fémur hasta la zona proximal central de la tibia, desplegándose como un abanico oblicuamente en sentido ventral y medial, sugiere su participación en la flexión de la articulación fémoro-tibial. Por su parte, el recorrido inferido para el *tibialis posterior*, análogo al del *tibialis anterior* pero ubicado en la parte posterior de la

pierna, sugiere una acción contraria a éste, similar y complementaria a la de los *peronei*, de extensión e inversión del pie.

Los músculos que se originan en la tibia, como el tibialis anterior, extensor digitorum longus junto con el peroneus tertius y el extensor hallucis longus y en la fíbula, como los peronei longus y brevis varían su acción debido a la postura pedolateral y a la modificación de la superficie troclear del astrágalo, con lo cual su contracción que normalmente empuja el pie contra el sustrato mientras la pierna se levanta es ahora responsable de la rotación medial de la superficie plantar con relación a la tibia más que de la extensión del pie (McDonald 2007), es decir que están involucrados en la inversión del mismo. Las líneas de acción inferidas a partir de los orígenes e inserciones encontrados para los músculos citados en L. armatus apoyan esta afirmación; además, varios de éstos se insertan en el metatarso V (extensor digitorum longus, peroneus tertius, peronei longus y brevis) con lo cual se propone que su acción principal se vincula con la inversión del pie. La acción del tibialis posterior propuesta para Choloepus por Mendel (1985) como flexor y un poderoso inversor del pie se interpretó en L. armatus como más vinculada con su inversión. El "unusual, perhaps unique recruitment of the combined extensor hallucis longus and tibialis anterior as accessory digital flexors..." (Mendel 1985: 159) observado en Choloepus por Mendel (1981, 1985), que implica el pasaje del extensor hallucis a la cara plantar, podría ser un rasgo vinculado con la pérdida del dedo I y la acción muscular que deriva de ese reclutamiento inusual de músculos como flexores para asegurar un buen agarre en las posturas de suspensión no tendría el mismo sentido en L. armatus, debido a la diferencia en los hábitos entre estos taxones (arborícolas y terrestres respectivamente) y estarían más bien relacionados con la inversión del pie.

Toledo (1996) fundamenta la lentitud de movimientos en los perezosos terrestres basado en la información sobre la estructura interna de los huesos largos, la tibia corta, el calcáneo expandido posteriormente, la posición invertida de manos y pies, la estructura general de la pelvis y la orientación de los miembros. El gran desarrollo observado de las crestas, tuberosidades y cicatrices para origen e inserción de los músculos inferidos en la reconstrucción muscular de *L. armatus* sugieren además que poseía una gran masa muscular que podría traer aparejados grandes momentos de inercia, haciendo energéticamente costosos los movimientos rápidos.

Hasta el momento el bipedalismo ya fue propuesto en estudios previos por Toledo (1996) para los perezosos pleistocénicos, sumado a otros aspectos que apoyan la postura bípeda en los tardígrados según McDonald (1977), como la orientación de los procesos espinosos de las vértebras de la columna, el tamaño relativo del centro de las vértebras y la

estructura de los pies. Como ya se mencionó, el indicador de capacidad atlética (ICA) calculado por Bargo et al. (2000) para L. armatus indica no solamente su capacidad para adoptar la postura bípeda, sino que habilita la locomoción bípeda. Esto implica que en cierto momento del ciclo de la marcha, al levantar una extremidad del suelo para efectuar un paso, la otra extremidad estaba capacitada para sostener la masa corporal antes de que la primera volviera a apoyarse nuevamente. De todas maneras, Toledo (1996) propone que la reconstrucción del estilo de locomoción más plausible para los perezosos de mediano y gran tamaño es el la marcha cuadrúpeda y que por lo tanto la hipótesis más parsimoniosa es considerar que las adaptaciones morfológicas están orientadas hacia la postura bípeda: "Such behavior is considered here as to have been common in the daily repertoire of all Pleistocene sloths" (Toledo 1996: 280). McDonald (2007: 207) confirma que la anatomía de los perezosos terrestres "certainly indicates the capacity to stand upright". Además, este autor propone que la pregunta sobre el modo preferido de locomoción de estos perezosos, sea cuadrúpedo o bípedo, solo puede responderse con el estudio de huellas. En tanto no se encuentren huellas o rastrilladas de pisadas atribuibles a L. armatus, la reconstrucción muscular y la interpretación funcional de la musculatura de este perezoso confirman su capacidad para adoptar la postura bípeda con facilidad basado en el gran desarrollo de los músculos involucrados en mantener esta postura de acuerdo a las funciones interpretadas para los mismos (complejo gluteal, isquiotibiales); también indican la existencia de varios músculos interpretados como vinculados con la inversión del pie y su disposición pedolateral (extensor digitorum longus, peroneus tertius, peronei longus y brevis) con lo cual la locomoción seguramente implicaba esta posición de los pies.

CONCLUSIONES

El objetivo de esta tesis consistió en estudiar el género de perezosos terrestres *Lestodon* poniendo a prueba hipótesis vinculadas con su sistemática, morfología y paleobiología, procurando aportar nuevas evidencias que contribuyan a su caracterización paleoautecológica. En este capítulo se resumen las principales conclusiones alcanzadas a lo largo de este trabajo.

Sistemática

Los resultados obtenidos tanto para el estudio morfológico del cráneo como para el análisis morfométrico no sustentaron una distinción entre las especies *L. armatus* y *L. australis*, por lo que se propone como única especie del género a *L. armatus*. En consecuencia, la diagnosis enmendada de *Lestodon armatus* es la siguiente: sutura nasofrontal en forma de "U" abierta hacia delante; nasales con grado variable de convexidad en el eje transverso y ancho posterior mayor que el ancho anterior; constricción prezigomática muy marcada, especialmente en norma ventral; foramen magnum oval; caniniforme superior desplazado hacia afuera y algo hacia delante y series molariformes casi paralelas, convergiendo levemente hacia atrás.

Abundancia relativa

Los resultados obtenidos con relación la abundancia relativa de consumidores primarios y secundarios en la paleocomunidad lujanense de Uruguay, la provincia de Buenos Aires, Argentina y una localidad de Rio Grande do Sul, Brasil son coherentes con los estudios previos y sugieren que las asociaciones faunísticas de fines del Pleistoceno de América del Sur deben haber sido bien distintas de las actuales así como de otras faunas de mamíferos fósiles. Un aspecto derivado del anterior es que a pesar de la propuesta de Prevosti y Vizcaíno (2006), este nuevo análisis cuantitativo de la fauna en las localidades consideradas (ampliado con relación a Fariña 1996) no descarta cierto desbalance entre los niveles tróficos de consumidores primarios y secundarios como problema, con lo cual la duda persiste. La muestra estudiada para Uruguay incluyó 1568 especímenes (NISP), de los cuales casi el 75% (1173 especímenes) fue identificado a nivel genérico. *L. armatus* es el taxón más representado de toda la muestra analizada para el Uruguay en el período considerado, cuyo NISP constituye el 31% del total de restos y su abundancia representa el 9% de los individuos presentes en el total de fauna estudiada. Entre los perezosos sigue en representación *Glossotherium* (NISP=4%, abundancia=1,4% de los individuos) y muy por debajo *Megatherium* (NISP=1%,

abundancia=0,1% de los individuos), *Scelidotherium* (NISP=0,3%, abundancia=0,1%) y *Mylodon* (NISP=0,1%, abundancia=0,05%).

La muestra estudiada para la provincia de Buenos Aires comprendió 1889 restos (NISP), de los cuales el 95,6% (1805 especímenes) fue identificado a nivel genérico. Para el total de restos estudiados de la provincia de Buenos Aires, el taxón más representado es *Scelidotherium* cuyo NISP representa el 15% de los fósiles de la provincia y su abundancia el 9% de los individuos. El segundo taxón más representado de toda la muestra es *Glossotherium* (NISP=14%, abundancia=7% de los individuos), seguido por *Megatherium* (NISP=9%, abundancia=3% de los individuos analizados). Entre los perezosos, siguen *L. armatus* (NISP=4%, abundancia=2%) y *Mylodon* (NISP=2%, abundancia=1%). Estos resultados indican que durante el Pleistoceno tardío en las localidades estudiadas los perezosos considerados como "comedores al bulto" (*Lestodon* y *Glossotherium*) estaban más representados en Uruguay, mientras los perezosos de alimentación más selectiva (*Scelidotherium, Megatherium*) eran más abundantes en la provincia de Buenos Aires.

Estimación de masas en *Lestodon armatus* y la relación con su distribución geográfica en Uruguay y Argentina

En el análisis de la distribución de masas de *L. armatus* inferidas a partir de la tibia los individuos de mayor tamaño de toda la muestra analizada correspondieron a ejemplares del territorio argentino, con lo cual no se corroboró la hipótesis que sugería un mayor tamaño corporal en los individuos de *L. armatus* del territorio uruguayo. Además, los promedios de las estimaciones de masa para ambas márgenes del Plata no difirieron significativamente entre sí, lo que implica que ambos grupos de individuos son comparables. Se observó una mayor variación de tamaño corporal en la muestra argentina. Las estimaciones de masa corporal realizadas a partir de la tibia no permiten plantear un caso de dimorfismo sexual en el tamaño para esta especie, debido a que no se observan dos grupos diferentes independientemente de su procedencia geográfica.

Biogeoquímica: análisis de isótopos estables

Los resultados de los δ^{15} N obtenido para *Lestodon armatus* son consistentes con los valores obtenidos anteriormente (Fariña y Castilla 2007). Estos resultados, así como los obtenidos para *Glossotherium robustum* sugieren una fisiología herbívora no rumiante, similar a la inferida para *Paramylodon harlani* de Rancho La Brea (Coltrain *et al.* 2004). Los resultados de δ^{15} N obtenidos para *G. robustum* son coherentes con el clima inferido para la región Pampeana

en el Pleistoceno tardío durante el estadio isotópico 2, más frío y seco que el actual (Iriondo y García 1993; Iriondo 1999; Tonni y Cione 1997; Tonni *et al.* 1999) y con los sedimentos eólicos y los restos de mamíferos de la Fm. La Postrera (de donde proviene la muestra) que indican climas áridos (Tonni *et al.* 1999 y referencias citadas allí).

Los resultados de δ^{13} C para *L. armatus* y *G. robustum* (-18,8 y -20,5 ‰ en promedio, respectivamente), indican una preferencia por vegetación tipo C3 de ambientes similares a los inferidos para el Rancho La Brea (Coltrain *et al.* 2004), es decir, que crecía en ambientes abiertos. Esto también es coherente con los hábitos tróficos inferidos para estos perezosos a partir de las evidencias morfológicas y biomecánicas que los señalan como "comedores al bulto" (Bargo 2001; Bargo *et al.* 2006; Bargo y Vizcaíno 2008).

Reconstrucción muscular e interpretación funcional de la musculatura de la extremidad posterior en *Lestodon armatus*

La interpretación de la musculatura efectuada a partir del desarrollo observado de las crestas, tuberosidades y cicatrices para origen e inserción de los músculos y de la reconstrucción de esas zonas en *L. armatus* sugieren que la musculatura era poderosa y bien desarrollada, si bien en parte esta afirmación es cualitativa y puede tomarse como la hipótesis más desfavorable, ya que el gran tamaño de los accidentes óseos observados y sobre los cuales se basa el enfoque de reconstrucción utilizado, no refleja otras posibilidades que tienen los músculos para aumentar su potencia, como el incremento de su área de sección fisiológica a través de modificaciones arquitecturales (por ejemplo, la pennación; Gans 1982).

La reconstrucción muscular y la interpretación funcional de la musculatura de *L. armatus* confirman su capacidad para adoptar la postura bípeda con facilidad basado en el gran desarrollo de los músculos involucrados en mantener esta postura de acuerdo a las funciones interpretadas para los mismos (complejo gluteal, isquiotibiales); también indican la existencia de varios músculos interpretados como vinculados con la inversión del pie y su disposición pedolateral (*extensor digitorum longus, peroneus tertius, peronei longus* y *brevis*) con lo cual la locomoción seguramente implicaba esta posición de los pies.

En suma, este trabajo permite describir al perezoso terrestre *Lestodon armatus* como una especie bien representada en la comunidad faunística lujanense de la región del Plata, comedor de pastos que crecían en ambientes abiertos, con una poderosa musculatura en sus miembros posteriores, al que habría sido frecuente encontrar en una postura bípeda y con una disposición pedolateral de los pies.

Perspectivas

Todos los estudios presentados pueden nutrirse de nueva información de base que colabore a refinar las conclusiones de este trabajo. En este sentido, el sesgo en el registro producido por la posible existencia de un área emergida entonces debido a la diferencia en el nivel del mar respecto al presente y los hallazgos de restos provenientes de esa plataforma continental hoy sumergida pueden sumar nuevas evidencias que contribuyan a equilibrar el mencionado desbalance, aún sin completa solución. En la costa uruguaya del Río de la Plata se han hallado restos de grandes mamíferos rodados en las playas desde Montevideo a Rocha, generalmente tras tormentas que remueven el fondo, que son normalmente desechados por tratarse de material rodado (Czerwonogora et al. 2002, Fariña 2002). También han sido recuperados restos de mamíferos fósiles pertenecientes a la megafauna pleistocénica de la actual plataforma marina de la Argentina, a 45 metros de profundidad y 115 km de la costa más cercana (Cione et al. 2005), en el llamado "Frente marítimo del Río de la Plata" según Cousseau (1985). Colectas de macrofósiles pleistocénicos de fauna continental y marina han sido realizadas a lo largo de 220 km en la costa atlántica del sur de Brasil, de Rio Grande do Sul hasta el Chuí (Buchmann 1994). Seguramente el incremento de colectas y la incorporación de estos materiales pueden significar una mejora en los resultados obtenidos.

En los análisis paleobiológicos de la fauna lujanense, los estudios biogeoquímicos como los descritos en este trabajo apenas se están iniciando. Una línea de análisis aún no explorada la constituyen las relaciones de los elementos traza. Entre estos, los estudios de las relaciones de estroncio:calcio resultan útiles para discriminar entre consumidores primarios y secundarios. Además, los niveles de estroncio permiten discriminar aun más entre herbívoros más y menos selectivos y también permiten identificar pares predador-presa. Por otra parte, los niveles relativos de zinc y estroncio también han sido usados como herramienta para predecir nichos paleodietarios; en este caso, contrariamente con lo que ocurre con el estroncio, los niveles de zinc aumentan a lo largo de la cadena trófica, pues los carnívoros presentan concentraciones mayores que los herbívoros (Palmqvist et al. 2004 y referencias citadas allí). Además, es necesario complementar esta información con datos de estudios palinológicos, que si bien existen para la provincia de Buenos Aires, recién se están iniciando en el Uruguay para este lapso temporal. Esta perspectiva de estudios puede contribuir no solamente a refinar los resultados sobre las preferencias dietarias de L. armatus sino que pueden dilucidar las relaciones tróficas y preferencias dietarias entre los taxones integrantes de la paleocomunidad lujanense, brindando información de calidad para comprender la paleosinecología de esta espectacular comunidad.

BIBLIOGRAFÍA

- Abba, A. M. 2008. Ecología y conservación de los armadillos (Mammalia, Dasypodidae) en el noreste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Tesis doctoral inédita. Universidad Nacional de La Plata.
- Alexander, R. McN. 1982. Locomotion of animals. Blackwell Scientific Publications Ltd. 301 pp.
- Alberdi, M. T. 1987. La familia Equidae Gray 1821 (Perissodactyla, Mammalia) en el Pleistoceno de Sudamérica. *IV Congreso Latinoamericano de Paleontología, Bolivia* I: 484-499.
- Alberdi, M. T., Menégaz, A. N., Prado, J. L. y Tonni, E. P. 1989. La fauna local Quequén Salado-Indio Rico (Pleistoceno tardío) de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. Aspectos paleoambientales y bioestratigráficos. *Ameghiniana* 25(3): 225-236.
- Alberdi, M. T. y J. L. Prado. 1995. Los mastodontes de América del Sur. En: Alberdi, M. T., Leone, G. y Tonni, E. P. (eds.), *Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos 5 millones de años.*, Museo Nacional de Ciencias Naturales. Monografías 12: 280-292. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Alberdi, M. T. y J. L. Prado. 1995. Los équidos de América del Sur. En: Alberdi, M. T., Leone, G. y Tonni, E. P. (eds.), *Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos 5 millones de años*. Monografías, Museo Nacional de Ciencias Naturales 12: 296-308. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Alexander, R.McN. 1983. On the massive legs of a moa (*Pachyornis elephantopus*, Dinornithes). *Journal of Zoology* 201: 363-376.
- Alexander, R.McN. 1985. Mechanics of posture and gait of some large dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 83: 1-25.
- Alexander, R.McN. 1989. *Dynamics of dinosaurs and other extinct giants*. Columbia University Press, New York, 167 p.
- Alexander, R.McN. 1993. Optimization of structure and movement of the legs of animals. *Journal of Biomechanics* 26 suppl. 1: 1-6.
- Alexander, R.McNA. S. Jayes, G.M.O. Maloiy y. Wathuta, E.M. 1979. Allometry of the limb bones of mammals from shrews (*Sorex*) to elephant (*Loxodonta*). *Journal of Zoology* 189: 305-314.
- Ambrose, S. H. 1990. Preparation and characterization of bone and tooth collagen for isotopic analysis. *Journal of Archaeological Science* 17:431-451.
- Ambrose, S. H. 1991. Effects of diet, climate and physiology on nitrogen isotope abundances in terrestrial foodwebs. *Journal of Archaeological Science* 18:293-317.
- Ambrose, S.H. y De Niro, M.J. 1986. The isotopic ecology of Upper Pleistocene, aridity increased from south-East Africa mammals. *Oecologia* 69: 395-406.
- Ambrose, S.H. y De Niro, M.J. 1989. Climate and habitat reconstruction using stable carbon and nitrogen isotope ratios of collagen in prehistoric herbivore teeth from Kenya. Quaternary Research 31:407-422.
- Ameghino, F. 1880. La Formación Pampeana. Peuser. París.

- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. Actas Academia Nacional de Ciencias de Córdoba 6: 1-1027; atlas: 98 láms. Córdoba.
- Ameghino, F. 1891. Nuevos restos de mamíferos fósiles descubiertos por Carlos Ameghino en el Eoceno inferior de la Patagonia Austral. Especies nuevas, adiciones y correcciones. Revista Argentina de Historia Natural 1: 289-328.
- Ameghino, F. 1900-1903. L'âge des formations sédimentaires de Patagonie. Anales de la Sociedad Científica Argentina 50: 109-130, 145-165, 209-229 (1900); 51: 20-39, 65-91 (1901); 52:189-197, 244-250 (1901); 54: 161-180, 220-249, 283-342 (1902). Un separado de 232 pp. fue publicado en 1903. Estas referencias corresponden a la edición de las Obras Completas y Correspondencia Científica, La Plata, 13: 205-261.
- Ameghino, F. 1909. Le Diprothomo platensis, un précurseur de l'homme. Anales del Museo Nacional de Buenos Aires 5(19): 107-209.
- Ameghino, F. 1910. Geología, paleogeografía, paleontología y antropología de la República Argentina. La Nación, Tiraje especial 25/5/1910: 1-28. Buenos Aires.
- Amos, S. 1994. *International Stratigraphic Guide* International Subcommission on Stratigraphic Classification of IUGS International Commission on Stratigraphy. 214 pp.
- Anderson, R. P. y Handley, C. O. 2001. A new species of three-toed sloth (Mammalia: Xenarthra) from Panamá, with a review of the genus *Bradypus*. *Proceedings of the Biological Society*. 114: 1-33. Washington.
- Antón D. 1975. *Evolución geomorfológica del norte del Uruguay*. Dirección de Suelos y Fertilizantes. 28 pp., carta geomorfológica. Ministerio de Agricultura y Pesca: Montevideo.
- Anyonge, W. 1993. Body mass in large extant and extinct carnivores. Journal of Zoology 231: 339-350. London
- Aramayo, S. A. y Manera de Bianco, T. 1996. Edad y nuevos hallazgos de icnitas de mamíferos y aves en el yacimiento paleoicnológico de Pehuén-Có (Pleistoceno tardío), Provincia de Buenos Aires, Argentina. Asociación Paleontológica Argentina. *Publicación Especial 1° Reunión Argentina de Icnología* 4: 47-57, Buenos Aires.
- Aramayo, S. A. 1997. Cronología radiocarbónica de localidades fosilíferas pleistocenas y holocenas de la costa Sud-Sudeste de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. VI Congreso de la Asociación Brasilera del Cuaternario y Reunión Latinoamericana del Cuaternario, Curitiba, Brasil. Resúmenes expandidos, 305-308.
- Aramayo, S. A., Gutiérrez Téllez, B. y Schillizzia, R. A. 2005. Sedimentologic and paleontologic study of the southeast coast of Buenos Aires province, Argentina: A late Pleistocene-Holocene paleoenvironmental reconstruction. *Journal of South American Earth Sciences* 20: 65-71.
- Arribas, A. y P. Palmqvist. 1998. Taphonomy and palaeoecology of an assemblage of large mammals: hyaenid activity in the lower Pleistocene site at Venta Micena (Orce, Guadix-Baza Basin, Granada, Spain). *Geobios* 31: 3-47.

- Arribas, A., Palmqvist, P., Pérez-Claros, J. A., Castilla, R., Vizcaíno, S. F. y Fariña, R.A. 2001. New evidence on the interaction between humans and megafauna in South America. *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza* 5: 228-238.
- Arroyo-Cabrales, J. 2002. Registro fósil del jaguar. En: Medellín, R., Equihua, C., Chetkiewicz, C., Crawshaw Jr., P., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J., Sanderson, E. y Taber, A. (eds.), *El jaguar en el nuevo milenio.* Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, México, 343-354.
- Badgley, C. 1986. Counting individuals in Mammalian Fossil Assemblages from fluvial environments. *Palaios* 1986, V1: 328-338.
- Badgley, C. y Behrensmeyer, A. K. 1995. Preservational, paleoecological and evolutionary patterns in the Paleogene of Wyoming-Montana and the Neogene of Pakistan. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 115: 319-340.
- Bakker, R. T. 1986. The Dinosaur Heresies: new theories unlocking the mystery of the dinosaurs and their extinction. New York: William Morrow. 481 pp.
- Bardeleben, K. von 1894. On the bones and muscles of the mammalian hand and foot. *Proceedings of the Zoological Society of London* 345-376.
- Bargo, M.S. 2001. El aparato masticatorio de los perezosos terrestres (Xenarthra, Tardigrada) del Pleistoceno de la Argentina. Morfometría y biomecánica. Tesis doctoral inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.
- Bargo, M.S. 2003. Biomechanics and palaeobiology of the Xenarthra: state of the art. *Senckenbergiana biologica* 83: 41-50.
- Bargo M. S., De Iuliis G. y Vizcaíno S. F. 2006a. Hypsodonty in Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada). Acta Paleontologica Polonica 51 (1): 53-61.
- Bargo, M. S., Toledo, N. y Vizcaíno, S. F. 2006b. Muzzle reconstruction of the Pleistocene ground sloths. *Journal of Morphology* 267: 248-63.
- Bargo, M.S. Menegaz, A., Prado, J.L. Salemme, M.C. Tambussi, C.P. Tonni, E.P. 1986. Mamíferos y bioestratigrafía. Una nueva Fauna Local de la Unidad Mamífero Lujanense (Pleistoceno tardío) de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 23 (3-4), 229-232.
- 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 (1): 175-196.
- Bargo, M. S., Vizcaíno, S. F., Archuby, F. M. y Blanco, R. E. 2000. Limb bone proportions, strength and digging in some Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene) mylodontid ground sloths (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 601-610.
- Barnosky, A. D. 2008. Megafauna biomass tradeoff as a driver of Quaternary and future extinctions. Proceedings of the National Academy of Sciences 105 (1): 11543-11548.
- Barnosky, A. D., Koch, P. L., Feranec, R. S., Wing, S. L. y Shabel, A. B. 2004. Assessing the causes of late Pleistocene extinctions on the continents. *Science* 306: 70-75.

Bartholomew, G. A. 1970. A model for the evolution of pinniped polygyny. *Evolution* 24: 546-559.

- Behling, H. 2001. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 177: 19-27.
- Benjamin, M., Evans, E. J. y Copp, L. 1986. The histology of tendon attachments to bone in man. Journal of Anatomy 149:89-100.
- Benton, M. J. 1989. On the Trail of the Dinosaurs. New York: Grisewood & Dempsey.
- Benton, M. J. 1991. The Rise of the Mammals. London: New Burlington Books.
- Berman, W. D. 1994. Los carnívoros continentales (Mammalia, Carnivora) del Cenozoico en la provincia de Buenos Aires. Tesis doctoral inédita. Universidad Nacional de La Plata.
- Berta, A. 1987. Origin, diversification, and zoogeography of the South American Canidae. *Fieldiana Zoology* (n.s.) 39: 455-471.
- Bertram, C. A. y Windle, D. 1899. On the myology of the Edentata. *Proceedings of the Zoological Society of London* 314-338; 990-1017.
- Biewener, A. 1982. Bone strength in small mammals and bipedal birds: do safety factors change with body size? *Journal of Experimental Biology* 98: 289-301.
- Bocherens, H., Billiou, D., Patou-Mathis, M., Bonjean, D., Otte, M. y Mariotti, A. 1997. Paleobiological implications of the isotopic signatures (¹³C, ¹⁵N) of fossil mammal collagen in Scladina Cave (Sclayn, Belgium). *Quaternary Research* 48: 370-380.
- Bocherens, H., Fizet, M. y Mariotti, A. 1994 a. Diet, physiology and ecology of fossil mammals as inferred from stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry: Implications for Pleistocene bears. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 107: 213-225.
- Bocherens, H., Fizet, M., Mariotti, A., Gangloff, R.A y Burns, J.A. 1994b. Contribution of isotopic biogeochemistry (¹³C, ¹⁵N, ¹⁸O) to the palaeoecology of mamooths (*Mammuthus primigenius*). *Historical biology* 7: 187-202.
- Bocherens, H., Fizet, M., Mariotti, A., Lange-Badre, B., Vandermeersch, B., Borel, J.P. y Bellon, G. 1991. Isotopic biogeochemistry ¹³C, ¹⁵N of fossil vertebrate collagen: application to the study of a past food web including Neanderthal man. *Journal of Human Evolution* 20: 481-492.
- Bocherens, H., Koch, P. L., Mariotti, A., Geraads, D. y Jaeger, J. J. 1996a. Isotopic biogeochemistry (¹³C, ¹⁸O) and mammalian enamel from African Pleistocene hominid sites. *Palaios* 11: 306-318.
- Bocherens, H., Pacaud, G., Lazarev, P.A. y Mariotti, A. 1996b. Stable isotope abundances (¹³C, ¹⁵N) in collagen and soft tissues from Pleistocene mammals from Yakutia: implications for the palaeobiology of the Mammoth Steppe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 126: 31-44.
- Bombin, M. y Klamt, E. 1976. Evidências paleoclimáticas em solos do RS. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS*13: 183-193.
- Bond, M. Cerdeño, E. y López, G. 1995. Los ungulados nativos de América del Sur. En: Alberdi, M.
 T., Leone, G. y Tonni, E. P. (eds.), *Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental.* Museo Nacional de

Ciencias Naturales (Madrid). Monografías 12: 260-275. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.

- Bond, M. 1999. Quaternary native ungulates of Southern South America. A synthesis. En: Rabassa, J. y Salemme, M. (eds.), *Quaternary of SouthAmerica and Antarctic Peninsula*. Centro Austral de Investigaciones Científicas y Universidad Nacional de la Patagonia, Ushuaia, Tierra del Fuego 12: 177-205.
- Bond, M., Perea, D., Ubilla, M. y Tauber, A. 2001. *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921, the only surviving Proterotheriidae (Litopterna, Mammalia) into the South American Pleistocene. *Palaeovertebrata* 30 (1-2): 37-50.
- Borrero, L. A. 2008. Extinction of Pleistocene megamammals in South America: The lost evidence. *Quaternary International* 185: 69-74.
- Bossi, J. y Navarro, R. 1991. *Geología del Uruguay*. Departamento de Publicaciones, Universidad de la República, 2: 463-966. Montevideo.
- Boule, M. y Thevenin, A. 1920. *Mammiféres fossiles de Tarija*. Mission Scientifique, Crequi Montfort et E. Senechal de la Grange. Paris (Soudier), Tomo VII, 256 pp.
- Bowen, H. J. M. y Dymond, J. A. 1955. Strontium and barium in plants and soils. *Proceedings of the Royal Society of London* 144(B): 355-368.
- Bracco, R., Ures, C. y Ubilla, M. 2001. Contribución al análisis crítico de la relación espacial y temporal entre material cultural y paleofauna (Pleistoceno final y Holoceno) en la cuenca norte de Uruguay. IX Congreso Nacional de Arqueología Uruguay, Actas, Colonia, pp. 327-340.
- Bryant, H. N. y Russell, A.P. 1992. The role of phylogenetic analysis in the inference of unpreserved attributes of extinct taxa. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B 337: 405-418.
- Bryant H. N. y Seymour K. L. 1990. Observations and comments on the reliability of muscle reconstruction in fossil vertebrates. *Journal of Morphology* 206: 109-117.
- Buchmann, F. S. 2002. Bioclastos de organismos terrestres e marinhos na praia e plataforma interna do Rio Grande do Sul: Natureza, distribuição, origem e significado geológico. Tesis de doctorado. Universidade Federal do Rio Grande Do Sul.
- Buchmann, F. S. y Tomazelli, L. J. 2000. Fósseis da megafauna terrestre coletados na plataforma continental interna, RS, Brasil, e sua relação com a dinâmica costeira passada e atual. 7° *Congresso Brasileiro de Estudos do Quaternário*, Porto Seguro, BA, Anais.
- Burne, R. H. 1901. A contribution to the myology and visceral anatomy of *Chlamydophorus truncatus*. Proceedings of the Zoological Society of London 1901: 104-121.
- Cabrera, A. 1929. Una revisión de los Mastodontes Argentinos. Revista del Museo de La Plata 32: 61-144.
- Cabrera, A. 1936. Las especies del género Glossotherium. Notas Museo de La Plata 1: 193-206.
- CAE, 1992. Código Argentino de Estratigrafía. Serie B de la Asociación Geológica Argentina 20: 1-64 Buenos Aires.

- Calcaterra, A. 1977. El género Lestodon (Edentata, Mylodontidae). Estudio preliminar. Comunicaciones Paleontológicas del Museo Municipal Real de San Carlos, 1(1):1-31. Colonia, Uruguay.
- Canto, J., Salas-Gismondi, R., Cozzuol, M. y Yánez, J. 2008. The aquatic sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Xenarthra) from the late Miocene of North-central Chile: biogeographic and ecological implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28(3): 918-922.
- Canto, J., Yánez, J. y Cozzuol, M. 2002. Mamíferos marinos neógenos de la Formación Bahía Inglesa, Caldera, III Región, Chile. *Primer Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*. Octubre 29-31. Santiago, Chile.
- Carbonari, J. E., Huarte, R. y Figini, A. J. 1992. Miembro Guerrero, Formación Luján (Pleistoceno, Provincia de Buenos Aires) edades ¹⁴C. *Terceras Jornadas Geológicas Bonaerenses*, Actas 1: 245-247.
- Carlini, A. A. y Scillato Yané, G. J. 1999. Evolution of Quaternary Xenarthrans (Mammalia) of Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 149-175.
- Carlini, A. A., Scillato-Yané, G. J. y Sánchez, R. 2006. New Mylodontoidea (Xenarthra, Phyllophaga) from the Middle Miocene-Pliocene of Venezuela. *Journal of Systematic Palaeontology* 4 (3): 255-267.
- Carlini, A.A. y Tonni, E.P., 2000. *Mamíferos fósiles del Paraguay*. Buenos Aires: Cooperación Técnica Paraguayo-Alemana, La Plata. 108 pp.
- Carpenter, K. y Currie, P. J. 1990. *Dinosaur Systematics: Approaches and Perspectives*. Cambridge University Press.
- Cartelle, C. y Bohórquez, G. A. 1982. *Eremotherium laurillardi* Lund, 1842. Parte I. Determinação especifica e dimorfismo sexual. *Iheringia*, Série Geológica, Porto Alegre, 7: 45-63.
- Cartelle, C. y Lessa, G. 1988. Descriçao de um novo genero e espécie de Macraucheniidae (Maammalia, litopterna) do Pleistoceno do Brasil. *Paulacoutiana* 3: 3-26.
- Cartelle, C., Brant, W. y Pilo, L. B. A. 1989. Gruta do Túnel de Santana (BA): Morfogênese e Paleontologia. *Congresso Brasileiro de Paleontologia, 11, Anais*, Curitiba, p. 593-606.
- Casamiquela, R. 1974. El bipedismo de los megaterioideos. Estudio de pisadas fósiles en la Formación Río Negro típica. *Ameghiniana* 11:249-282.
- Casinos, A. 1996. Bipedalism and quadrupedalism in *Megatherium*: an attempt at biomechanical reconstruction. Lethaia 29:87-96.
- Castiñeira, C., Zárate, M., Blasi, A., Fernicola, J. C., del Puerto, L., Inda, H., Bracco, R. y García-Rodríguez, F. 2008. Aportes para una actualización de la correlación entre la Fm. Sopas del norte de Uruguay Fm. Luján de Provincia de Buenos Aires: Implicancias Arqueológicas. *"Arqueología de cazadores recolectores en la Cuenca del Plata"* Depto de Estudios Etnográficos y Coloniales Centro de Estudios Hispanoamericanos de Santa Fe (ed).
- Cerling, T. E. y Sharp, Z. D. 1996. Stable carbon and oxygen isotope analysis of fossil tooth enamel using laser ablation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 126: 173-186.

- Cerling, T. E., y Harris, J. M. 1999. Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. *Oecologia* 120: 337-363.
- Cerling, T. E., Harris, J. M. y Leakey, M. G. 1999. Browsing and grazing in elephants: the isotope record of modern and fossil proboscideans. *Oecologia* 120: 364-374.
- Cerling, T. E., Harris, J. M., MacFadden, B. J., Leakey M. G., Quade, J., Eisenmann, V. y Ehleringer, J. R. 1997. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature* 389: 153-158.
- Chiarello, A. Garcia. 2008. Sloth ecology: an overview of field studies. En: Vizcaíno, S. F. y Loughry,W. J. (eds.), *The biology of the Xenarthra*. University Press of Florida, pp. 269-280.
- Christiansen P. y Fariña R. A. 2003. Mass estimation of two fossil ground sloths (Xenarthra; Mylodontidae). In: Fariña R. A., Vizcaíno S.F. y Storch, G. (eds.), Morphological studies in fossil and extant Xenarthra (Mammalia). *Senckenbergiana Biologica* 83 (1): 95-101.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1995a. Chronostratigraphy and "Land mammal-ages": The Uquian problem. *Journal of Paleontology* 69: 135-159.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1995b. El estratotipo de los pisos Montehermosense y Chapadmalalense (Plioceno) del esquema cronológico sudamericano. *Ameghiniana* 32: 369-374.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1995c. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico superior de la región pampeana. En: M.T Alberdi, G. Leone y Tonni, E. P. (eds.), *Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental.* Museo Nacional de Ciencias Naturales. Monografías 12: 47-74. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1996. Reassesment of the Pliocene-Pleistocene continental time scale of southern South America. Correlation of the Chapadmalalan with Bolivian sections. *Journal of South American Earth Sciences* 9: 221-236.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of uppermost Cenozoic in the Pampean area, Argentina En: Tonni, E. P. y Cione, A. L. (eds.), *Quaternary vertebrate paleontology in South America*. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula 12: 23-51.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European vertebrate-bearing units. En: Rook, L. y Torre, D. (eds.), Neogene and Quaternary continental stratigraphy and mammal evolution. *Bollettino della Societá Paleontologica Italiana*, 40 (2): 167-173.
- Cione A. L. y Tonni E. P. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. En: de Barrio, R. E., Etcheverry, R.O., Caballé, M.F. y Llambias, E. (eds.), *Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires. Relatorio del XVI* Congreso Geológico Argentino. La Plata, 2005, Cap. XI: 183-200.
- Cione, A. L., Tonni, E. P., Bond, M., Carlini, A., Pardiñas, U. F. J., Scillato-Yané, G., Verzi, D. y Vucetich, M. G. 1999. Ocurrence charts of Pleistocene Mammals in the Pampean area, eastern

Argentina. En: Rabassa, J. y Salemme, M. (eds.) *Quaternary of South America and Antartic Peninsula*. 4: 53-59.

- Cione, A. L., Tonni, E. P. y Soibelzon, L. 2003. The broken Zig-Zag: Late Cenozoic large mammal and tortoise extinction in South America. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales*, n.s. 5(1): 1-19.
- Cione, A.L., Tonni, E.P. y Dondas, A. 2005. A mastodont (Mammalia, Gomphotheriidae) from the Argentinian continental shelf. *Neues Jb. Geol. Paläont. Mb.* 10: 614-630.
- Clapperton, C. 1993. *Quaternary geology and geomorphology of South America*. Elsevier Science Publisher, The Netherlands. 779 pp.
- Clutton-Brock, T. H., Harvey, P. H. y Rudder, B. 1977. Sexual dimorphism, socionomic sex ratio and body weight in primates. *Nature* 269: 797-800
- Coltrain, J.B., Harris, J.M., Cerling, T.E., Ehleringer, J.R., Dearing, M., Ward, J. y Allen, J. 2004. Rancho La Brea stable isotope biogeochemistry and its implications for the palaeoecology of the late Pleistocene, coastal southern California. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 205, 199-219.
- Coombs, M. C. 1978. Theoretical aspects of cursorial adaptations in dinosaurs. *The Quarterly Review of Biology* 53: 393-418.
- Coombs, M. C. 1983. Large mammalian clawed herbivores: A comparative study. *Transactions of the American Philosophical Society* 73(7): 1-96.
- Cork, S. J. 1994. Digestive constraints on dietary scope in small and moderately-small mammals: how much do we really understand? En: Chivers, D. J. y Langer, P. (eds.), *The Digestive System in Mammals: Food, Form and Function.* Cambridge University Press, Cambridge, 324-336.
- Cormie, A. B. y Schwarcz, H. P. 1994. Stable isotopes of nitrogen and carbon of North American white-tailed dear and implications for palaeodietary and other food webs studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 107: 227-241.
- Cousseau, M.B. 1985. Los peces del Río de la Plata y de su frente marítimo. En: Yáñez-Arancibia, A. (ed.), Fish Ecology in Estuaries and Coastal lagoons: Towards an Ecosystem Integration, 515-524. UNAM Press. Mexico.
- Crook, J. H. 1972. Sexual selection, dimorphism, and social organization in the primates. En Campbell,B. (ed.), *Sexual selection and the descent of man*, 1871-1971. Aldine, Chicago.
- Currey, J. D. y Alexander, M. 1985. The thickness of the walls of tubular bones. *Journal of Zoology* 206: 453-468.
- Cuvier, G. 1796. Notice sur le squelette d'une très-grande espèce de quadrupède inconnue jusqu'à présent, trouvé au Paraquay, et depose au cabinet d'histoire naturelle de Madrid. *Magasin Encyclopèdique: ou Journal des Sciences, des Lettres et des Arts* 1: 303-310.
- Czerwonogora, A, Fernicola, J. C. y Fariña, R. A. 2002. Megamamífero submarino no siempre es ballena: fósiles lujanenses en las playas de Uruguay. Resúmenes del I Congreso Lationoamericano de Paleontología de Vertebrados: 30-31. Santiago de Chile.

- Czerwonogora, A. y Fariña, R. A. 2003. Un cementerio de Lestodon: tafonomía del yacimiento de El Caño, Colonia, Uruguay. Reunión anual de comunicaciones Asociación Paleontológica Argentina y Simposio de Tafonomía y Paleoecología, 29-30. Santa Rosa.
- Damuth, J. 1981a. Population density and body size in mammals. Nature 290: 699-700.
- Damuth, J. 1981b. Home range, home range overlap and energy use among animals. *Biological Journal of the Linnean Society*, 15: 185-193.
- Damuth, J. 1982. Analysis of the preservation of community structure in assemblages of fossil mammals. *Paleobiology* 8: 434-46.
- Damuth, J. 1987. Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy use. *Biological Journal of the Linnean Society*, 331: 193-246.
- Damuth, J. 1990. Problems in estimating body masses of archaic ungulates using dental measurements.
 P. 229-253. En: Damuth, J. y MacFadden, B. J. (eds.), *Body size in mammalian paleobiology: Estimation and biological implications*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Damuth, J. 1991. Of size and abundance. Nature 351: 268-269.
- Damuth, J. 1993. Cope's rule, the island rule and the scaling of mammalian population density. *Nature* 365: 748-750.
- Damuth, J. y Macfadden, B. J. (eds.), 1990. Body size in mammalian paleobiology: Estimation and biological implications. Cambridge University Press, Cambridge. 397 pp.
- Darwin, C. 1839. Voyage of the Beagle. London: John Colburn. 615 pp.
- 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(10): 1276-1293.
- De Iuliis, G., Bargo, M. S. y Vizcaíno, S. F. 2000. Variation in skull morphology and mastication in the fossil giant armadillos *Pampatherium* spp. and allied genera (Mammalia: Xenarthra: Pampatheriidae), with comments on their systematics and distribution. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20 (4): 743-754
- de Muizon, C. y McDonald, H. G. 1995. An aquatic sloth from the Pliocene of Peru. Nature 375: 224-227.
- De Niro, M. J. 1985. Postmortem preservation and alteration of in vivo bone collagen isotope ratios in relation to palaeodietary reconstruction. *Nature* 317 (31): 806-809.
- De Niro, M. J. y S. Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42: 495-506.
- De Niro, M. J., y S. Epstein. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 45: 341-351.
- Deschamps, C. M., Esteban, G., Bargo, M. S. 2001 El regisro más antiguo del género Lestodon Gervais,1855 (Xenarthra, Tardigrada, Mylodontidae) (Montehermosense, Plioceno temprano). *Ameghiniana* 38(2): 151-156. Buenos Aires.

- Delsuc, F. y. Douzery, E. J. P. 2008. Recent advances and future prospects in xenarthran molecular phylogenetics. En: Vizcaíno, S. F. y Loughry, W. J. (eds.), *The biology of the Xenarthra*. University Press of Florida.
- 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.
- Delsuc, F., Stanhope, M. J. y Douzery, E. J. P. 2003. Molecular systematics of armadillos (Xenarthra, Dasypodidae): contribution of maximum likelihood and Bayesian analyses of mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28: 261-75.
- Diccionario de la Real Academia Española en línea, 22^a edición. <u>http://buscon.rae.es/draeI/SrvltConsulta?TIPO_BUS=3&LEMA=oval</u>, consultado el 8 de noviembre de 2009.
- Dixon, D., Cox, B., Savage, R. J. G. y Gardiner, B. 1988. The Macmillan Illustrated Encyclopedia of Dinosaurs and Prehistoric Animals. MacMillan Publishing. London. 312 pp.
- Doering, A. 1882. Informe Oficial de la Comisión Científica agregada al Estado Mayor General de la Expedición al Río Negro (Patagonia), Entr. III, Geol: 299-530. Buenos Aires.
- Drucker, D., Bocherens, H., Bridault, A. y Billiou, D. 2003. Carbon and nitrogen isotopic composition of red deer (*Cervus elaphus*) collagen as a tool for tracking palaeoenvironmental change during the Late-Glacial and Early Holocene in the northern Jura (France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195: 375-388.
- Drucker, D., Bocherens, H., Pike-Tay, A. y Mariotti, A. 2001. Isotopic tracking of seasonal dietary change in dentine collagen: preliminary data from modern caribou. *Earth and Planetary Sciences* 333 : 303-309.
- Edwards, G. y Walker., D. A. 1983. *C3, C4: mechanisms, and cellular and environmental regulation, of photosynthesis.* Blackwell Scientific Publications, Oxford. 733 pp.
- Eldredge, N. y Salthe, S. N. 1984. Hierarchy and evolution. En: Dawkins, R. y Ridley, M. (eds.), Oxford Surveys in Evolutionary Biology, Vol. 1, 184-208. Oxford: Oxford University Press.
- Eldredge, N. 1986. Information, economics, and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 351-369.
- Engelmann G. F. 1985. The phylogeny of the Xenarthra. En: Montgomery G.G. (ed), *The evolution and* ecology of armadillos, sloths and vermilinguas. Smithsonian Institution Press, 51-63. Washington (DC).
- Esteban, G. I. 1996. Revisión de los Mylodontinae cuaternarios (Edentata-Tardigrada) de Argentina, Bolivia y Uruguay. Sistemática, filogenia, paleobiología, paleozoogeografía y paleoecología. Tesis doctoral inédita. Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán.
- Fariña, R. A. 1995. Limb bone strength and habits in large glyptodonts. Lethaia 28: 189-196.
- Fariña, R. A. 1996. Trophic relationships among Lujanian mammals. Evolutionary Theory 11: 125-134.

- Fariña, R. A. y Blanco, R. E. 1996. Megatherium, the stabber. Proceedings of the Royal Society of London 263: 1725-1729.
- Fariña, R. A., S. F. Vizcaíno y Blanco, R. E. 1997. Scaling of the indicator of athletic capability in fossil and extant land tetrapods. *Journal of Theoretical Biology*, 185: 441-446.
- Fariña, R. A., S. F. Vizcaíno, y M. S. Bargo. 1998. Body size estimations in Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical* 5(2): 87-108.
- Fariña, R. A., y S. F. Vizcaíno. 1999. A century after Ameghino: the palaeobiology of the large Quaternary mammals of South America revisited. *Quaternary of South America and the Antarctic Peninsula* 12: 255-277.
- Fariña, R.A. 2002. Taphonomy and Palaeoecology of the South American giant mammals. En: De Renzi, M., Pardo Alonso, M. V., Belinchón, M., Peñalver, E., Montoya, P. y Márquez-Aliaga, A. (eds.), *Current Topics in Taphonomy and Fossilization*, 97-113. Ayuntamiento de Valencia, Valencia.
- Fariña, R. A., y S. F. Vizcaíno. 2003. A note on nomenclature. En: Fariña, R. A., Vizcaíno, S. F. y Storch, G. (eds.), Morphological studies in fossil and extant Xenarthra (Mammalia). *Senckenbergiana biologica* 83: 1-101.
- Fariña R. A. y Castilla, R. 2007. Earliest evidence for human-megafauna interaction in the Americas. En: Corona, M. E. y Arroyo-Cabrales, J. (eds.), *Human and Faunal Relationships Reviewed: An Archaeogoological Approach* BAR S1627: 31-33. Oxford, Archaeopress.
- Feranec, R. S. y MacFadden, B. J. 2000. Evolution of the grazing niche in Pleistocene mammals from Florida: evidence from stable isotopes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 162: 155-169.
- Fernández-Mosquera, D., Vila-Taboada, M. y A. Grandal-d'Anglade. 2001. Stable isotopes (δ ¹³C, δ ¹⁵N) from the cave bear (Ursus spelaeus): a new approach to its palaeoenvironment and dormancy. Proceedings of the Royal Society of London B 268: 1159-1164.
- Fernicola, J. C. 2005. Análisis filogenético de la familia Glyptodontidae Gray 1869. Tesis doctoral inédita. Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- Fernicola, J. C., Vizcaíno, S. F. y De Iuliis, G. 2009. The fossil mammals collected by Charles Darwin in South America during his travels on board the HMS Beagle. Revista de la Asociación Geológica Argentina 64 (1): 147-159.
- Fernicola, J. C., Vizcaíno, S. F. y Fariña, R. A. 2008. The evolution of armored xenarthrans and a phylogeny of the glyptodonts. En: Vizcaíno, S. F. y Loughry, W. J. (eds.), *The biology of the Xenarthra*, 79-85. University Press of Florida.
- Ficcarelli, G., V. Borselli, M. Moreno Espinosa y Torre, D. 1993. New *Haplomastodon* finds from the Late Pleistocene of Northern Ecuador. *Geobios* 26: 231-240.
- Fidalgo, F., De Francesco, F.O. y Colado, U. 1973. Geología superficial en las Hojas Castelli, J. M. Cobo y Monasterio (Provincia de Buenos Aires). Actas V Congreso Geológico Argentino, 4: 27-39. Buenos Aires.

- Fidalgo, F., De Francesco, F.O. y Pascual, R. 1975. Geología superficial de la llanura bonaerense. VI Congreso Geológico Argentino, Relatorio Geología de la provincia de Buenos Aires: 103-138. Buenos Aires.
- Figini, A. Fidalgo, F, Huarte, R. Carbonari, J, Gentile, R. 1995. Cronología radiocarbónica de los sedimentosa de la Formación Luján en Arroyo Tapalqué, provincia de Buenos Aires. Actas IV Jornadas Geol. Geofís. Bonaerenses 1: 119-124.
- Figini, A., Huarte, R., Carbonari, J. y Tonni, E. P. 1998. Edades ¹⁴C en un perfil del arroyo Tapalqué, Provincia de Buenos Aires, Argentina Contribución a la cronología de acontecimientos faunísticos ambientales. *Actas del 10° Congreso Latinoamericano de Geología y 6° Congreso Nacional de Geología Económica* 1: 27-31.
- Figini, A., Carbonari, J., Gómez G. J., Tonni, E. P. y Fidalgo, F. 1987. Datación radiocarbónica de restos óseos de la Formación La Postrera en el Partido de Lobería, provincia de Buenos Aires, Argentina. Décimo Congreso Geológico Argentino, Actas III, 185-188. San Miguel de Tucumán.
- Flessa, K. W. y otros once autores. 1986. Causes and consequences of extinctions. En Raup, D. M. y Jablonsky, D. (eds), *Patterns and processes in the history of life*. Springer Verlag, 235-257. Berlin.
- Flynn, J. J. 1991. Review of "Quaternary evolution and biogeography of the large South American Canidae (Mammalia: Carnivora)". *Cladistics* 7: 206-212.
- Flynn, J. J. y Swisher, C. C. 1995. Cenozoic South American Land Mammal Ages: correlation to global geochronologies. En: Berggren, W. A., Kent, D. V. y Handerbol, J. (eds.), *Geochronology, Time Scales, and Correlation: Framework from a Historical Geology*, 317-333. SEPM Special Publication.
- France, C. A. M., Zelanko, P. M., Kaufman, A. J. y Holtz, T. R. 2007. Carbon and nitrogen isotopic analysis of Pleistocene mammals from the Saltville Quarry (Virginia, USA): Implications for trophic relationships. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 249: 271-282.
- Francis, J. C. y Mones, A. 1966. La presencia de vizcachas (Lagostomus (Lagostomopsis) spicatus) (Ameghino)) en la formación Kiyú, Dto. De San José, R. O. del Uruguay. Kraglieviana 22: 147-168.
- Frenguelli, J. 1950. Rasgos generales de la morfología y la geología de la provincia de Buenos Aires. Laboratorio de Ensayo de Materiales e Investigaciones Tecnológicas, Serie II, 33: 1-72.
- Frenguelli, J. 1957. Neozoico. GAEA 2: 1-115.
- Friscia, A. R., Van Valkenburgh, B., Spencer, L. y Harris, J. 2008. Chronology and spatial distribution of large mammal bones in Pit 91, Rancho La Brea. *Palaios* 23: 35-42.
- Gadbury, C., Todd, L., Jahren, A. H. y Amundson, R. 2000. Spatial and temporal variations in the isotopic composition of bison tooth enamel from the early Holocene Hudson-Meng bone bed, Nebraska. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 157: 79-93.
- Galton, J. C. 1869. The muscles of the fore and hind limbs in *Dasypus sexcinctus*. Transactions of the Linnean Society 26: 523-566.

- Gambaryan, P. P., Zherebtsova, O. V., Perepelova, A. A. y Platonov, V. V. 2009. Pes muscles and their action in giant anteater Myrmecophaga tridactyla (Myrmecophagidae, Pilosa) compared with other plantigrade mammals. Russian Journal of Theriology 8 (1): 1-15.
- Gans, C. 1982. Fiber architecture and muscle function. En: Terjung, R. L. (ed.), *Exercise and Sport Sciences Reviews* 10: 160-207.
- Gasparini, G. M. 2007. Sistemática, biogeografía, ecología y bioestratigrafía de los Tayassuidae (Mammalia, Artiodactyla) fósiles y actuales de América del Sur, con especial énfasis en las especies fósiles de la provincia de Buenos Aires. Tesis doctoral inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.
- 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 Linnean Society of London* 140: 255-305.
- Gaudin, T. J. y Wible, J. R. 2006. The phylogeny of living and extinct armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): a craniodental analysis. En: Carrano, M. T., Gaudin, T. J., Blob, R. W. y Wible, J. R., (eds.), *Amniote paleobiology: perspectives on the evolution of mammals, birds and reptiles*, 153-98. University of Chicago Press, Chicago.
- Gaudin, T. J. y McDonald, H. G. 2008. Phylogenetic relationships among extant and fossil xenarthrans. En: Vizcaíno, S. F. y Loughry, W. J. (eds.), *The biology of the Xenarthra*, 24-36. University Press of Florida.
- Gautier-Hion, A. 1975. Dimorphisme sexual et organisation sociale chez les cercopithécinés forestiers Africains. *Mammalia* 39 : 365-374.
- Geist, V. 1974. On the relationship of ecology and behavior in the evolution of ungulates; theoretical considerations. En Geist, V y Walther, F. (eds.), *The behavior of ungulates and its relation to management.* IUCN Pub., N. S. nº 24, vol. 1.
- Gervais, P. 1855. Recherches sur les mamifères fossils de l'Amérique méridionale. Zoologie de l'Expédition Castelnau, 4 ème série, 1:1-63.
- Gervais, H. y Ameghino, F. 1880. Los mamíferos fósiles de la América del Sur. Sabih e Igon, Paris-Buenos Aires. 225 pp.
- Gilbert, C., Ropiquet, A. y Hassanin, A. 2006. Mitochondrial and nuclear phylogenies of Cervidae (Mammalia, Ruminantia): Systematics, morphology, and biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 101-117.
- Goffart, M. 1971. Function and Form in the Sloth. Pergamon, Oxford. 225 pp.
- Goin, F. 1991. Los Didelphoidea (Mammalia, Marsupialia) del Cenozoico tardío de la región Pampeana. Tesis doctoral inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.
- Goin, F. 1995. Los marsupiales. En: Alberdi, M.T, Leone, G. y Tonni, E. P. (eds.), Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Monografías 12: 166-179. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.

- Goin, F. Zimicz, N., de los Reyes, M. y Soibelzon, L. 2009. A new large didelphid of the genus *Thylophorops* (Mammalia: Didelphimorphia: Didelphidae), from the late Tertiary of the Pampean Region (Argentina). *Zootaxa* 2005: 35-46.
- González, E. M. 2001. Guía de campo para los mamíferos de Uruguay. Introducción al estudio de los mamíferos. Vida Silvestre. Montevideo. 339 pp.
- Goso, H. 1965. El Cenozoico en el Uruguay. Instituto Geológico de Uruguay, Ed. Mimeogr., 36 pp.
- Goso, H. 1972. *El Cuaternario Uruguayo*. Programa de Estudio y Levantamiento de Suelos. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Ed. Mimeogr. Montevideo. 12 pp.
- Goso, H. 1985. El Cuaternario en el Uruguay. Estratigrafía y Geología Histórica. Revista de la Sociedad Uruguaya de Geología 2: 10-20.
- Goso, H. y Antón, D. 1974. Estado actual de los conocimientos sobre el Cuaternario del Uruguay. Anais XXVIII Congresso Brasileiro de Geología, 1-7. Porto Alegre.
- Goso, H. y Bossi, J. C. 1966. Cenozoico. En: Bossi, J.C. (ed.), *Geología del Uruguay*, 259-305, Departamento de Publicaciones, Universidad de la República, Montevideo.
- Goso, H. y Bossi, J. C. 1969. Cenozoico. En: Bossi, J.C. (ed.), *Geología del Uruguay*, 259-305, Departamento de Publicaciones, Universidad de la República, Montevideo.
- Grand, T. 1977. Body weight: its relation to tissue composition, segment distribution, and motor function. I. Interspecific comparisons. *American Journal of Physiological Anthropology* 47: 211-240.
- Grand, T. 1978. Adaptations of tissue and limb segments to facilitate moving and feeding in arboreal folivores. En Montgomery, G. G. (ed.), *The Ecology of Arboreal Folivores*, 231-241.
- Gray, H. 1977. Anatomy, descriptive and surgical. Bounty Books, New York. 1257 pp.
- Gregory, W. K. 1912. Notes on the principles of quadrupedal locomotion and on the mechanism of the limbs in hoofed animals. *Annals of New York Academy of Sciences* 22: 267-294.
- Gröcke, D. R. 1997a. Stable-isotope studies on the collagen and hydroxylapatite components of fossils: palaeoecological implications. *Lethaia* 30: 65-78.
- Gröcke, D. R. 1997b. Distribution of C3 and C4 plants in the late Pleistocene of South Australia recorded by isotope biogeochemistry of collagen in megafauna. *Australian Journal of Botany* 45: 607-617.
- Gröcke, D. R. y Bocherens, H. 1996. Isotopic investigation of an Australian island environment. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris Serie II 322: 713-719.
- Gröcke, D. R., Bocherens, H. y Mariotti, A. 1997. Annual rainfall and nitrogen-isotope correlation in macropod collagen: application as a palaeoprecipitation indicator. *Earth and Planetary Science Letters* 153: 279-285.
- Guidon, N. 1989. Misión de rescate arqueológico Salto Grande, República Oriental del Uruguay., Tomo II, 1era. Parte. Montevideo. 610 pp.
- Gupta, S.K. and Polach, H.A. 1985. Radiocarbon Dating Practices at ANU. Handbook, Radiocarbon Dating laboratory, Research School of Pacific Studies, ANU. Canberra.

- Gutiérrez, M., Alberdi, M.T., Prado, J. L. y Perea, D. 2005. Late Pleistocene *Stegomastodon* (Mammalia, Proboscidea) from Uruguay. *N. Jb. Geol. Paläont. Mb.* 2005(11): 641-662.
- Halstead, L.B. 1991. Dinosaur Studies, Commemorating the 150th Anniversary of Richard Owen's Dinosauria. *Modern Geology*, Volume 16.
- Hall, B.K. 1988. The embryonic development of bone. American Scientist 76: 174-181.
- Hall, B.K. 1990. Genetic and epigenetic control of vertebrate embryonic development. Netherlands *Journal of Zoology* 40: 352-361.
- Heaton, T.H.E. 1987. The ¹⁵N/¹⁴N ratios of plants in South Africa and Namibia: relationship to climate and coastal saline environments. *Oecologia* 74: 236-246.
- Heaton, T.H.E., Vogel, J.C., Chevallarie, G. y Collett, G. 1986. Climatic influence on the isotopic composition of bone nitrogen. *Nature* 322: 822-823.
- Hildebrand, M. 1974. Analysis of the Vertebrate Structure. John Wiley e hijos. 710 pp.
- Hoffstetter, R. 1952. Les mammifères Pléistocenes de la République de l'Equateur. Mémoires de la Société Géologique de France 66: 1-391.
- Hoffstetter, R. 1958. Xenarthra. En: Piveteau, P. (ed.), *Traité de Paléontologie*, volume 2, no. 6, Mammifères Évolution, 535-636. Masson et Cie. Paris
- Hoffstetter, R 1963. La faune pléistocène de Tarija (Bolivia). Note préliminaire. Bulletin du Muséum National d' Histoire Naturelle (2) 35 (2) : 194-203.
- Holliday, C. M., Ridgely, R. C., Sedlmayr, J. C y Witmer, L. M. 2001. The articular cartilage of extant archosaur limb bones: implications for dinosaur functional morphology and allometry. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21 (3:Suppl.).
- Holliday, C. M. y Witmer, L. M. 2007. Archosaur adductor chamber evolution: integration of musculoskeletal and topological criteria in jaw muscle homology. *Journal of Morphology* 268: 457-484.
- Iacumin P., Nikolaev, V. y Ramigni, M. 2000. C and N stable isotope measurements on Eurasian fossil mammals, 40000 to 10000 years BP: Herbivore physiologies and palaeoenvironmental reconstruction *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 163: 33-47.
- Iriondo, M. 1999. Climatic changes in the South American plains: Records of a continent-scale oscillation *Quaternary International* 57/58: 93-112.
- Iriondo, M. y García, N. 1993. Climatic variations in the Argentine plains during the last 18,000 yr. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 101: 209-220.
- Jarman, P. J. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48: 215-267.
- Janis, C. M. 1988. An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in Ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preference. En: Russell, D. E., Santoro, J. P. y Sigogneau-Russell, D. (eds.), *Teeth revisited: Proceedings of the VII International Symposium on Dental Morphology*, Paris 1986, Memoirs de Muséum National d'Histoire Naturelle (série C) 53: 367-387.

- Janis, C. M. 1995. Correlations between craniodental morphology and feeding behavior in ungulates: reciprocal ilumination between living and fossil taxa. En: Thomason, J. (ed.), *Functional Morphology in Vertebrate Palaeontology*, 76-98, Cambridge University Press.
- Jones S. J. y Boyde A. 1974. The organization and gross mineralization patterns of the collagen fibres in Sharpey fibre bone. *Cell Tissue Research* 148: 83-96.
- Jouffroy, F. K. 1971. Musculature des members. En: Grassé, P. P. (ed.), *Traité de Zoologie. Anatomie, sistématique, biologie.* Tome XVI, fascicule III. Masson et Cie, Paris. 1209 pp.
- Jungers, W. L. 1985. Body size and scaling of limb proportions in primates. En: Jungers, W. L. (ed.), Size and scaling in primate biology, 345-381. Plenum Press. New York.
- Kleiber, M. 1932. Body size and metabolism. Hilgardia, 6: 315-353.
- Klein, R.G. y Cruz-Uribe, K. 1984. The Analysis of Animal Bones from Archeological sites. University of Chicago Press, 266 pp. Chicago.
- Klepinger, L. L. y R. W. Mintel. 1986. Metabolic considerations in reconstructing past diet from stable carbon isotope ratios of bone collagen. En: Olin, J. G. y Blackman, M. J. (eds.), *Proceedings of the* 24th International Archaeometry Symposium, pp. 43-48 Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Koch, P. L. 1998. Isotopic reconstruction of past continental environments. *Annual Review on Earth and Planetary Sciences* 26:573-613.
- Koch, P. L. y Barnosky, A. D. 2006. Late Quaternary extinctions: state of the debate. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 37: 215-250.
- Koepfli, K. P., Deere, K. A., Slater, G. J., Begg, C., Begg, K., Grassman, L., Lucherini, M., Veron, G. y Wayne, R. K. 2008. Multigene phylogeny of the Mustelidae: Resolving relationships, tempo and biogeographic history of a mammalian adaptive radiation. BMC Biology, disponible en: http://www.biomedcentral.com/1741-7007/6/10, consultado en setiembre 2008.
- Kraglievich, L. 1921. Estudio sobre los "Mylodontinae". Descripción comparativa del género *Pleurolestodon* Rovereto. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 31: 95-118.
- Kraglievich, L. 1924. Memoria anual del Museo de Buenos Aires.
- Kraglievich, L. 1926. Nota sobre los gravígrados de Sud América. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 34: 21-36.
- Kraglievich, L. 1934. La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducida de su comparación con las que le precedieron y sucedieron. Imprenta "El Siglo Ilustrado". 133 pp.
- Kriegs, J. O., Churakov, G., Kiefmann, M., Jordan, U., Brosius, J. y Schmitz, J. 2006. Retroposed Elements as Archives for the Evolutionary History of Placental Mammals. *PLOs Biology* 4: 537-544.
- Kroyer, H. 1841. Foprelobig Notice om en ny fossil Pattedyrsalegt *Platygnathus* af Ordenen Edentata Cuv. *Naturhistorisk Tidsskrift* 3 (6): 589-594. Kjobenhavn.
- Kummer, B. F. K. 1971. Functional adaptation to posture in the pelvis of man and other primates. En: Tuttle, R. H. (ed.), *Primate functional morphology and evolution*, 282-290. Mouton Publishers, París.
- Kurtén, B. 1955. Sex dimorphism and size trends in the cave bear, Ursus spelaeus Rosenmuller y Heinroth. Acta Zoological Fennica 90: 1-48.
- Kurtén, B. 1969. Sexual dimorphism in fossil mammals. *International Union of Geological Sciences, Series* A, N°1: 226-233.
- Lambeck, K., T. Esat, M. y E.-K. Potter. 2002. Links between climate and sea levels for the past three million years. *Nature* 419: 199-206.
- Lara-Ruiz, P. y Garcia Chiarello, A. 2005. Life-history traits and sexual dimorphism of the Atlantic forest maned sloth *Bradypus torquatus* (Xenarthra: Bradypodidae). Journal of Zoology 267: 63-73.
- Lee-Thorp, J. y Van der Merwe, N. J. 1987. Carbon isotope analysis of fossil bone apatite. *South African Journal of Science* 83: 712-715.
- Lee-Thorp, J., Sealy, J. C. y Van der Merwe, N. J. 1989. Stable carbon isotope differences between bone collagen and bone apatite, and their relationship to diet. *Journal of Archaeological Science* 16: 585-599.
- Lessa, E. P. y Fariña, R. A. 1996. Reassessment of extinction patterns among late Pleistocene mammals of South America. *Palaeontology*, 38: 651-662.
- Lessa, E. P., Van Valkenburgh, B. y Fariña, R. A. 1997. Testing hypotheses of differential mammalian extinctions subsequent to the Great American Biotic Interchange. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 135:157-162.
- Leutenegger, W. y Kelley, J. T. 1975. Relationship of sexual dimorphism in canine size and body size to social, behavioral, and ecological correlates in anthropoid primates. *American Journal of Physical Anthropology* 42: 314 (abstract).
- Liem, K. F. 1989. Functional morphology and phylogenetic testing within the framework of symecomorphosis. *Acta Morphologica Neerlandoscandinavica* 27: 119-131.
- Lindblad-Toh, K., Wade, C. M., Mikkelsen, T. S., Karlsson, E. K., Jaffe, D. B., Kamal, M., Clamp, M., Chang, J. L., Kulbokas III, E. J., Zody, M. C., Mauceli, E., Xie, X., Breen, M., Wayne, R. K., Ostrander, E. A., Ponting, C. P., Galibert, F., Smith, D. R., de Jong, P. J., Kirkness, E., Alvarez, P., Biagi, T., Brockman, W., Butler, J., Chin, C.-W., Cook, A., Cuff, J., Daly, M. J., DeCaprio, D., Gnerre, S., Grabherr, M., Kellis, M. M., Kleber, M., Bardeleben, C., Goodstadt, L., Heger, A., Hitte, C., Kim, L., Koepfli, K.-P., Parker, H. G., Pollinger, J. P., Searle, S. M. J., Sutter, N. B., Thomas, R., Webber, C., Broad Institute Genome Sequencing Platform y Lander, E. S. 2005. Genome sequence, comparative analysis and haplotype structure of the domestic dog. *Nature* 438: 803-819.
- Lindenfors, P., Tullberg, B. S., Biuw, M. 2002. Phylogenetic analyses of sexual selection and sexual size dimorphism in pinnipeds. *Behavioral ecology and socio-biology*. 52 (3): 188-193. Springer Berlín, Heidelberg.
- Longin, R. 1971. Method of collagen extraction for radiocarbon dating. Nature 230: 241-242.

- López Piñeiro, J. M. 1988. Juan Bautista Bru (1740-1799) and the description of the genus *Megatherium*. Journal of the History of Biology 21: 147-163.
- Lyman, R. L. 1994. Vertebrate taphonomy. Cambridge University Press, Cambridge, 524 pp.
- Macalister, A. 1869. On the miology of *Bradypus tridactylus*; with remarks on the general anatomy of the Edentata. *Annual Magazine of Natural History* 4:51-67.
- Macalister, A. 1873. A monograph on the anatomy of Chlamydophorus truncatus (Harlan), with notes on the structure of other species of Edentata. *Transactions of the Royal Irish Academy* XXV: 219-278.
- Macalister, A. 1875. Report on the anatomy of the insectivorous Edentates. *Transactions of the Royal Irish Academy* XXV: 491-508.
- MacFadden, B. J. 2000. Cenozoic mammalian herbivores from the Americas: reconstructing ancient diets and terrestrial communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 33- 59.
- MacFadden, B, J. y Shockey, B. J. 1997. Ancient feeding ecology and niche differentiation of Pleistocene Mammalian herbivores from Tarija, Bolivia: morphological and isotopic evidence. *Paleobiology*, 23(1): 77-100.
- Maddison, W. P., Donoghue, M. J. y Maddison, D. R. 1984. Outgroup analysis and parsimony. Systematic Zoology 33: 83-103.
- Marshall, L. G., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Reig, O. A., Bombin, M. y Mones, A. 1984. Mammals and Stratigraphy: Geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Palaeovertebrata - Mémoire Estraordinaire*, 1-76.
- Marchesano, M., Rovira, M. Castiglioni, L. y Perea, D. 2002. Lista taxonómica actualizada y comentarios sobre un yacimiento con mamíferos pleistocénicos del Depto. de Montevideo. II *Jornadas del Cenozoico SUG/INGEPA-UNCIEP*: 63-67. Montevideo.
- Marshall, L.G., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Reig, O.A., Bombin, M. y Mones, A. 1984. Mammals and Stratigraphy: Geochronology of the Continental Mammal-bearing Quaternary of South America. Paleovertebrata, Mém. Extraordinaire: 1-76. Montpellier, Francia.
- Marshall, L.G., Swisher III, C.D., Lavenu, A., Hoffstetter, R. y Curtis, G.H. 1992. Geochronology of the mammal-bearing late Cenozoic on the northern Altiplano, Bolivia. Journal of South American Earth Sciences 5: 1-19.
- Martin, P. S. 1967. Prehistoric overkill. En: Martin, P. S. y Wright, H.E. (eds.), *Pleistocene extinctions: the search for a cause*, 354-403. Yale University Press, New Haven, Conn.
- Martínez, S. y Ubilla, M. 2004. El Cuaternario en Uruguay. En: Veroslavsky, G. Ubilla, M. y Martínez,
 S. (eds.), *Cuencas sedimentarias de Uruguay: Geología, paleontología y recursos naturales*. Cenozoico, 195-227. DIRAC, Montevideo.
- Maurer, B. M. 1999 Untangling Ecological Complexity: the macroscopic perspective. Cambridge University Press. Cambridge.

- McDonald, H. G. 1977. Descriptions of the osteology of the extinct gravigrade edentate, *Megalonyx* with observations on its ontogeny, phylogeny and functional anatomy. Tesis de Maestría, Universidad de Florida.
- 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, Biological Sciences 37 Pt. II: 345-373.
- McDonald, H. G. 2006. Sexual dimorphism in the skull of Harlan's ground sloth. *Contributions in Science* 510: 1-9. Natural History Museum of Los Angeles County.
- McDonald, H. G. 2007. Biomechanical inferences on locomotion in ground sloths: integrating morphological and track data. En: Lucas, Spielmann y Lockley (eds.), *Cenozoic vertebrate tracks and traces*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 42: 201-208.
- 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*, 39-55. University Press of Florida.
- McKenna M.C. y Bell S. K. 1997. *Classification of Mammals above the species level*. New York: Columbia University Press. 631 pp.
- McNab, B. K. 1978. Energetics of arboreal Folivores: physiological problems and ecological consequences of feeding on a ubiquitous food supply. En Montgomery, G. G. (ed.) *The Ecology* of Arboreal Folivores, 153-162.
- McNab, B. K. 2008. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR. Comparative Biochemistry and Physiology, Part A 151: 5-28.
- Mendel, F. C. 1981. Foot of two-toed sloths: Its anatomy and potential uses relative to size of support. *Journal of Morphology* 170: 357-372.
- Mendel, F. C. 1985. Adaptations for Suspensory Behavior in the Limbs of Two-toed Sloths. En: Montogomery, G. G. (ed), *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*. Smithsonian Institution Press, 151-162. Washington y Londres.
- Menégaz, A. N y Ortiz Jaureguizar, E. 1995. Los artiodáctilos. En: Alberdi, M. T., Leone, G. y Tonni,
 E. P. (eds.), Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental. Museo Nacional de Ciencias Naturales Monografías 12: 312-337. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Merino, M. L., Lutz, M. A., Verzi, D. H. y Tonni, E. P. 2007. The fishing bat *Noctilio* (Mammalia, Chiroptera) in the Middle Pleistocene of central Argentina. *Acta Chiropterologica* 9(2): 401-407.
- Miljutin, A. 2009. Substrate utilization and feeding strategies of mammals: description and classification. *Estonian Journal of Ecology* 58 (1): 60-71.
- Mohr, C. O. 1940. Comparative populations of game, fur and other mammals. *The American Midland Naturalist* 37: 223-249.
- Mones, A. y Francis, J. C. 1973. Lista de los Vertebrados fósiles del Uruguay. II Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo 1: 39-97.

Mones, A. 2004. Bio-bibliografía de Augusto Teisseire. http://www.mec.gub.uy/munhina/pdf/Teisseire_biobiblio.pdf consultado en marzo 2008.

Moss, M. L. 1968. A theoretical analysis of the functional matrix. Acta Biotheoretica 18: 195-202.

- Moss, M. L. 1971. Functional cranial analysis and the functional matrix. *American Speech and Hearing* Association Reports 6: 5-18.
- Murphy, W. J., Eizirik, E., OÕBrien, S. J., Madsen, O., Scally, M., Douady, C. J., Teeling, E., Ryder, O.
 A. Stanhope, M.J., de Jong, W.W y Springer, M. S. 2001. Resolution of the Early Placental Mammal Radiation Using Bayesian Phylogenetics. *Science* 294: 2348-2351.
- Nomina Anatomica Veterinaria Pars Prima. 1963. Publicado por el International Committee on Veterinary Anatomical Nomenclature. Hannover.
- Nomina Anatomica Veterinaria. 2005. Myologia. Publicado por el comité editorial del International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature. 5th Ed. Columbia.

Norman, D.B. 1985. The Illustrated Encyclopedia of Dinosaurs. New York: Crescent Books.

- Noriega, J., Carlini, A., y Tonni, E.P. 2004. Vertebrados del Pleistoceno tardío de la cuenca del arroyo Ensenada (Departamento Diamante, Provincia de Entre Ríos). En Aceñolaza, F. G. (ed.), *Temas de la biodiversidad del litoral fluvial argentino*. INSUGEO, Miscelánea 12: 71-76.
- Nowak, R. M. 1991. Walker's Mammals of the World. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 1629 pp.
- Norkin, C. C. y Levangie, P. L. 1990. Joint structure and function: a comprehensive analysis. F. A. Press. 588 pp.
- Oliveira, E. 1992. *Mamíferos fósseis do Quaternário do estado do Rio Grande do Sul, Brasil.* Dissertação de Mestrado em Geociências, UFRGS.
- Oliveira, E. 1995. Perspectivas para a pesquisa geopaleontológica no Cenozóico continental do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia* / UBEA / PUCRS. Série Ciências da Terra. Porto Alegre, no 1: 75-84.
- Oliveira, E. 1999. Quaternary vertebrates and climates from southern Brazil. En : Tonni, E.P. y Cione, A.L. (eds.), Quaternary vertebrate paleontology in South America. *Quaternary of South America* and Antarctic Peninsula 12: 61-73.
- Orlosky, F. 1973. Comparative dental morphology of extant and extinct Cebidae. Tesis doctoral de la Universidad de Washington.
- Osborn, H. F. 1929. The titanotheres of ancient Wyoming, Dakota and Nebraska. *Monographs of the United States Geological Survey* 55, 2 vols. 953 pp.
- Owen, R. 1840. Fossil Mammalia. En: Darwin, C. R. (ed.), Zoology of the Voyage of H.M.S Beagle, under the command of Captain Fitzroy, during the years 1832 to 1836. 1(4): 81-111.
- Owen-Smith, R. N. 1988. Megaherbivores The influence of very large body size on ecology. Cambridge University Press, Cambridge. 369 pp.

- Oxnard, C. E. 1989. Biomechanics and architecture of cancellous bone. *Proceedings of the Australasian* Society of Human Biology 2: 189-211.
- Oxnard, C. E. 1990. From giant ground sloth to human osteoporosis. *Proceedings of the Australasian* Society of Human Biology 3: 75-96.
- Oxnard, C. E. 1993. Bone and bones, architecture and stress, fossils and osteoporosis. *Journal of Biomechanics* 26 suppl. 1: 63-79.
- Pagel, M.D. 1991. Constructing "everyanimal." Review of Body Size in Mammalian Paleobiology edited by J. Damuth y B. MacFadden, Cambridge University Press, 1990. Nature 351: 532-533.
- Palmqvist, P., Grocke, D. R., Arribas, A. y Fariña, R. A. 2003. Paleoecological reconstruction of a lower Pleistocene large mammal community using biogeochemical (d¹³C, d¹⁵N, d¹⁸O, Sr:Zn) and ecomorphological approaches. *Paleobiology* 29(2): 205-229.
- Palmqvist P., De Renzi, M., Arribas, A., Álvarez-Coto, G.G. y Torregrosa, V. 2002. Characterizing the sedimentary context and taphonomic mode of vertebrate assemblages: towards a multidimensional approach. En M. De Renzi et al. (eds), Currents topics on taphonomy and fossilization, 361-383. Ayuntamiento de Valencia.
- Panario, D. y Gutiérrez, O. 1999. The continental uruguayan Cenozoic: an overview. *Quaternary International* 62: 75-84.
- Papp, M. J., y L. M. Witmer. 1998. Cheeks, beaks, or freaks: a critical appraisal of buccal soft-tissue anatomy in ornithischian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18(3:Suppl.): 69A.
- Pardiñas, U. F. J. 1995. Los roedores cricétidos. En: Alberdi, M. T., Leone, G. y Tonni, E. P. (eds.), Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Monografías 12: 229-253. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Pardiñas, U. F. J., Gelfo, J., San Cristóbal, J.O., Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1996. Una asociación de organismos marinos y continentales en el Pleistoceno superior en el sur de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Actas XIII. Congreso Geológico Argentino y III Congreso de Exploración de Hidrocarburos 5: 95-112.
- Pascual, R., E. Hinojosa, D. Gondar, y E. Tonni. 1965. Las Edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquéllas del territorio bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigación Científica de Buenos Aires* 6: 165-193.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E. J., Gondar, D. G. y Tonni, E. P. 1966. IV. Vertebrata. En: Borrello, A.V. (ed.), *Paleontografía Bonaerense*. Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires. 202 pp.
- Patterson, B. y Pascual, R. 1963. The extinct land mammals of South America. *Proceedings of the XVI International Zoological Congress*, Program Volume: 138-148. Washington.
- Patterson, B. y Pascual, R. 1972. The fossil mammal fauna of South America. En: Keast, A., Erk, F. C. y Glass, B. P. (eds), *Evolution, mammals and southern continents*, 247-309. State University of New York Press. Albany (NY).

- Patterson, B., Segall, W. y Turnbull, W. D. 1989. The ear region in xenarthrans (= Edentata, Mammalia). Part I. Cingulates.*Fieldiana*, *Geology*, n.s. 18: 1-46.
- Paul, G. S. 1988. Predatory Dinosaurs of the World. New York: Simon & Schuster. 464 pp.
- Paula Couto, C. 1939. Paleontologia do Rio Grande do Sul. Revista do Inst. Hist. Geogr. do R.G.S. Ano XIX.III, IV trim.: 29-90.
- Paula Couto, C. 1940. Paleontologia do Rio Grande do Sul. Revista do Inst. Hist. Geogr. do R.G.S. Ano XXI.III, I trim.: 5-88.
- Paula Couto, C. 1944. Sobre a presença dos gêneros *Hippidion* e *Toxodon*, no Pleistoceno do Rio Grande do Sul. *Boletim do Museu Nacional, Geologia* 2: 1-12.
- Paula Couto, C. 1948. Sobre un macrauquénido gigante. Macrauqueniopsis gen. nov. del pampeano inferior de la Argentina. Notas del Museo de La Plata, Paleontología 10(84): 233-257.
- Paula Couto, C. 1953. Paleontologia Brasileira (Mamíferos). Biblioteca Científica Brasileira. Série A. Rio de Janeiro. 513 pp.
- Paula Couto, C. 1961.Considerações sobre o Pleistoceno sul-brasileiro. Revista Brasileira de Geografia, Rio de Janeiro, 3: 569-574.
- Paula Couto, C. 1975. Mamíferos Fósseis do Quaternário do Sudeste Brasileiro. Boletim Paranaense de Geociências, Curitiba, PR, 33: 89-132.
- Paula Couto, C. 1979. *Tratado de Paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciencias, Río de Janeiro, 590 pp.
- Paula Couto, C. 1980. Um tatu gigante do pleistoceno de Santa Catarina. Anais da Academia Brasileira de Ciências, Porto Alegre. 52(3): 527-531.
- Paula Couto, C. y Souza Cunha. 1965. Relatório dos trabalhos de campo, geo-paleontológicos, realizados por equipe do Museu Nacional, em abril de 1965, sob os auspícios do CNPq, Rio de Janeiro.
- Perea, D. 1992. Aproximación a la sistemática Filogenética de los Mylodontinae (Xenarthra). Boletín de la Sociedad Geológica del Uruguay (2a época) 7: 33-34.
- Perea, D., Lorenzo, N., Marchesano, M. y Rovira, M. 2001. Un nuevo yacimiento con mamíferos cuaternarios del Uruguay. *Revista de Geología Uruguaya*, 1 (1): 38-42. Montevideo.
- Peters, R.H. 1983. The ecological implications of body size. Cambridge University Press, Cambridge, 329 pp.
- Pomi, L. H. y Prevosti, F. J. 2005. Sobre el status sistemático de *Felis longifrons* Burmeister, 1866 (Carnivora: Felidae). *Ameghiniana*.42: 489-494.
- Prado, J. L. y M. T. Alberdi. 1994. A quantitative review of the horses *Equus* from South America. *Palaeontology* 37: 459-481.
- Prado, J. L., Alberdi, M. T. y Gómez, G. N. 2002. Late Pleistocene gomphothere (Proboscidea) remains from the Arroyo Tapalqué locality (Buenos Aires, Argentina) and their taxonomic and biogeographic implications. Neues Jahrbuch für Geologie und Palaöntologie 225: 275-296.
- Prado, J. L., Alberdi, M. T., Sánchez, B. y Azanza, B. 2003. Diversity of the Pleistocene Gomphotheres (Gomphotheriidae, Proboscidea) from South America. Second International Mammoth Conference, May 16-20, 1999, *Deinsea* 9: 347-363.

- Prado, J. L., Menegaz, A. M., Tonni, E. P. y Salemme, M. C. 1987. Los mamíferos de la fauna local Paso Otero (Pleistoceno tardío), provincia de Buenos Aires. Aspectos paleoambientales y bioestratigráficos. *Ameghiniana* 24 (3-4): 217-233.
- Prevosti, F. J. 2006. Grandes cánidos (Carnivora, Canidae) del Cuaternario de la República Argentina: sistemática, filogenia, bioestratigrafía y paleoecología. Tesis doctoral inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.
- Prevosti, F. J. y Ferrero, B. S. 2008. A Pleistocene giant river otter from Argentina: remarks on the fossil record and phylogenetic analysis. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28(4):1171-1181.
- Prevosti, F. J. y Pomi, L. H. 2007. Revisión sistemática y antigüedad de *Smilodontidion riggii* (Carnivora, Felidae, Machairodontinae). Revista del Museo argentino de Ciencias Naturales, n. s. 9 (1): 67-77.
- Prevosti, F. J., Tonni, E. P. y Bidegain, J. C. 2009. Stratigraphic range of the large canids (Carnivora, Canidae) in South America, and its relevance to quaternary biostratigraphy. *Quaternary International* 210: 76-81.
- Prevosti, F. J. y Vizcaíno, S.F. 2006. Paleoecology of the large carnivore guild from the late Pleistocene of Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 51 (3): 407-422.
- Prieto, A. R. 1996. Late Quaternary vegetational and climatic changes in the Pampa grassland of Argentina. *Quaternary Research* 45: 73-88.
- Prieto, A. R. 2000. Vegetational history of the Late glacial-Holocene transition in the grasslands of eastern Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 157: 167-188.
- Prost, M. T. 1982. Heritages quaternaires et évolution géomorphologique des bords du Río de la Plata en Uruguay. 1-3:1-577. Tesis de doctorado. Universidad de París VII. París. Francia.
- Quattrocchio, M., Borromei, A. M. y Grill, S. 1995. Cambios vegetacionales y fluctuaciones paleoclimáticas durante el Pleistoceno tardío-Holoceno en el sudoeste de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. 60 Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, 221-229.
- Quattrocchio, M., Deschamps, C., Martínez, D., Grill, S. y Zavala, C. 1988. Caracterización paleontológica y paleoambiental de sedimentos cuaternarios, Arroyo Napostá Grande, Provincia de Buenos Aires. 2º Jornadas Geológicas Bonaerenses, Actas: 37-46. Buenos Aires.
- Radinsky, L. B. 1987. The Evolution of Vertebrate Design. The University of Chicago Press, Chicago. 188 pp.
- Ralls, K. 1977. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. *The American Naturalist*, Vol. 111, N°981: 917-938. The University of Chicago.
- Reiss, M. 1988. Scaling of home range size: body size, metabolic needs and ecology. *Trends in Ecology* and Evolution 3: 85-86.
- Richards, M. P., Pettitt, P. B., Trinkaus, E., Smith, F. H., Paunovic, M. e I. Karavanic. 2000. Neanderthal diet at Vindija and Neanderthal predation: the evidence from stable isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA 97: 7663-7666.

- Rinderknecht, A. 2006 Vertebrados fósiles en la costa uruguaya. En: Menafra, R. Rodríguez-Gallego,
 L. Scarabino, F. y Conde, D. (eds), *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya*, 343-349. Vida Silvestre Uruguay. Montevideo.
- Robinson, D. 2001. δ^{15} N as an integrator of the nitrogen cycle. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 153-162.
- Rodière, E., Bocherens, H., Angibault, J. M. y Mariotti, A. 1996. Paticularités isotopiques de l'azote chez le chevreuil (*Capreolus capreolus L.*): Implications pour les reconstitutions paléoenvironnementales. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* Serie II 323: 179-185.
- Rodrigues, F. H. G., Medri, I. M., De Miranda, G. H. B., Camilo-Alves, C. y Mourao, G. Anteayer behavior and ecology. 2008. En: Vizcaíno, S. F. y Loughry, W. J. (eds.), *The biology of the* Xenarthra, 257-268. University Press of Florida.
- Rossetti, D., Mann de Toledo, P., Moraes-Santos, H. M. y de Araújo Santos Jr., A. M. 2004. Reconstructing habitats in central Amazonia using megafauna, sedimentology, radiocarbon, and isotope analyses. *Quaternary Research* 61: 289-300.
- Roth, S. 1888. Beobachtungen über Entstehung und Alter des Pampas Formation in Argentinien. Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft 40: 1-375. Berlín.
- Rudwick, M. J. S. 1964. The inference of function from structure in fossils. *British Journal for the Philosphy of Science* 15: 27-40.
- Ruff, C. B. 1987. Structural allometry in femur and tibia in Hominoidea and Macaca., with comparisons to diaphyseal scaling. *Journal of Human Evolution* 17: 687-714.
- Ruff, C. B. 1988. Hindlimb articular surface allometry in Hominoidea and Macaca. Folia Primatologica 48: 9-29.
- Ruff, C. B. 1989. New approaches to structural evolution of limb bones in primates. Folia Primatologica 53: 142-159.
- Rusconi, C. 1930. Las especies fósiles argentinas de pecaríes (Tayassuidae) y sus relaciones con las de Brasil y Norte América. *Anales Museo Nacional de Historia Natural "Bernardino Rivadavia"* 36: 121-241.
- Rusconi, C. 1952. Pecaríes extinguidos del Uruguay. Revista Museo Historia Natural Mendoza 6: 123-127.
- Sampson, S. D. y L. M. Witmer. 1999. Novel narial anatomy in ceratopsid dinosaurs. Journal of Vertebrate Paleontology 19(3: Suppl.): 72A-73A.
- Savage, R. J. G. y Long, M. R. 1986. *Mammal Evolution: An Illustrated Guide*. New York: Facts on Fie. 214 pp.
- Scherer, C. S., Ferigolo, J. y Ribeiro, A. M. 2004. Sobre os Camelidae (Artiodactyla) do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Boletim Paleontologia em Destaque* 49: 59.
- Scherer, C. S., Ferigolo, J. y Ribeiro, A. M. 2007. Contribution to the knowledge of Hemiauchenia paradoxa (Artiodactyla, Camelidae) from the Pleistocene of southern Brazil. Revista Brasileira de Paleontologia 10(1): 35-52.

- Scillato-Yané G. J., Carlini, A. A., Tonni, E. P. y Noriega, J. I. 2005. Paleobiogeography of the late Pleistocene pampatheres of South America. *Journal of South American Earth Sciences* 20: 131-138.
- Scillato-Yané, G. J., Carlini, A. A., Vizcaíno, S. F. y Ortiz Jaureguizar, E. 1995. Los Xenarthros. En: Alberdi, M. T, Leone, G. y Tonni, E. P. (eds.), Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Monografías 12: 47-74. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Scillato-Yané, G. J., Tonni, E. P., Carlini, A. y Noriega, J. I. 1998. Nuevos hallazgos de mamíferos del Cuaternario en el Arroyo Toropí, Corrientes, Argentina. Aspectos bioestratigráficos, paleoambientales y paleozoogeográficos. X Congreso Latinoamericano de Geología y VI Congreso Nacional de Geología Económica, Actas 3: 263-268.
- Scott, K. M. 1985. Allometric trends and locomotor adaptations in the Bovidae. Bulletin American Museum. History 197: 197-288.
- Scott, K. M. 1990. P. Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass. En: Damuth, J. y MacFadden, B. J. (eds.), *Body size in mammalian paleobiology: Estimation and biological implications*, 301-335. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sculthorpe, C. 1967. The biology of aquatic vascular plants. Edward Arnold Publishers. London. 610 pp.
- Schwarz, H. P., Dupras, T. L. y Fairgrieve, S. I. 1999. 15N enrichment in the Sahara: in search of a global relationship. *Journal of Archeological Science* 26: 629-636.
- Sealy, J. C., van der Merwe, N. J., Lee-Thorp, J. A. y Lanham, J. 1987. Nitrogen isotope ecology in southern Africa: implications for environmental and dietary tracing. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 51: 2707-2717.
- Sedlmayr, J. C. y Witmer, L. M. 2001. Homology and evolution of cephalic vasculature in Archosauria. *Journal of Morphology* 248(3): 282.
- Seymour, K. 1989. Panthera onca. Mammalian Species 340: 1-9.
- Simpson, G. G. 1971. Clasificación, terminología y nomenclatura provinciales para el Cenozoico mamalífero. Revista Asociación Geológica Argentina 26: 281-297.

Simpson, G. G. 1980. *Splendid Isolation: the Curious History of South American Mammals*. Yale University Press, New Haven. 166 pp.

- Simpson, G. G. y C. Paula Couto. 1957. The mastodonts of Brazil. Bulletin of the American Museum of Natural History 112: 125-190.
- Sisson, S. y Grossman, J. D. 1982. *Anatomía de los animales domésticos*. Tomo I. Salvat Editores. Barcelona. 1335 pp.
- Smith, J. M. y Savage, J. G. 1956. Some locomotory adaptations in mammals. *Journal of the Linnean Society of London* 42: 603-622.
- Soliani Jr., E. 1973. Geologia da Região de Santa Vitória do Palmar, RS, e a Posição Estratigráfica dos Fósseis de Mamíferos Pleistocênicos. Tesis de Maestría Geociencias, Universidad Federal do Rio Grande do Sul.

- Soliani Jr., E. y Jost, H. 1974. Mamíferos pleistocênicos e sua posição estratigráfica na Planície Costeira do R.G.S., SE do Brasil. Primer Congresso Argentino de Paleontologia y bio-estratigrafia, Tucumán, Argentina. Atlas Tomo II: 569-574.
- Soibelzon, E., Prevosti, F. J., Bidegain, J. C, Rico, Y., Verzi, D. H. y Tonni, E. P. 2009 (en prensa). Correlation of late Cenozoic sequences of southeastern Buenos Aires province: Biostratigraphy and magnetostratigraphy. *Quaternary International*.
- Soibelzon, L. H. 2004. Revisión sistemática de los Tremarctinae (Carnivora, Ursidae) fósiles de América del Sur. Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales 6 (1): 107-133.
- Soibelzon L. H. y Tartarini V. B. (en prensa). Estimación de la masa corporal de las especies de osos fósiles y actuales (Ursidae, Tremarctinae) de América del Sur. Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales.
- Soibelzon, L. H., Tonni, E. P. y Bond, M. 2005. The fossil record of South American short-faced bears (Ursidae, Tremarctinae) *Journal of South American Earth Sciences* 20: 105-113.
- Sokal, R. R. y Rohlf, F. J. 1979. Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. H. Blume Ediciones, Madrid. 832 pp.
- Soria, M. F. (h) (2001). Los Proterotheriidae (Litopterna, Mammalia): sistemática, origen y filogenia. Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales 1: 1-167.
- Sponheimer, M. y. Lee-Thorp, J. A. 1999a. The alteration of enamel carbonate environments during fossilization. *Journal of Archaeological Science* 26: 143-150.
- Sponheimer, M., K. E. Reed, y Lee-Thorp, J. A. 1999. Combining isotopic and ecomorphological data to refine bovid paleodietary reconstruction: a case study from the Makapansgat Limeworks hominin locality. *Journal of Human Evolution* 36: 705-718.
- Spoturno, J., Oyhantçabal, P., Goso, C., Aubet, N., Huelmo, S. y Morales, E. 2004. Proyecto 6019.
 Mapas geológicos y de recursos minerales del departamento de Montevideo a escala 1/50.000 y de Canelones y San José a escala 1/100.000. Acuerdo de cooperación científica y técnica Facultad de Ciencias (U. de la R.)-Dirección Nacional de Minería y Geología (M.I.E.M.).
 Ministerio de Educación y Cultura-C.O.N.I.C.yT. Departamento de Proyectos de Investigación. Fondo Clemente Estable.
- Stirling, I. 1975. Factors affecting the evolution of social behaviour in the Pinnipedia. Rapports Procès-Verbaux Réunions Conseil Int. Exploration Mer 169: 205-212.
- Stock, C. 1917. Further observations on the skull structure of mylodonts sloths from Rancho La Brea. University of California Publications, Bulletin of the Department of Geology 10: 165-178.
- Teisseire, A. 1930. Contribución al estudio de la geología y de la paleontología de la República Oriental del Uruguay. Región de Colonia. Palacio del Libro. Montevideo. 157 pp.
- Toledo, P. Mann de. 1996. Locomotory patterns within the Pleistocene sloths. Tesis doctoral Universidad de Colorado, Boulder.

- Tonni, E. P. 1999. Pasado y presente de la estratigrafía del Cenozoico superior de la región Pampeana. Simposio Obra de los hermanos Ameghino, XV Jornadas de Paleontología de Vertebrados. La Plata-Luján, 11-19.
- Tonni, E. P. 2007. Los conceptos estratigráficos de Ameghino un siglo después. Resúmenes de las VI Jornadas Bonaerenses de Geología y Geofísica, 17. Mar del Plata.
- Tonni, E.P., Alberdi, M. T., Prado, J. L., Bargo, M. S., Cione, A. L. 1992. Changes on mammal assemblages in the pampean region (Argentina) and their relation with the Plio-Pleistocene boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 147: 257-281.
- Tonni, E. P., Berman, W. D., Fidalgo, F., Goin, F. J. y Quiroga, J. C., 1987. La Fauna Local Centinela del Mar y una nueva unidad mamífero para el Pleistoceno tardío de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Actas X Congreso Geológico Argentino 3: 175-177.
- Tonni, E. P. y Cione, A. L. 1997. Did the Argentine Pampean ecosystem exist in the Pleistocene? *Current Research in Pleistocene*, 14: 131-133.
- Tonni, E. P. y Cione, A. L. 1999. Introduction. En: Rabassa, J. y Salemme, M. (eds.), *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 1: 1-3.
- Tonni, E. P., A. L. Cione, y A. J. Figini. 1999a. Predominance of arid climates indicated by mammals in the pampas of Argentina during the Late Pleistocene and Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 95: 179-194.
- Tonni, E. P. y Fidalgo, F. 1979. Consideraciones sobre los cambios climáticos durante el Pleistoceno tardío-Reciente en la Provincia de Buenos Aires. Aspectos Ecológicos y Zoogeográficos Relacionados. *Ameghiniana* 15 (1-2): 235-253.
- Tonni, E.P., Huarte, R. A., Carbonari, J. E. y Figini, A. J. 2003. New radiocarbon chronology for the Guerrero Member of the Luján Formation (Buenos Aires, Argentina): palaeoclimatic significance. *Quaternary International*, 109-110: 45-48.
- Tonni, E. P., Nabel, P., Cione, A. L., Etchichury, M., Tofalo, R., Scillato-Yané, G., San Cristóbal, J., Carlini, A. y Vargas, D. 1999b. The Ensenada and Buenos Aires formations (Pleistocene) in a quarry near La Plata, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 12: 273-291.
- Tonni, E. P., J. L. Prado, A. N. Menegaz y M. C. Salemme. 1985. La unidad mamífero (Fauna) Lujanense. Proyección de la estratigrafía mamaliana al cuaternario de la región pampeana. *Ameghiniana*, 22: 255-261.
- Ubilla, M. 1996. Paleozología del Cuaternario continental de la cuenca norte del Uruguay: biogeografía, cronología y aspectos climático-ambientales. Tesis doctoral inédita. PEDECIBA, UdelaR.
- Ubilla, M. 2001a. Comment on 'The continental Uruguayan Cenozoic: an overview' by D. Panario and O. Gutiérrez. *Quaternary International* 76/77: 259-260.
- Ubilla, M. 2001b. Edades TL/OSL y ¹⁴C de sedimentos fosilíferos del Norte de Uruguay (Pleistoceno tardío, formación Sopas): su congruencia e implicancias en la reconstrucción climática y ambiental. *II Jornadas del Cenozoico SUG/INGEPA-UNCIEP*: 83-86. Montevideo.

- Ubilla, M. 2004. Mammalian biostratigraphy of Pleistocene fluvial deposits in northern Uruguay, South America. *Proceedings of the Geologists' Association* 115: 347-357.
- Ubilla, M. y Alberdi, M. T. 1999. *Hippidion* sp. (Mammalia, Perisodactyla, Equidae) en sedimentos del Pleistoceno superior de Uruguay (Edad Mamífero Lujanense). *Estudios geológicos* 46: 453-464.
- Ubilla, M. y Perea, D. 1999. Quaternary vertebrates of Uruguay: a biostratigraphic biogeographic and climatic overview. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 75-90.
- Ubilla, M., Perea D., Goso Aguilar C. y Lorenzo, N. 2004. Late Pleistocene vertebrates fron northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction. *Quaternary International* 114: 129-142.
- Ubilla, M., Piñeiro, G. y Quintana, C. A. 1999. A new extinct species of the genus Microcavia (Rodentia, Caviidae) from the upper Pleistocene of the Northern basin of Uuguay, with paleobiogeographic and paleoenvironmental comments. *Studies Neotropical Fauna & Environment* 34: 141: 149.
- Ubilla, M. y Rinderknecht, A. 2001. Consideraciones sobre el género *Galea* Meyen 1831 (Rodentia, Caviidae), su registro en el Pleistoceno de Uruguay y descripción de una nueva especie extinguida. *Boletín de la Real sociedad Española de Historia Natural (Sec. Geol.)* 96 (3-4): 111-122.
- Van der Merwe, N. J. 1982. Carbon isotopes, photosynthesis, and archaeology. *American Scientist* 70: 596-606.
- Van Dijk, M. A. M., Paradis E., Catzeflis F. y De Jong, W.W. 1999. The virtues of gaps: xenarthran (Edentate) monophyly supported by a unique deletion in alpha A-crystallin. *Systematic Biology* 48: 94-106.
- Verzi, D., Deschamps, C. 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.
- Verzi, D. y Lezcano, M. 1996. Status sistemático y antigüedad de "Megactenomys" kraglievichi Rusconi, 1930 (Rodentia, Octodontidae). Revista del Museo de La Plata (Nueva Ser., Paleontol.) 9: 239-246.
- Vizcaíno S. F. 1995. Identificación específica de las "mulitas", género Dasypus L. (Mammalia, Dasypodidae), del noroeste argentino. Descripción de una nueva especie. Mastozoología Neotropical. 2: 5-13.
- Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S. y Cassini, G. H. 2006. Dental occlusal surface area in relation to body mass, food habits and other biological features in fósil xenarthrans. *Ameghiniana* 43 (1): 11-26. Buenos Aires.
- Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S. y Fariña, R. A. 2008. Form, function, and paleobiology in xenarthrans. En: Vizcaíno, S. F. y Loughry, W. J. (eds.), *The biology of the Xenarthra*, 86-99. University Press of Florida.

- Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S., Kay, R. F. y Milne, N. 2006. The armadillos (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae) of the Santa Cruz Formation (early-middle Miocene): An approach to their paleobiology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 237: 255-269.
- Vizcaíno, S. F., De Iuliis, G. y Bargo, M. S. 1998. Skull Shape, masticatory Appatus, and Diet of Vassalia and Holmesina (Mammalia: Xenarthra: Pampatheriidae). When Anatomy Constrains Destiny. Journal of Mammalian Evolution 5 (4): 293-321.
- Vizcaíno, S. F., Fariña, R. A., Bargo, M. S. y De Iuliis, G. 2004. Phylogenetical assessment of the masticatory adaptations in Cingulata (Mammalia, Xenarthra). *Ameghiniana* 41: 651-664.
- Vizcaíno, S. F., Fariña, R. A. y Fernicola, J. C. Young Darwin and the ecology and extinction of Pleistocene South American fossil mammals. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 64: 160-169.
- Vizcaíno, S. F., Fariña, R. A. y Mazzeta, G. 1999. Ulnar dimensions and fossoriality in armadillos and other South American mammals. *Acta Theriologica* 44: 309-20.
- Vizcaíno, S. F. y Loughry, W. J. (eds.) 2008. The biology of the Xenarthra. University Press of Florida. 370 pp.
- Vizcaíno, S. F., Milne, N. y Bargo, M. S. 2003. Limb reconstruction of *Eutatus seguini* (Mammalia, Dasypodidae): paleobiological implications. *Ameghiniana* 40: 89-101.
- Vizcaíno S. F., Zárate, M., Bargo. M. S. y Dondas, A. 2001. Pleistocene large burrows in the Mar del Plata area (Buenos Aires Province, Argentina) and their probable builders. En: Vizcaíno, S. F., Fariña, R. A. y Janis, C. (eds.), Biomechanics and paleobiology of vertebrates. *Acta Palaeontologica Polonica* 46: 157-169.
- Vucetich, M. G. y Verzi, D. 1995 Los roedores caviomorfos. En: Alberdi, M. T, Leone, G. y Tonni, E.
 P. (eds.), Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Monografías 12: 47-74. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Walther, K. 1914. Über das Alter und den geologischen Charakter der sogenannten Pampasformation in Uruguay. *N. Jb. Mineral. Geol. Paläontol.* 2: 100-126.
- Wang, X, Tedford, R. H. y Taylor, B. E. 1999. Phylogenetic Systematics of the Borophaginae (Carnivora: Canidae). Bulletin of the American Museum of Natural History 243: 1-391.
- Webb, D. 1985. The interrelationships of tree sloths and ground sloths En: Montgomery, G. G (ed.), The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilinguas, 105-112. Smithsonian Institution Press.Washington (D.C.).
- Webb, D. 1989. Osteology and relationships of *Thinobadistes segnis*, the first mylodont sloth in North America. En: Redford, K. H. y Eisenberg, J. F. (eds), *Advances in neotropical mammalogy*, 469-532. Sandhill Crane Press. Gainesville, FL.
- Wedden, S. E., Ralphs, J. R. y Tickle, C. 1988. Pattern formation in the facial primordia. *Development* 103 Supplement: 31-40.

- Weis-Fogh, T. y Alexander, R. McN. 1977. The sustainable power output obtainable from striated muscle. En: Pedley, T. J. (ed.), *Scale Effects in Animal Locomotion*, 511-525. Academic Press. London.
- Weishampel, D. B., Dodson, P. y Osmólska, H. 1990. *The Dinosauria*. Berkeley: University of California Press. 861 pp.
- Wellnhofer, P. 1991. The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs. New York: Crescent Books. 192 pp.
- Wetzel, R. M. 1977. The chacoan peccary *Catagonus wagneri* (Rusconi). Bulletin Carnegie Museum Natural history 3: 1-36.
- Wetzel R. M. 1985. The identification and distribution of recent Xenarthra (Edentata). En: Montgomery, G. G. (ed), *The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilinguas*, 5-21. Smithsonian Institution Press. Washington (D.C.).
- Wiley, E. O. 1981. Phylogenetics: The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics. John Wiley and Sons. New York. 439 pp.
- Wiley, E. O., Siegel-Causey, D., Brooks, D. R. y Funk, V. A. 1991. The Compleat Cladist: A Primer of Phylogenetic Procedures. Lawrence: University of Kansas Museum of Natural History Special Publication 19.
- Villwock, J. A. Tomazelli, L. J. Loss, E. L., Dehnhardt, E. A, Horn, N.O. Bachl, F. A. y Dehnhardt, B. A. 1986. En: Rabassa, J. (ed.). Geology of the Rio Grande do Sul Coastal Province. *Quaternary of the South America and Antartic Peninsula* 4: 79-97.
- Windle, B. C. A. y Parsons, F. G. 1899. On the myology of the Edentata. Parte I, Muscles of the head, neck, and fore limb *Proceedings of the Zoological Society of London*: 314-339 y Parte II, Muscles of the hind limbs and summary of conclusions respecting the musculature of the order. *Proceedings* of the Zoological Society of London: 990-1017.
- Witmer, L.M. 1992. Ontogeny, Phylogeny, and Air Sacs: The Importance of Soft-Tissue Inferences in the Interpretation of Facial Evolution in Archosauria. Tesis doctoral inédita. Baltimore: Johns Hopkins University School of Medicine.
- Witmer, L. M. 1995a. The Extant Phylogenetic Bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. En: Thomason, J. J. (ed.), *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*, 19-33 Cambridge University Press. New York.
- Witmer, L. M. 1995b. Homology of facial structures in extant archosaurs (birds and crocodilians), with special reference to paranasal pneumaticity and nasal conchae. *Journal of Morphology* 225: 269-327.
- Witmer, L. M. 1997. The evolution of the antorbital cavity of archosaurs: a study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity. Memoirs of the Society of Vertebrate Paleontology, *Journal of Vertebrate Paleontology* 17(Supplement to 1): 1-73.
- Witmer, L. M., Sampson, S. D. y Solounias, N. 1999. The proboscis of tapirs (*Tapirus terrestris*): a case study in novel narial anatomy. *Journal of Zoology* 249: 249-267.

- Witmer, L. M., Chatterjee, S., Franzosa, J. y Rowe, T. 2003. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behaviour. *Nature* 425: 950-953.
- Wood, B. A., Li, Y. y Willoughby, C. 1991. Intraspecific variation and sexual dimorphism in cranial and dental variables among higher primates and their bearing on the hominid fossil record. *Journal* of Anatomy 174: 185-205.
- Wolpert, L. 1983. Constancy and change in the development and evolution of pattern. En: Goodwin,B. C., Holder, N. y Wylie, C. C. (eds.), *Development and Evolution*, 47-57. Cambridge University Press.
- Zárate, M., Espinosa, M. y Ferrero, L. 1995. La Horqueta II, río quequén grande: ambientes sedimetarios de la transición Pleistoceno-Holoceno. *Actas IV Jornadas Geologia y Geofísica Bonaerenses* 195-204.
- Zazzo, A., Bocherens, H., Brunet, M., Beauvilain, A., Billiou, D., Mackaye, H. T., Vignaud, P. y Mariotti, A. 2000. Herbivore paleodiet and paleoenvironmental changes in Chad during the Pliocene using stable isotope ratios of tooth enamel carbonate. *Paleobiology* 26: 294-309.
- Zurita, A. E., Carlini, A. Scillato-Yané, G. J. y Tonni, E. P. 2004. Mamíferos extintos del Cuaternario de la provincia del Chaco (Argentina) y su relación con aquéllos del este de la región pampeana y de Chile. *Revista Geológica de Chile* 31: 65-87.
- Zurita, A. E., Scillato-Yané, G. J. y Mones, A. 2007. Aspectos nomenclaturales de la Familia Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra): el caso de *Sclerocalyptus* Ameghino, *Hoplophorus* Lund y la Tribu Sclerocalyptini. Ameghiniana 44 (1): 241-244.

APÉNDICE

9. 1. Listado de materiales relevados pertenecientes a la provincia de Buenos Aires, Argentina.

Taxón original	Taxón sinonimizado	Colección	$\mathbf{N}^{\mathbf{o}}$	Descripción	Localidad	Procedencia estratigráfica
Akodon	Akodon	MLP	79-V-11-2	Porción maxilar izq con M1	Paso de Otero, Lobería	Lujanense
Arctodus	Arctotherium	MACN Pv	18599	Varias porciones de cráneo y mandíbula casi completa	Morón	Lujanense
Arctotherium	Arctotherium	MACN A	2180	Canino	Luján	Fm. Luján
Arctotherium	Arctotherium	MLP	00-VIII-15-1	Fragmento de cráneo con I1 y 3, C, P4 y M1 roto;	Cantera Medula, margen izq	4,5 m de profundidad,
				fragmento M2 izq, I2, C roto, M1-2 der. Fragmento	Arroyo Gutiérrez, Ezpeleta Pdo	limos pardo verdosos
				de hemimandíbula izq con m1-3; fragmento sínfisis	Quilmes, prov Bs. As.	Lujanense? (Pleistoceno
				mand con ambos caninos restaurados y ambos i1; i3 der.		medio a tardío)
				Varios fragmentos de dientes sueltos, p4 izq, m1 y 3 der		
Calomys	Calomys	MLP	86-IX-1-2	M3 der	Estancia El Recuerdo, Pdo de	Lujanense, Fm. Las
					Baradero, Bs. As.	Escobas
Calomys	Calomys	MLP	79-V-11-2	Porción maxilar izq con M1	Paso de Otero, Lobería	Lujanense
Canis	Canis	MLP	80-VIII-13-78	Porción olecraneana de ulna derecha	Paso Otero (aguas arriba,	Miembro Guerrero, Fm.
					Zanjón Seco)	Luján (pardo)
Canis	Canis	MLP	52-IX-27-10	Parte anterior de rama mandibular izq con el canino y	La Cortada Río Salado	Lujanense
				premolares	(Esperanza)	
Cerdocyon	Cerdocyon	MLP	10-56	P1-4 y m1-2 izq	La Plata	Luján
Cervidae morfotipo A	Cervidae	MLP	80-VIII-13-79	Astrágalo izq, extremo proximal de tibia, falange	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
	morfotipo A			proximal, vértebras		Luján (L. Pardo basal)
Cervidae morfotipo A	Cervidae	MLP	80-VIII-13-33	Astrágalo izq y porción de astrágalo der	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
	morfotipo A					Luján (L. Pardo basal)
Cervidae morfotipo A	Cervidae	MLP	80-VIII-13-31	Falange II	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
	morfotipo A					Luján (L. Pardo basal)
Cervidae morfotipo A	Cervidae	MLP	80-VIII-13-29	Astrágalo der	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
	morfotipo A					Luján (L. Pardo basal)
Cervidae morfotipo A	Cervidae	MLP	80-VIII-13-26	Metacarpo der	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
	morfotipo A					Luján (L. Pardo basal)
Cervidae morfotipo A	Cervidae	MLP	86-III-25-25	Fragmento distal de tibia izq	Arroyo Tapalqué, Olavarría	Lujanense, Unidad
	morfotipo A					mamífero Lujanense,
						perfil 17 nivel 2 de B2
Cervidae morfotipo A	Cervidae	MLP	86-III-25-24	Fragmento distal de húmero izq	Arroyo Tapalqué, Olavarría	Lujanense, Unidad
	morfotipo A					mamífero Lujanense,

						perfil 17 nivel 2 de B2
Cervidae morfotipo B	Cervidae	MLP	80-VIII-13-42	Porción distal de húmero der	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
-	morfotipo B					Luján (L. Pardo basal)
Cervidae morfotipo B	Cervidae	MLP	80-VIII-13-24	Sínfisis mandibular, rama der	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
-	morfotipo B					Luján (L. Pardo basal)
Cervidae morfotipo B	Cervidae	MLP	85-II-10-11	Vértebra dorsal	Confluencia Quequén Salado-	Miembro Guerrero, Fm.
_	morfotipo B				Indio Rico	Luján
Chaetophractus	Chaetophractus	MACN Pv	5708	Porción del cráneo y mandíbula con dientes, numerosos		Lujanense
-	*			huesos del esqueleto y placas aisladas de caparazón		
Chaetophractus	Chaetophractus	MLP	86-IX-1-1	Placa	Estancia El Recuerdo, Pdo.	Fm. Las Escobas
_	-				Baradero prov Bs. As.	(removido del Lujanense)
Chaetophractus	Chaetophractus	MLP	69-VII-22-1	Cráneo casi completo	Olivera Bs. As.	Lujanense
Chaetophractus	Chaetophractus	MLP	69-VIII-25-4	Porción de escudete pelviano	Baradero prov Bs. As.	Pampeano superior
Conepatus	Conepatus	MACN Pv	5727	Porciones de cráneo con varios molares	Arroyo Tapalqué	Lujanense
Ctenomys	Ctenomys	MACN Pv	1852	Dos porciones de la coraza	Olivos-Toscas del Río de la	Lujanense
_	-			-	Plata	
Ctenomys	Ctenomys	MLP	80-VIII-13-59	Rama mandibular der y molariformes sueltos	Paso Otero	M Guerrero, Fm. Luján
	C C			·		(L. Pardo basal)
Ctenomys	Ctenomys	MLP	60-VI-14-19	Gran parte de cráneo y mandíbula con casi toda su	Paso La Margarita y el Arroyo	Pampeano superior
_	-			dentadura	Sauce Grande, al norte del ex	
					puente de piedra	
Ctenomys	Ctenomys	MLP	63-VI-10-44		Indio Rico 150 m aguas abajo	Lujanense
					de este Arroyo en su	
					desembocadura con el río	
					Quequén Salado	
Ctenomys	Ctenomys	MLP	52-X-6-45	Rama mandibular y fémur	Quequén Salado, puente de	Lujanense (nivel Inferior)
					Oriente	
Ctenomys	Ctenomys	MLP	63-VI-10-56	Cráneo y mand parcialmente completos unidos por la	Río Quequén Salado 150 m	Lujanense
				ganga	aguas debajo de la confluencia	
					con Indio Rico. Marrón limoso	
Ctenomys	Ctenomys	MLP	71-X-17-9	Rama mandibular y húmero	Paso Otero Río Quequén	Lujanense nivel
					grande Partido de Lobería	conglomerádico
Didelphis	Didelphis	MACN A	823	Mandíbula derecha		Lujanense
Dinocynops	Canis	MACN Pv	500	Cráneo con la dentadura (falta el canino y el molar		Fm. Pampeana. Piso
				carnicero derechos y 3 incisivos); mandíbula derecha con		Lujanense
				los molares (canino destrozado) y tibia.		
Doedicurus	Doedicurus	MACN Pv	2762	Cráneo, mandíbula con los dientes, caparazón cefálica,	Río Salado	Lujanense
				gran parte de la coraza y huesos del esqueleto.		

Doedicurus	Doedicurus	MACN Pv	2821	Tubo vertebral	Río Salado	Lujanense
Doedicurus	Doedicurus	MACN Pv	6071	Rama mandibular derecha con las muelas; húmero;	Balcarce, Arroyo Grande	Lujanense
				porción de ulna y algunas placas		
Doedicurus	Doedicurus	MACN Pv	6744	Pequeña porción de coraza con impresiones de la	Río Salado	Fm. Pampeana superior
				epidermis		
Doedicurus	Doedicurus	MACN Pv	9644	Cráneo, una rama mandibular, tubo vertebral, molares y	Margen derecho del Río	Pampeano superior
				gran parte de la coraza (compresiones epidérmicas sobre	Quequén Salado, a una legua y	
				la coraza; fotografías del cráneo y coraza en "La Prensa")	media del mar. Pampeano	
					lacustre; barros azulados y	
					arenas	
Doedicurus	Doedicurus	MACN Pv	9654	Tibia-fibula	Barrancas Quequén Salado,	Pampeano superior
					cerca Paso del Médano	
Doedicurus	Doedicurus	MACN Pv	9656	Tibia incompleta	Barrancas Quequén Salado,	Pampeano superior
					cerca Paso del Médano	
Doedicurus	Doedicurus	MACN Pv	9661	Astrágalo	Barrancas Quequén Salado,	Pampeano superior
					cerca Paso del Médano	
Doedicurus	Doedicurus	MACN Pv	10526	Metápodo	Quequén Grande	Pampeano superior
Doedicurus	Doedicurus	MACN Pv	15394	Varias porciones del caparazón, porciones de la pelvis,	Arrecifes	Lujanense
				varias vértebras lumbares y parte anterior de la rama		
			00 XHIX 40 47	mandibular derecha	D	
Doedicurus	Doedicurus	MLP	80-VIII-13-17	Ulna der incompleta	Paso Otero	M Guerrero, Fm. Luján
D //) G D	50 X 0 07			(L. Pardo basal)
Doedicurus	Doedicurus	MLP	52-X-3-86	Placa	Entre Arroyo Chocari y	Lujanense
D //) G D	50 111 05 0		Malacara Bs. As.	
Doedicurus	Doedicurus	MLP	52-1X-27-2	Rama mandibular izq solo le faltan los 2 molares	Cerca de la desembocadura del	Lujanense
) (T D	04 TT 5 4	anteriores	rio Quequen Salado Bs. As.	
Doedicurus	Doedicurus	MLP	81-11-5-4	libia y fibula der	Margen 12q Arroyo El pescado	Fm. Loberia (Lujanense)
					castigado, campo de Nielssen,	
) (T D			Pdo. San Cayetano prov Bs. As.	
Doedicurus	Doedicurus	MLP	81-11-5-6	2 porciones de tibia-tibula, 3 metatarsos, cuboides y	Margen izq Arroyo El pescado	Lujanense
				porcion de calcaneo	castigado, campo La Balbina,	
D l^{\prime}	D l^{*}	MUD	FF VIII 10 10	D '' 1' 1 1 1 '	Pdo. San Cayetano prov Bs. As.	D :
Dolaicurus	Doeaucurus		55-V111-12-18 1492	Porcion distal de numero	Salto BS. AS.	Pampeano superior
Dolicholis	Dolicholis	MACN A	1482	Mandibula	Lujan	Lujanense
Douchous	Dollchotis	MACN PV	1070	iviancipula con los dientes, gran parte de craneo,		Lujanense
				numeros, temur y parte de otro, uma, radios, vertebras y		
Delishetia	Dolishoti-	MID	90 VIII 12 91	Calaínas dar	Page Otore Oueguée	M Culouro Em Leife
Dollenous	Douchous	MLP	0U-V111-13-81	Calcaneo der	Paso Otero, Quequen aguas	M Guerrero, Fm. Lujan

					arriba Zanjón Seco	(L. Pardo basal)
Dusicyon	Dusicyon	MACN A	11663	Mandíbula izquierda prácticamente completa	La Plata	Pampeano superior
Dusicyon	Dusicyon	MACN Pv	6240	Rama mandibular izquierda imperfecta con el molar	Arroyo Grande. Balcarce	Lujanense
				carnicero		
Dusicyon	Dusicyon	MACN Pv	6728	Porción de rama mandibular izquierda con gran parte de	Tapalqué	Lujanense
				la dentadura y porción anterior de rama mandibular		
				derecha con el canino y dos premolares		
Dusicyon	Dusicyon	MACN Pv	6729	Rama mandibular derecha, con el canino y los molares	Tapalqué	Lujanense
				excepto el último	-	
Dusicyon	Dusicyon	MACN Pv	10851	Paladar con molares, el M1 y C1	Miramar	Pampeano superior
Equus	Equus	MACN A	2158	Molar inferior	Luján	Fm Luján
Equus	Equus	MACN A	2324	I1	Luján	Fm. Luján. Lujanense
Equus	Equus	MACN A	11554	Un diente	Luján	Lujanense
Equus	Equus	MACN Pv	202	Metatarso	Mercedes	Miembro Guerrero
Equus	Equus	MACN Pv	5034	Porción incisiva con dientes	Chascomús	Lujanense
Equus	Equus	MACN Pv	6116	Porción de rama mandibular izquierda con cinco molares	Arroyo Tapalqué	Lujanense
				porción de rama mandibular derecha con dos molares		
Equus	Equus	MACN Pv	6741	Porción de maxilar con los incisivos y caninos	Las Conchas	Lujanense
Equus	Equus	MACN Pv	8865	Astrágalo	Arroyo Pantanoso, campo el	Pampeano superior
	-		0.400		Cero; Balcarce	
Equus	Equus	MACN Pv	9683	Porciones proximal y distal de húmero, porción pelvica	Barranca derecha del Quequen	Pampeano superior
					Salado, cerca de Paso del	
E	E	MACNID	0/05	ה יין דין אריים אין	Medano	D ('
Equus	Equus	MACN Pv	9685	Porcion mandibular con molares, atlas, astragalo,	Barrancas del Quequen Salado,	Pampeano mas superior
E	E	MACNID	0/0/	porciones de femur, vertebras y tragmentos de nuesos	cerca de Paso del Medano	D ('
Equus	Equus	MACN Pv	9686	Sinfisis mandibular y molares	Barrancas del Quequen Salado,	Pampeano mas superior
	<u> </u>	MACNI D	0(97		Demonstra del Occasión Salada	De se
Equus	Equus	MACN PV	9087	Trozo mandibular con dos molares	barrancas del Quequen Salado,	Pampeano mas superior
Eauna	Eaur	MACNID	0705	Mitad distal da húmana	Ouequée Salada Dasa dal	Damagana gunanian
Equus	Equus	MACN PV	9703	Mitad distai de numero	Quequen Salado, Paso del	Pampeano superior
Eaure	Eaure	MACN Dr	0739	Des melares superiores		Dampagno suparior
Equus	Lquus	MACIN FV	9738	Dos molares superiores	desembogadura	Fampeano supenor
Eauns	Faus	MACN Dy	0744	Un moler superior y quatro inferiores	Barranças Quaguán Salado:	Dampagno superior
Liquis	Lquus		2/44	On molar superior y cuarto interiores	cerca del Paso del Médano	i ampeano supenoi
Fauns	Fauus	MACN Pv	10441	Rama mandibular con cuatro molares	Río Luián, cerca de Luián	Luianense
Equis	Equus	MACN Pv	10528	Extremo distal de húmero	Quequén Grande	Pampeano superior
Equis	Equus (A)	MIP	6-{502	Extremidad distal de metapodio	Arrovo Chelforó Avacucho	Miembro Guerrero Em
шунны	Lynns (21)	111111	0-102	Extremitiat de metapoulo	million matching actions	memoro Ouerrero, Fill.

					prov Bs. As.	Luján. Lujanense.
Equus	Equus (A)	MLP	6-498	Extrem distal de húmero	Arroyo Chelforó Ayacucho	Miembro Guerrero, Fm.
_					prov Bs. As.	Luján. Lujanense.
Equus	Equus (A)	MLP	6-281	P2 izq	Baradero	Pampeano superior
Equus	Equus (A)	MLP	52-IX-29-89	Porción masticatoria de molar sup	Paso del Médano, Quequén Salado	Lujanense parte inf
Equus	Equus (A)	MLP	52-IX-29-58	Maxilar der con todos los molares y porción de rama mandibular con 5 molarif	Quequén Salado, prov Bs. As.	Lujanense
Equus	Equus (A)	MLP	42-VI-24-16	Gran parte de mandíbula con 6 molariformes y fragmento del atlas y axis	Tres Arroyos, prov Bs. As.	Pampeano superior
Equus	Equus (A)	MLP	63-VI-10-61	Sínfisis mand con los incisivos y caninos	Río Quequén Salado, margen der , 400 m al N de la desembocadura con el Indio Rico	Lujanense
Equus	Equus (A)	MLP	63-VI-10-62	Parte de vértebra y una vértebra casi completa	Río Quequén Salado, margen der, 450 m al N de la desembocadura con el Indio Rico	Lujanense
Equus	Equus (A)	MLP	63-VI-10-63	2 vértebras incompletas y parte de otro hueso	Río Quequén Salado, margen der, 150 m aguas debajo de la desembocadura con el Indio Rico	Lujanense
Equus	Equus (A)	MLP	63-VI-10-64	Extremidad prox de ulna der	Río Quequén Salado, 400 m aguas arriba de la desembocadura con el Indio Rico	Lujanense
Equus	Equus (A)	MLP	99-VII-2-1	Molar	Cañada del Toro, Cobos, Campo Agalla Hermanos	Miembro Guerrero (Luján rojo)
Equus	Equus (A)	MLP	87-XI-23-1	Metápodo	Balneario Monte Hermoso algo al oeste del camping americano	Pleistoceno tardío sedemento rojizo arcillosos a nivel del mar
Equus	Equus (A)	MLP	86-II-25-1	2 molares	Arroyo Tapalqué Olavarría	Lujanense unidad mamífero Lujanense
Equus	Equus (A)	MLP	71-X-17-2	Fragmento mandibular con 3 molariformes	Paso Otero río Quequén Grande Pdo. de Lobería	Lujanense
Equus	Equus (A)	MLP	71-II-18-2	Molar superior	Pehuajó	Lujanense
Equus	Equus (A)	MLP	71-X-17-3	Porción distal de húmero	Paso Otero río Quequén Grande Pdo. de Lobería	Lujanense

Equus	Equus (A)	MLP	63-VI-10-17	Metápodo	Quequén Salado Indio Rico	Lujanense
Equus	Equus (A)	MLP	63-VI-10 18	Escápula	400 m aguas arriba confluencia Quequén Salado e Indio Rico. Río Quequén Salado	Lujanense
Equus	Equus (A)	MLP	55-VIII-12-11	Porción proximal escápula y falanges 2 y 3; todos los huesos corresponden a distintos individuos	Salto, prov Bs. As.	Pampeano superior
Equus (A)	Equus (A)	MLP	80-VIII-13-98	Fragmento de pelvis	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm. Luján
Equus (A)	Equus (A)	MLP	80-VIII-13-97	Premolar deciduo y elemento del metapodio	Paso Otero Zanjón Seco margen izq	Miembro Guerrero Fm. Luján
Equus (A)	Equus (A)	MLP	80-VIII-13-95	Fragmento distal metápodo	Paso Otero Zanjón Seco	Miembro Guerrero Fm. Luján (L. verde)
Equus (A)	Equus (A)	MLP	80-VIII-13-94	Porción distal de metápodo	Paso Otero Zanjón Seco	Miembro Guerrero Fm. Luján (L. verde)
Equus (A)	Equus (A)	MLP	80-VIII-13-93	Molariforme	Paso Otero Zanjón Seco (aguas arriba sobre Quequén)	Miembro Guerrero Fm. Luján (L. verde)
Equus (A)	Equus (A)	MLP	80-VIII-13-90	Autopodio	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm. Luján (L. verde)
Equus (A)	Equus (A)	MLP	80-VIII-13-89	Vértebra dorsal	Paso Otero 1' zanjón margen der	Miembro Guerrero Fm. Luján (L. verde)
Equus (A)	Equus (A)	MLP	80-VIII-13-88	Vértebra cervical	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm. Luián (L. verde)
Equus (A)	Equus (A)	MLP	80-VIII-13-87	M1	Paso Otero aguas arriba Zanjón Seco	Miembro Guerrero Fm. Luján (L. verde)
Equus (A)	Equus (A)	MLP	80-VIII-13-86	Tibia der porción proximal	Paso Otero aguas arriba Zanjón Seco	Miembro Guerrero Fm. Luján (L. verde)
Equus (A)	Equus (A)	MLP	86-III-25-90	Magnum derecho	Arroyo Tapalqué Olavarría	Lujanense unidad mamífero Lujanense perfil 12 nivelA
Equus (A)	Equus (A)	MLP	80-VIII-13-69	Falange proximal y porción proximal de escápula	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm. Luján (Lujanense pardo basal)
Equus (A)	Equus (A)	MLP	80-VIII-13-63	Falanges I y II	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm. Luján (L. Pardo basal)
Equus (A)	Equus (A)	MLP	80-VIII-13-42	Falange der	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm. Luján (L. verde)
Equus (A)	Equus (A)	MLP	86-III-25-17	Falange proximal	Arroyo Tapalqué Olavarría margen izq (10 m aguas arriba	Miembro Guerrero Fm. Luján

					del manantial)	
Equus (A)	Equus (A)	MLP	80-II-8-1	Porción isquiática de pelvis	Margen izq Quequén Saldo, 5	Gravilla de tosca que
1 ()	1 ()				km aguas arriba puente de	limita el "Platense"
					acceso a Oriente, prov Bs. As.	fluvial del "Lujanense"
					· •	Fm. Luján
Equus (A)	Equus (A)	MLP	85-I-30-1	Rama mandibular der y tibia	Río Sauce Grande prov Bs. As.	Lujanense
Equus (A)	Equus (A)	MLP	85-II-10-3	Extremo distal de tibia der	Confluencia Indio Rico	Miembro Guerrero Fm.
					Quequén Salado	Luján (L. verde)
Equus (A)	Equus (A)	MLP	85-II-10-4	Metatarso izq	Confluencia Indio Rico	Miembro Guerrero Fm.
					Quequén Salado	Luján (L. verde)
Equus (A)	Equus (A)	MLP	85-II-10-5	Vértebra cervical	Confluencia Indio Rico	Miembro Guerrero Fm.
					Quequén Salado	Luján (L. verde)
Equus (A)	Equus (A)	MLP	85-II-10-6	Vértebra cervical y metatarso 2	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján (L. verde)
Equus (A)	Equus (A)	MLP	85-II-10-7	Falanges II y III	Confluencia Indio Rico	Miembro Guerrero Fm.
					Quequén Salado	Luján (L. verde)
Equus (A)	Equus (A)	MLP	85-II-10-8	Extremo proximal de húmero izq	Confluencia Indio Rico	Miembro Guerrero Fm.
					Quequén Salado	Luján (L. verde)
Equus (A)	Equus (A)	MLP	82-XII-30-8	Escafoides der	Punta Hermengo Miramar	Miembro Guerrero Fm.
						Luján
Equus (A)	Equus (A)	MLP	85-II-10-9	Vértebra dorsal	Confluencia Indio Rico	Miembro Guerrero Fm.
					Quequén Salado	Luján (L. verde)
Equus ?	Equus ?	MACN A	2152	Tibia, astrágalo, vértebras, falanges, etc	Luján	Fm. Luján
Equus ?	Equus ?	MACN A	2153	Tibia, astrágalo, vértebras, falanges, etc	Luján	Fm. Luján
Equus ?	Equus ?	MACN A	2154	Tibia, astrágalo, vértebras, falanges, etc	Luján	Fm. Luján
Equus ?	Equus ?	MACN A	2155	Tibia, astrágalo, vértebras, falanges, etc	Luján	Fm. Luján
Equus ?	Equus ?	MACN A	2156	Tibia, astrágalo, vértebras, falanges, etc	Luján	Fm. Luján
Equus ?	Equus ?	MACN A	2157	Tibia, astrágalo, vértebras, falanges, etc	Luján	Fm. Luján
Eumylodon	Glossotherium	MACN Pv	999	Esqueleto casi completo	Mercedes	Pampeano superior
Eumylodon	Glossotherium	MACN Pv	1321	Escápulas; clavículas; húmero; ulnas; fémures; tibias;		Lujanense
				Fíbulas y huesecillos de los pies, juvenil		
Eumylodon	Glossotherium	MACN Pv	5031	Porción de molar	Chascomús	Lujanense
Eumylodon	Glossotherium	MACN Pv	5658	Costillas, huesecillos; falanges y otros restos de un	Mercedes	Lujanense
				especimen joven		
Eumylodon	Glossotherium	MACN Pv	5726	Dos porciones de maxilar con algunos alvéolos	Arroyo Tapalqué	Lujanense
Eumylodon	Glossotherium	MACN Pv	9651	Parte anterior de cráneo con el paladar y otras partes del	Margen izquierdo del Río	Pampeano superior
				mismo	Quequén Salado, cerca de Paso	
					del Médano; arenas sin	

					moluscos	
Eumylodon	Glossotherium	MACN Pv	9694	Porción proximal de escápula y caput humeralis, una	barrancas del Arroyo	Pampeano superior
				falange y otra ungueal	Claromecó, cerca de Tres	i i
				0, 0	Arroyos	
Eumylodon	Glossotherium	MACN Pv	10606	Mitad proximal de radio	Arroyo Grande, Balcarce	Pampeano superior
Eumylodon	Glossotherium	MACN Pv	10608	Hueso semilunar	Arroyo Grande, Balcarce	Pampeano superior
Eumylodon	Glossotherium	MACN Pv	11074	Cáneo completo y rama mandibular derecha del mismo	Arrecifes. Río Arrecifes	Lujanense
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-221	Ambos pies anteriores casi completos	Luján	Pampeano superior
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-178	Cráneo excepto huesos molares y dientes	Torquis prov de Bs. As.	Pampeano superior
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-175	Rama mandibular izq con alvéolos	Ayacucho prov Bs. As.	Pampeano superior
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-174	Porc rama mandibular izq con m1 a m3	· · ·	Pampeano superior
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-173	Rama mandibular der sin rama ascendente y con sínfisis		Pampeano superior
				y molares		
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-172	Rama mandibular der con todos los alvéolos	Luján prov Bs. As.	Pampeano superior
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-171	Porción anterior de rama mandibular der con alvéolos 1	í k	Pampeano superior
, i i i i i i i i i i i i i i i i i i i				y 2		
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-170	Rama mandibular der defectuosa, con todos los alvéolos		Pampeano superior
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-169	Rama mandibular der con los molares y parte de la	Luján prov Bs. As.	Pampeano superior
				sínfisis, falta parte de la rama ascendente	, 1	
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-167	Mandíbula muy imperfecta con todos los molares	Tapalqué	Pampeano superior
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-165	Mand casi completa, juvenil, faltan apófisis coronoides y	Arrecifes	Pampeano superior
				m izq		
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-163	Mand casi completa con m4 izq y alvéolos de los		Pampeano superior
				restantes molares		
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-160	Rama mandibular izq con m1 y los alvéolos de los otros		Pampeano superior
				molares		
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-159	Rama mandibular izq con m1 y alvéolos de los otros		Pampeano superior
				molares		
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-157	Porción ant del cráneo con m1 y m2 inf der	Luján	Pampeano superior
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-148	Cráneo incompleto, falta mitad anterior del rostro		Pampeano superior
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-147	Cráneo parc restaurado, incompleto, faltan ambos m1,		Pampeano superior
				m2 y m3 der		
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-144	Cráneo algo deficiente sin molares		Pampeano superior
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-143	Cráneo y mand, parte del esqueleto	Las Flores Prov Bs. As.	Pampeano superior
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-142	Cráneo y mandíbula		Pampeano superior
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-140	Cráneo, mandíbula y esqueleto	Olivera Bs. As. sobre ribera río	Pampeano superior
					Luján	
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-138	Cráneo, mandíbula y esqueleto, faltan pie izq y vértebras	San Antonio de Areco Bs. As.	Pampeano superior

				lumbares		
Eumylodon	Glossotherium	MLP	3-136	Cráneo y mandíbula con dentadura		Pampeano superior
Eutatus	Eutatus	MACN A	2273	Ulna	Luján	Lujanense
Eutatus	Eutatus	MACN A	2277	Una placa	Luján	Lujanense
Eutatus	Eutatus	MACN Pv	5264	Numerosas placas de la caparazón		Lujanense
Eutatus	Eutatus	MACN Pv	5715	Porción occipito - parietal	Arroyo Tapalqué	Lujanense
Eutatus	Eutatus	MACN Pv	10160a	Placas de la coraza, porciones en tibia, 4 vértebras, ulna, radio y tres vértebras	Barrancas del Río Luján ; entre Golney y Agote	Pampeano superior
Eutatus	Eutatus	MLP	62-VII-27-169	Falange ungueal	Destape de Cantera Sierra Chica, Olavarría	Pampeano superior
Eutatus	Eutatus	MLP	62-VII-27-168	3 placas del caparazón	Destape de Cantera Sierra Chica, Olavarría	Pampeano superior
Eutatus	Eutatus	MLP	62-VII-27-107	7 placas de la coraza	Santa Clara del Mar, pocos cm dentro del Lujanense	Pampeano superior
Eutatus	Eutatus	MLP	80-VIII-13-56	Placas de la coraza y falange	Paso Otero	Miembro Guerrero, Fm. Luján (L. verde basal)
Eutatus	Eutatus	MLP	49-XIII_6-64	Tibia izq y astrágalo der	Salto, Marcelino Ugarte	Pampeano superior
Eutatus	Eutatus	MLP	38-X-2-1	Caparazón, fémur, húmero, tibia, radio, calcáneo, metatarso y vértebras caudales	Mar del Sur	Pampeano superior
Eutatus	Eutatus	MLP	80-XI-20-3	Placa	Tres Arroyos, río Quequén Salado, Usina Oriente	Miembro Guerrero, Fm. Luján
Eutatus	Eutatus	MLP	71-X-17-10	2 placas	Paso Otero Quequén grande Pdo. de Lobería	Lujanense nivel conglomerádico
Eutatus ?	Eutatus ?	MACN Pv	19208	Restos de la coraza, columna vertebral y huesos largos	Barrio Sta. Brígida, a 8 cuadras de la Brigada Aérea Moreno, San Miguel	Lujanense
Felis	Felis	MACN Pv	852	Rama mandibular derecha y parte de la izquierda con caninos, molares del lado der y 2 molares del izq	Laguna Adela	Pampeano superior
Felis	Felis	MACN Pv	970	Cráneo y mandíbula con parte de la dentadura	Laguna "Las Encadenadas"	Lujanense
Felis	Felis	MACN Pv	2649	Cráneo sin el occiput, con 2 I, los dos C y los dos molares derechos defectuosos.	San Nicolás de los Arroyos	Pampeano superior
Felis	Felis	MACN Pv	10579	Gran parte de ulna-radio y huesos de una mano	Quequén Grande	Pampeano superior
Felis	Felis (Puma)	MLP	52:X-2-68	Falange	Quequén Salado, Paso del Médano Bs. As.	Lujanense
Felis	Felis (Puma)	MLP	91-IV-15-1	Hemimandíbula izq con p3- m1	Centinela del Mar Gral Alvarado	Nivel eólico superior por debajo de las arenas entrecruzadas Pleistoceno sup

Felis ?	Felis ?	MACN Pv	10536	Mitad distal de fémur (tamaño grande)	Quequén Grande	Pampeano superior
Galea	Galea	MLP	80-VIII-13-9	Maxilar der con molariformes	Paso Otero margen der	Conglomerado base del
					C C	Lujanense
Glossotherium	Glossotherium	MACN Pv	4423	Húmero derecho	Barrancas del Río Paraná	Lujanense
Glossotherium	Glossotherium	MACN Pv	9736	Extremo distal de tibia	Quequén Salado, Paso del	Pampeano superior
					Médano	
Glossotherium	Glossotherium	MACN Pv	9769	Astrágalo imperfecto, un semilunar y un metápodo	Quequén Salado, cerca de	Pampeano superior
					Oriente	
Glossotherium	Glossotherium	MACN Pv	12470	Calcáneo	Cauce del Río Salado	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MACN Pv	12582	Región occipital	Gorchs, F.C.S.	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MACN Pv	12715	Cráneo sin dentadura	Gorchs F.C.S. Río Salado	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-334	Lunatum		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-333	Lunatum		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-332	Lunatum		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-331	Lunatum	Ayacucho	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-330	Lunatum		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-329	Lunatum		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-327	Metacarpo II		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-326	Metacarpo II		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-325	Hueso radial del metacarpo		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-324	Hueso radial del metacarpo		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-323	Hueso radial del metacarpo		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-322	Hueso radial del metacarpo		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-320	MetacarpoV		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-319	MetacarpoV		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-318	MetacarpoV		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-317	Metacarpo IV		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-316	Metacarpo IV		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-315	Metacarpo IV		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-314	Metacarpo IV		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-313	Metacarpo IV		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-311	Hueso cubital, hueso metacarpal, metapodio II		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-310	Hueso cubital del metacarpo		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-308	Hueso cubital del metacarpo		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-307	Hueso cubital del metacarpo		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-306	Hueso cubital del metacarpo		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-305	Hueso cubital del metacarpo		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-304	Hueso cubital del metacarpo		Pampeano superior

Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-303	Metacarpo III		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-302	Metacarpo III		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-301	Metacarpo III		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-300	Metacarpo III		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-299	Metacarpo III		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-298	Metacarpo III		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-297	Manubrium external		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-296	Manubrium external		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-295	Fémur izq sin epífisis juveil	Tapalqué	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-294	Fémur der sin epífisis juvenil		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-293	Fémur izq sin epífisis juvenil		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-292	Fémur der sin epífisis juvenil		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-291	Fémur izq sin epífisis, juvenil		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-290	Tibia sin epífisis ejemplar juvenil		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-278	Dedo 2 pie der y metacarpo I y II mano izq		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-277	Astrágalo der	Ayacucho	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-276	Ambas ulnas		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-274	3 metapodios III		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-273	2 semilunares		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-270	Cuboides	Tapalqué	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-269	Patella izq		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-268	Patella izq	Luján	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-267	Calcáneo der juvenil	Olivera	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-266	Astrágalo izq incompleto		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-265	Astrágalo der		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-264	Astrágalo izq	Luján	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-263	Astrágalo der	Ayacucho	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-262	Calcáneo der		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-261	Calcáneo der		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-260	Calcáneo izq, navicular, cuboides, metatarso III, IV y V		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-259	Parte del mano der articulado en su ganga y con		Pampeano superior
				huesecillos dérmicos		
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-257	Escápula	Ayacucho	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-255	Escápula incrustada en tosca		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-254	4 dientes; 2 huesos del hioides, atlas, axis, y otras 2	Salto	Pampeano superior
				vértebras cervicales; 6 dorsales, varias costillas y		
				pociones, escápula, radio, fíbula con extremo distal		
				atrofiado y separado, manubrium y otros 5 segmentos		

				del esternón; 1 clavícula, 5 vértebras caudales		
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-253	Axis		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-251	Vértebra dorsal	Ayacucho prov Bs. As.	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-250	Atlas		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-249	Axis	Luján	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-247	Atlas, axis (anquilosado con 3a cervical) y 3 cervicales		Pampeano superior
				siguientes		
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-245	Astrágalo con incrustaciones de loess y huesecillos		Pampeano superior
				dérmicos		
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-244	Astrágalo izq		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-243	Astrágalo der		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-238	Fíbula		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-237	Ulna izq falta extremo distal	Arrecifes	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-236	Radio der		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-234	Tibia sin extremo proximal	Salto	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-232	Tibia izq incompleta	Luján	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-231	Tibia izq		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-230	Tibia izq		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-229	Húmero der		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-228	Porc distal de fémur izq		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-227	Fémur izq incompleto falta extremo prox		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-226	Fémur der falta el cóndilo interno		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-218	Radio izq	Luján	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-216	Ambas ulnas	Luján	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-215	Fémur der en parte restaurado		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-214	Tibia fíbula, astrágalo y calcáneo izq	Arrecifes	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-213	Fémur der		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-212	Húmero izq		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-211	Húmero izq		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-210	Húmero der parcialmente restaurado		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-209	Húmero der parcialmente restaurado		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-207	Fémur der		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-206	Fémur der		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-205	Radio izq		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-204	Radio izq		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-203	Fémur der parc restaurado		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-202	Fémur izq		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-201	Tibia der completa		Pampeano superior

Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-200	Tibia der completa	Luján	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-198	Tibia izq incompleta	Luján	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-197	Tibia der		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-195	Tibia der algo restaurada		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-193	Húmero izq	Luján	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-192	Húmero izq		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-190	Fémur, patella, fíbula y pie izq (incompleto) recubiertos		Pampeano superior
				en parte con huesecillos dérmicos		
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-189	Radio der entoscado		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-188	Radio izq		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-187	Radio y ulna parece corresponder al esqueleto armado		Pampeano superior
				núm 137		
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-183	Fémur, patella, tibia, fíbula y pie izq		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-179	Porción maxilar izq con M1 a M4		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-166	Mandíbula con molares del lado izq		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-156	Maxilar sup der con M1 y M2 y malar		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-155	Paladar con molares del lado izq y der excepto M1		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-154	Paladar con molares del lado izq y der excepto M1		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-153	Mitad posterior de cráneo		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-149	Mitad izq de cráneo sin los molares	Tapalqué Bs. As.	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-146	Cráneo incompleto sin los molares		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-145	Cráneo incompleto con parte de la dentadura		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-141	Cráneo y mandíbula incompletos, faltan ambos M1 y		Pampeano superior
				M3, M4 der y m5izq		· · · · ·
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-139	Cráneo, rama mandibular der y esqueleto incompleto	Olivera Bs. As.	Pampeano superior
				restaurado juvenil		
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-136	Cráneo y mandíbula con dentición		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-132	Astrágalo der		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-130	Patella der y patella izq incompleta		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-129	Tibia der		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-128	Tibia der incompleta		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-127	Rama mandibular izq con los molares, defectuosa	Luján	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-125	Rama mandibular der sin la rama ascendente y con los 4		Pampeano superior
				molares y rama mandibular izq igualmente incompleta		
				con 4 molares		
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-123	Mitad posterior de cráneo incompleto	Arrecifes	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-119	Rama mandibular izq con molares juvenil		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-118	Porción rama mandibular der con m1 y parte de los		Pampeano superior

				otros		
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-116	Calcáneo der, radio der , metatarso IVy V		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-115	Tibia izq un poco defectuosa		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-114	Tibia der incompleta		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-113	Fíbula		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	3-111	Axis		Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	62-VII-27-167	10 huesecillos dérmicos	Destape de Cantera sierra Chica, Olavarría	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	62-VII-25-152	Porción posterior de cráneo juvenil	A 3 m de prof, en el 3er horizonte del suelo en las calles 7-56 y 57 La Plata	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	80-VIII-13-92	Frag distal de húmero der	Paso Otero, Río Quequén, aguas arriba. Zanjón Seco, margen izq	Miembro Guerrero, Fm. Luján (L verde)
Glossotherium	Glossotherium	MLP	52-X-3-82	Falange ungueal del pie izq	Quequén Salado Bs. As.	Lujanense
Glossotherium	Glossotherium	MLP	83-IX-5-1	Osteodermos	Lobería	Eólico, Fm. La Postrera
Glossotherium	Glossotherium	MLP	82-XII-30-1	Astrágalo izq	Punta Hermengo	Lujanense
Glossotherium	Glossotherium	MLP	54-III-8-2	Gran por distal de fémur izq cuerpo de vértebra y otros fragmentos de huesos	La Providencia, Sierras bayas Pdo. de Olavarría	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MLP	52-X-4-28	Gran porción de cráneo mal cons con 4 molariformes y partes de otros 3	Entre Chocorí y Malacara Bs. As.	Lujanense
Glossotherium	Glossotherium	MLP	99-X-20-5	Femur der reconstruido, fragmento de pelvis y algunas vértebras	Arroyo Poronguitos, Pdo. Gral Belgrano, prov Bs. As.	Lujanense rojo Miembro La Chumbiada
Glossotherium	Glossotherium	MLP	52-IX-27-8	Atlas incompleto y parte de la región occipital del mismo animal	Quequén Salado Bs. As.	Lujanense
Glossotherium	Glossotherium	MLP	55-VIII-12-13	Metacarpo III der	Salto	Pampeano superior
Glossotherium	Glossotherium	MMMP	550-S	Rama mandibular completa	Barranca costera 3 km al N de Santa Clara del Mar, Pdo. de Mar Chiquita, prov Bs. As.	Fm. Cobo (Lujanense)
Glossotherium	Glossotherium	MMMP	783-S	Rama mandibular completa	Barranca costera al N de Santa Clara del Mar, Pdo. de Mar Chiquita, prov Bs. As.	Fm. Cobo (Lujanense)
Glossotherium ?	Glossotherium ?	MACN Pv	9660	Astrágalo	Barrancas Quequén Salado, cerca Paso del Médano	Pampeano superior
Glossotherium ?	Glossotherium ?	MACN Pv	12471	Dos falanges ungueales	Cauce del Río Salado	Pampeano superior
Glyptodon	Glyptodon	MACN A	2224	Porción de mandíbula	Luján	Fm Luján. Lujanense
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	15	Placas de la coraza.		Lujanense
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	5035	Cinco placas	Chascomús	Lujanense

Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	5728	Dos placas de la coraza, juvenil	Arroyo Tapalqué	Lujanense
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	5730	Gran porción con el extremo distal de fémur	Arroyo Tapalqué	Lujanense
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	5734	Porción orbital con el proceso masetérico	Arroyo Tapalqué	Lujanense
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	6103	Porciones de mandíbula y molares. Especimen joven	Arroyo Grande Balcarce	Lujanense
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	8580	Porción de caparazón con una fosa	Las Rosas F.C.S. Canal de	Lujanense
					desague N° 9 Km. 150.	
					Profundidad 1-4,5	
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	9623	Trozos de coraza y algunos huesos fragmentados y	Al pie de la barranca de la	Pampeano superior
				vértebras	laguna Chascomús	
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	9640	Pequeño trozo del borde posterior de la coraza	Nogoli (La Cañada)	Pampeano superior
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	9642	Fémur y trozo de coraza	Rosas; F.C.S.	Pampeano superior
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	9655	Tibia	Barrancas Quequén Salado,	Pampeano superior
					cerca Paso del Médano	
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	9670	Rama mandibular incompleta con molares	Barrancas Quequén Salado	Pampeano superior
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	9682	Radio, calcáneo, astrágalo y huesos de los pies; placas del	Río Quequén Salado; diez	Pampeano superior
				borde de la coraza	cuadras aguas abajo del Paso del	
					Zanjón del Indio	
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	9737	Atlas	Quequén Salado, Paso del	Pampeano superior
					Médano	
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	9766	Varias placas	Arroyo Claromecó	Pampeano superior
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	10138	Extremo de una cola	Barrancas del río Carcarañá	Pampeano lacustre
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	10153	Esqueleto bastantes completo, algo joven	Barrancas del Río Luján; entre	Pampeano superior
					Golney y Agote	
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	10169	Dos patellas y fragmentos mandibulares (faltan estos	Arroyo La Ballenera; Miramar	Pampeano superior
				últimos)		
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	10430	Parte de una coraza	Playa de la laguna de	Pampeano superior
					Chascomús	
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	10450	Gran parte de una coraza fragmentada (Faltante al	ARROYO Ballenera. Miramar	Pampeano superior
				27/3/90)		
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	10525	Rama mandibular	Quequén Grande	Pampeano superior
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	10866	Porción de fémur y fragmento de tibia	Cauce del Río de la Plata, cerca	Pampeano superior
					de Olivos	
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	13006	Trozo de caparazón (Faltante al 27/3/90)	Subterráneo Lacroze al llegar a	Pampeano superior
					Callao	
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	13025	Cuatro molariformes aislados de un individuo joven	Calles Republiquetas y Freyre	Pampeano superior
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	14382	Trozo de caparazón	Río Samborombón (Entre	Miembro Guerrero, Fm.
					Pininas y Don Cipriano)	Luján. Lujanense.
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	15073	Trozo de mandíbula con dos molares y parte de otro	Río Arrecifes - Marcelino	Pampeano superior

					Ugarte - Salto	
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	18248	Fragmento grande de caparazón		Pampeano superior
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	19182	Fragmentos de la caparazón	Santa Clara del Mar	Lujanense
Glyptodon	Glyptodon	MACN Pv	19204	Placas aisladas de coraza	Arroyo Saladillo	Pleistoceno superior
Glyptodon	Glyptodon	MLP	80-VIII-13-85	Placas del caparazón	Paso Otero	Miembro Guerrero, Fm.
				-		Luján (L pardo)
Glyptodon	Glyptodon	MLP	80-VIII-13-84	Placa de la coraza	Paso Otero	Miembro Guerrero, Fm.
						Luján (L pardo)
Glyptodon	Glyptodon	MLP	52-IX-28-61	Placa de la coraza	Luján	Lujanense
Glyptodon	Glyptodon	MLP	80-VIII-13-72	Placas de la coraza	Paso Otero	Miembro Guerrero, Fm.
						Luján (L pardo)
Glyptodon	Glyptodon	MLP	52-IX-30-40	5 placas de la coraza	Arroyo Ballenera Miramar	Lujanense
Glyptodon	Glyptodon	MLP	80-VIII_13-19	Placa de la coraza	Paso Otero	Miembro Guerrero, Fm.
						Luján (L pardo)
Glyptodon	Glyptodon	MLP	52-X-2-40	Placa coraza	Punta Hermengo Miramar	Lujanense
Glyptodon	Glyptodon	MLP	58-VI-6-1	Gran parte de húmero, porción de radio y 2 placas de la	Inti-Huasi San Luis	Pleistoceno sup
				coraza		
Glyptodon	Glyptodon	MLP	87-V-10-1	Fragmentos de caparazón (placas de la región dorsal y	Tres Arroyos	Miembro Guerrero, Fm.
				lateral) y hemimandíbula izq completa ambos materiales		Luján
				del mismo ind		
Glyptodon	Glyptodon	MLP	72-IV-16-1	Placas de la coraza	Ayacucho	Lujanense
Glyptodon	Glyptodon	MLP	57-VI-17-1	Trozo de caparazón	Pdo. de Madariaga	Pampeano superior
Glyptodon	Glyptodon	MLP	71-VII-17-1	Fragmentos de caparazón y vértebra	Arroyo Abascay, Pdo. de	Lujanense
					Brandsen, Bs. As.	
Glyptodon	Glyptodon	MLP	86-XI-20-1	Placa de coraza	Tres Arroyos, río Quequén	Miembro Guerrero, Fm.
					salado, Usina Oriente	Luján
Glyptodon	Glyptodon	MLP	71-X-21-1	9 placas sueltas	Pdo. de Madariaga	Lujanense
Glyptodon	Glyptodon	MLP	71-X-24-2	Fragmentos del caparazón	Laguna Las Encadenadas	Lujanense
					margen occidental Bs. As.	
Glyptodon	Glyptodon	MLP	86-XI-25-2	Fragmento de coraza	Tres Arroyos, 400 m aguas	Miembro Guerrero, Fm.
					arriba del puente a Oriente	Luján sedimento verde
					sobre el río Quequén Salado	
Glyptodon	Glyptodon	MLP	76-IV-26-3	Fémur izq	Rio Quequén Grande, Paso	Lujanense
					Torres Pdo. Lobería Bs. As.	
Glyptodon	Glyptodon	MLP	82-XII-30-3	Fragmento de caparazón	Punta Hermengo	Lujanense verde en límite
						con negro masivo
Glyptodon	Glyptodon	MLP	86-III-25-6	Placa	Arroyo Tapalqué, Olavarría	Lujanense
Glyptodon	Glyptodon	MLP	86-III-25-10	2 placas región lateral de la coraza	Arroyo Tapalqué, Olavarría	Lujanense

Glyptodon	Glyptodon	MMMP	2011-M	Femur, húmero, tibias, cubito, radio, astrágalos, calcáneos, huesos tarsianos y metatarsos, falanges, vertebras, parte del caparazón.	Mar de Cobo, al S de la desembocadura del Arroyo Los Cueros, Partido de Mar Chiquita, prov Bs. As.	Lujanense
Glyptodon ?	Glyptodon ?	MACN A	2200	Molar aislado	Luján	Fm. Luján
Haplomastodon	Stegomastodon	MACN Pv	19164	Resto mandibular con un molar	Río Dulce S.O	Pleistoceno superior
Hippidion	Hippidion	MACN A	2159	Último molar superior	Luján	Fm. Luján
Hippidion	Hippidion	MACN A	2160	Molar inferior	Luján	Fm. Luján
Hippidion	Hippidion	MACN Pv	401	Esqueleto	Luján-Mercedes	Lujanense
Hippidion	Hippidion	MACN Pv	1314	Molar	,	Pampeano superior
Hippidion	Hippidion	MACN Pv	1318	Molares superiores (las dos series)	Arroyo Giorgio	Pampeano superior
Hippidion	Hippidion	MACN Pv	5729	Seis molares superiores del mismo individuo	Arroyo Tapalqué	Lujanense
Hippidion	Hippidion	MACN Pv	6677	Un molar superior	Las Conchas	Lujanense
Hippidion	Hippidion	MACN Pv	10527	Molar superior	Quequén Grande	Pampeano superior
Hippidion	Hippidion	MACN Pv	10549	Metacarpo	Quequén Grande	Pampeano superior
Hippidion	Hippidion	MACN Pv	12208	Falange	Jauregui. F.C.O. R	Lujanense
Hippidion	Hippidion	MACN Pv	12608	Molar inferior especímen joven	Jáureguy	Pampeano superior
Hippidion	Hippidion	MACN Pv	14272	Media pelvis, una escápula y porción de otra, porción distal de fémur, hueso caña, nueve vértebras dorsales, tres falanges (una ungueal) fragmento de costillas y otras	Río Luján - Jáureguy	Lujanense
				porciones de huesos (algunas piezas con patologías)		
Hippidion	Hippidion	MACN Pv	19206	Parte de un cráneo, juvenil	Carhué	Miembro Guerrero
Hippidion	Hippidion	MLP	6-421	Porción de parte proximal de la tibia der	Salto	Pampeano superior
Hippidion	Hippidion	MLP	85-VII-3-1	Fragmento de escápula	Río Sauce Grande (ruta 76 y puente sobre el río) prov Bs. As.	Pleistoceno superior
Holochilus	Holochilus	MACN A	1355	Mandíbula	Olivera	Pampeano lacustre
Holochilus	Holochilus	MLP	80-VIII-13-45			Lujanense
			а			
Hoplophorus	Neosclerocalyptus	MLP	62-VII-27-106	Trozo de caparazón	Barranca atlántica a 1000 m al S de Santa Clara del Mar, nivel inferior Lujanense	Lujanense
Hoplophorus	Neosclerocalyptus	MLP	62-VII-27-2	Varias porciones del caparazón	Estación Casalias FCR Pdo. de Pila a 2,20 m de prof, prov Bs. As.	Pampeano superior
Lagostomus	Lagostomus	MACN A	1227	Fémur	Mercedes	Lujanense
Lagostomus	Lagostomus	MACN A	1228	Tibia	Mercedes	Lujanense
Lagostomus	Lagostomus	MACN A	1229	Incisivo	Mercedes	Lujanense
Lagostomus	Lagostomus	MLP	6-VI-27-19	Trozo de fémur y 2 tibias	Arroyo La Ballenera, Miramar	Pampeano superor

Lagostomus	Lagostomus	MLP	86-III-25-77	Fémur der y fragmento de maxilar con dientes	Arroyo Tapalqué Olavarría	Lujanense Unidad mamífero. Lujanense perfil 3 nivel c
Lagostomus	Lagostomus	MLP	86-III-25-72	Mandíbula completa, fragmento de cráneo con serie dentaria, húmero der, fragmento de escápula der y vértebras de juvenil	Arroyo Tapalqué Olavarría	Lujanense Unidad mamífero Lujanense
Lagostomus	Lagostomus	MLP	76-IV-27-14	Trozo de cráneo	Rio Salado Puente Las Gaviotas Pdo. Gral belgrano	Lujanense
Lagostomus	Lagostomus	MLP	85-V-30-16	Fragmento varios del esqueleto apendicular	Tandil ruta 74 prov Bs. As.	Pleistoceno superior
Lagostomus	Lagostomus	MLP	87-XI-5-1	Molariformes, fragmento de masilar e incisivos	Punta Hermengo Miramar	Lujanense P6 verde sup
Lagostomus	Lagostomus	MLP	72-IV-14-1	Fragmento maxilar con 1 molar	Laguna Esquivel Pdo Chascomús	Lujanense
Lagostomus	Lagostomus	MLP	71-VII-11-2	Fragmento de cráneo y huesos de los miembros	Paso de Ponce río Salado	Lujanense
Lagostomus	Lagostomus	MLP	87-XI-5-3	Cráneo	Punta Hermengo Miramar	Lujanense P6 verde sup
Lagostomus	Lagostomus	MLP	52-X-4-22	Calcáneo, astrágalo y 3 huesos de tarso	Puerto Quequén Bs. As.	Pampeano superior
Lagostomus	Lagostomus	MLP	86-XI-20-8	Incisivo	Tres Arroyos, río Quequén	Miembro Guerrero Fm.
					Salado, usina Oriente	Luján
Lagostomus	Lagostomus	MLP	38-X-2-9	Astrágalo y calcáneo	La Tigra, Mar del sur Bs. As.	Lujanense
Lagostomus	Lagostomus	MLP	71-X-17-11	Molar e incisivo sueltos	Paso Otero Pdo. Lobería río	Lujanense
					Quequén Grande	
Lagostomus	Lagostomus	MLP	76-IV-27-12	Mitades distales de tibia y fémur	Río Salado, Paso de Piedra Bs.	Lujanense ("verde"
					As.	debajo del marino)
Lama	Lama	MACN Pv	5655	Metatarso; falta una articulación del extremo distal	Luján	Lujanense
Lama	Lama	MACN Pv	5722	Dos vértebras cervicales	Arroyo Tapalqué	Lujanense
Lama	Lama	MACN Pv	6247	Metacarpo	Luján	Lujanense
Lama	Lama	MACN Pv	8833	Una falange y porciones de otra	Estancia "La Balbina"; Pdo. de Mar Chiquita	Pampeano superior
Lama	Lama	MACN Pv	9621	Fémur y porción de tibia	Al pie de la barranca de la laguna Chascomús	Pampeano superior
Lama	Lama	MACN Pv	9734	Ulna y radio incompleto	Parte superior de la barranca del Quequén Salado, cerca del Paso del Médano	Pampeano superior
Lama	Lama	MACN Pv	9742	Porción de maxilar derecho con dos molares y	Barrancas Quequén Salado;	Pampeano superior
				premaxilar con el incisivo	cerca Paso del Médano	
Lama	Lama	MACN Pv	9748	Radio-ulna	Quequén Salado, cerca del Paso del Médano	Pampeano superior
Lama	Lama	MACN Pv	9758	Porción distal de húmero, astrágalo de équido y porción distal de tibia de rumiante	Quequén Salado, cerca del Paso del Médano	Pampeano superior

Lama	Lama	MACN Pv	10150	Falanges, parte de metápodos, tres incisivos, pare de	Arroyo Grande, campo de R.	Pampeano lacustre
				costilla (Encontrado junto con los Nº 10148 y 10149)	Hardie, Balcarce	superior
Lama	Lama	MACN Pv	10596	Porción proximal de escápula	Quequén Grande	Pampeano superior
Lama	Lama	MACN Pv	10868	Húmero y porciones de fémur, tibia y pelvis	Río Salado	Pampeano superior
Lama	Lama	MLP	80-VIII-13-96	P4 izq	Paso Otero Zanjón Seco	Miembro Guerrero Fm.
						Luján
Lama	Lama	MLP	80 VIII-13-67	Extremo distal de metapodio	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján (L pardo)
Lama	Lama	MLP	80.VIII-13-66	Porción prox de metatarso izq y porción prox de	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
				metacarpo der		Luján (L pardo basal)
Lama	Lama	MLP	80.VIII-13-57	Molar inferior der	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján (L pardo)
Lama	Lama	MLP	80-VIII-13-77	Porción distal de falange	Paso Otero aguas arriba Zanjón	Miembro Guerrero Fm.
					Seco, margen izq	Luján (pardo)
Lama	Lama	MLP	80-VIII-13-76	Astrágalo izq	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján (Lujanense verde)
Lama	Lama	MLP	80-VIII-13-71	Extremo distal de húmero izq	Paso Otero río Quequén aguas	Miembro Guerrero Fm.
					abajo Zanjón Seco	Luján (pardo)
Lama	Lama	MLP	80-VIII-13-68	Rama mandibular izq	Paso Otero aguas arriba zanjón	Miembro Guerrero Fm.
					Seco	Luján (Lujanense pardo
						basal)
Lama	Lama	MLP	80-Viii-13-65	Metápodo juvenil	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján (L pardo basal)
Lama	Lama	MLP	80-VIII-13-64	Húmero izq y ulna izq	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján (L pardo basal)
Lama	Lama	MLP	52-IX-30-51	Vértebra cervical	Entre boca Arroyo Malacara y	Lujanense
					Chocorí Bs. As.	
Lama	Lama	MLP	80-VII-13-52	Epífisis distal de húmero der de juvenil	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján (L verde)
Lama	Lama	MLP	80-VIII-13-48	Articulación distal de húmero der	Paso Otero	Lujanense (l verde)
Lama	Lama	MLP	80-VIII-13-43	Fragmento de atlas y articulación escapular	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján (L pardo basal)
Lama	Lama	MLP	80-VIII-13-41	Falange y epífisis tibial?	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján (L pardo)
Lama	Lama	MLP	80-VIII-13-40	M2 der juvenil	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján (L pardo basal)
Lama	Lama	MLP	80-VIII-13-38	Epífisis distal de metápodo	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján (L pardo basal)

Lama	Lama	MLP	80-VIII-13-37	M3 izq	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján (L verde)
Lama	Lama	MLP	80-VIII-13-36	Extremo proximal de metatarso der	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján (L verde)
Lama	Lama	MLP	80-VIII-13-34	Porción dist de falange	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján (L verde)
Lama	Lama	MLP	71-X-17-14	Mitad distal de falange	Paso Otero río Quequén	Lujanense nivel
					Grande	conglomerádico
Lama	Lama	MLP	52-X-2-31	Porción sinfisaria de la mandíbula con 4 dientes y 2	Quequén Salado	Lujanense
				caniniformes		
Lama	Lama	MLP	60-X-4-56	Articulación prox de radio-ulna	2000 m aguas debajo de Paso	Lujanense
					Oriente sobre la margen der del	
					río	
Lama	Lama	MLP	52-X-2-67	Molar superior	Quequén Salado Paso de	Lujanense
					Médano Bs. As.	
Lama	Lama	MLP	80-II-29-1-6	Fragmento de molariforme y huesos de los miembros	1° y 2° brazos de los Tres	Lujanense
					Arroyos, 500 m aguas arriba de	
					la confluencia con el 3er brazo,	
					Tres Arroyos	
Lama	Lama	MLP	92-VI-1-1	Radioulna	Luján río Luján	Miembro Guerrero Fm.
_	_					Luján
Lama	Lama	MLP	45-IX-15-1	Ulna y radio der, parte proximal de otra ulna, parte distal	Tres Arroyos	Pleistoceno tardío
				de húmero, metatarso incompleto		
Lama	Lama	MLP	79-Viii-16-1	Metapodio	Lobería Bs. As.almacén El	Fm. La Postrera, parte
					Cotolengo	inf
Lama	Lama	MLP	71-X-24-1	Porción distal de húmero	Laguna Las Encadenadas,	Lujanense
					margen occ Bs. As.	
Lama	Lama	MLP	52-X-2-21	Cuboides der	Quequén Salado Paso de	Lujanense
					Médano Bs. As.	
Lama	Lama	MLP	49-XII-6-3	Tibia completa, extremo proximal de húmero y trozo de	Bs. As.	Pampeano sup de Salto
_				maxilar con 2 molares		de Marcelino ugarte
Lama	Lama	MLP	80-VIII-13-3	Vértebra lumbar	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján (conglomerado
						osífero en paleocauce)
Lama	Lama	MLP	55-VIII-12-4	Gran porción de tibia y parte de húmero de juvenil	Salto	Pampeano superior
Lama	Lama	MLP	86-XI-20-4	Metapodio	Tres Arroyos, río Quequén	Miembro Guerrero Fm.
					Salado, Usina Oriente	Luján

Lama	Lama	MI P	52-X-4-27	Maxilar iza con 4 molarifomes	Quequén Salado	Luianense
I ama	Lama	MLD	80 VIII 13 7	Cuboides der	Paso Otero	Miembro Guerroro Em
1_umu	Lumu	1/11/1	00-v111-1 <i>J</i> -7	Cuboldes del	1 aso Otero	Luián (conclomarado
T	т	MUD	04 111 25 0		A 'T' 1 '	Osifero en paleocauce)
Lama	Lama	MLP	80-111-25-8	Humero der sin epitisis proximal	A Tapalque	Lujanense Unidad M.
						Lujanense pertil 11 nivel
						B
Lama	Lama	MLP	86-111-25-9	Metatarso 12q	Arroyo Tapalqué	Lujanense Unidad
						mamífero Lujanense
						perfil 11 nivel B
Lama	Lama	MLP	85-II-10-10	Ulna radio der y fragmento de tibia izq	Confluencia Quequén Salado	Miembro Guerrero Fm.
					Indio Rico	Luján (L verde)
Lama	Lama	MLP	55-VIII-12-12	Porción distal de cañón	Salto	Pampeano superior
Lama ?	Lama ?	MACN Pv	5038	Porción proximal de tibia	Chascomús	Lujanense
Lestodelphis	Lestodelphis	MMMP	1525-M	Rama mandibular der con m1, m2 y m4	Playa Las Grutas, SW de la	Paleocauce superior
					ciudad de Necochea, Pdo. de	(Lujanense)
					Necochea Prov Bs. As.	
Lestodelphys	Lestodelphys	MLP	63-IX-25-25	Rama mandibular der con 3 molariformes	600 m al SW de Punta	Fm. Arroyo Seco
10	10				Hermengo Miramar	
Lestodelphys	Lestodelphys	MLP	67-VIII-11-3	2 ramas mandibulares incompletas, M1-4 y húmero	Junín prov Bs. As.	Lujanense
10	10			incompleto		
Lestodon	Lestodon	MACN Pv	499	Cuboides y dos metápodos		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MACN Pv	2753	Tibia	Luján	Lujanense
Lestodon	Lestodon	MACN Pv	5661	Huesos esterno-costales y costillas	Río Salado	Lujanense
Lestodon	Lestodon	MACN Pv	8863	Parte de mandíbula con la sínfisis; el caniniforme; los m3	ARROYO Pantanoso, campo el	Pampeano superior
				y m4 derechos y m2 izquierdo; un caniniforme superior	Cero; Balcarce	
Lestodon	Lestodon	MACN Pv	8870	Tibia, parcialmente destruída; calcáneo y patella,	Cal 11; Estación Las Rosas;	Pampeano superior
				incompleta		1 1
Lestodon	Lestodon	MACN Pv	10142	Atlas (entoscado)	Máximo Paz	Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MACN Pv	13010	Gran parte del esqueleto	Jáureguy. Río Luján	Lujanense
Lestodon	Lestodon	MACN Pv	14383	Gran parte de un esqueleto, posiblemente de un mismo	Río Arrecifes- Marcelino Ugarte	Lujanense- Pampeano
				individuo puede haber piezas de otro individuo	- El Salto	superior
Lestodon	Lestodon	MACN Pv	18190	Fragmento rama mandibular izquierda con tres molares	Cercanías de Turdera 1 m. de	Pleistoceno superior
				(uno roto)	profundidad	1
Lestodon	Lestodon	MLP	3-722	5 huesos del esternón	*	Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-721	Cuboides y 4 piezas del esternón		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-720	Navicular		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-719	Cuneiforme		Pampeano superior
----------	----------	-----	-------------	---	-----------------------------	----------------------
Lestodon	Lestodon	MLP	3-718	Navicular		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-717	Cuneiforme		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-716	Hueso del carpo		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-714	Tibia izq		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-713	Tibia izq		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-711	Metacarpo IV		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-709	Metatarso III		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-708	Metatarso III		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-707	Metatarso III		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-704	Metatarso III der e izq		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-702	Metatarso IV	Olivera	Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-701	Metatarso IV	Olivera	Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-700	Metatarso IV		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-699	Metatarso IV		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-698	Metatarso IV		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-697	Metatarso IV		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-110	Ambas clavículas		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-108	Metacarpo III		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-107	Metacarpo III		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-106	Metacarpo III		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-105	Ambos metatarsos IV sin epífisis distal (juvenil)		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-104	Ambos metacarpos V		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	3-100	Metatarso III, IV y V	Ayacucho	Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	52-X-3-100	Falanges I y II del 3er dedo de la mano izq	Paso del Médano, Quequén	Lujanense
					Salado Oriente Bs. As.	,
Lestodon	Lestodon	MLP	52-IX-30-24	Falange ungueal de pie posterior der	Playa del Barco Monte	Lujanense
					Hermoso	
Lestodon	Lestodon	MLP	52-IX-30-23	Hueso malar izq	Playa del Barco Monte	Lujanense
				-	Hermoso	
Lestodon	Lestodon	MLP	52-X-5-89	Hemapófisis y porción prox de costilla	Punta Hermengo, Miramar Bs.	Lujanense
					Ās.	
Lestodon	Lestodon	MLP	3-96	Astrágalo, calcáneo, navicular, metatarso II y V,		Pampeano superior
				caniniforme, falange		
Lestodon	Lestodon	MLP	3-99	Tibia y fíbula sin epífisis (juvenil)		Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	85-II-10-1	Vértebra dorsal	Confluencia Quequén Salado	Miembro Guerrero Fm.
					Indio Rico (Quequén aguas	Luján (L verde)
					arriba desembocadura)	

Lestodon	Lestodon	MLP	63-vIII-30-1	Paladar con la base de los dientes, 2 fragmentos de	Planta de gas del estado, 128 47	Capa fluviolacustre
				fémur y 1 de tibia, astrágalo, parte proximal y distal de	y 48, La Plata	Pleistoceno sup a 2 m de
				fémur y húmero respectivamente, fragmento de pelvis		profundidad
Lestodon	Lestodon	MLP	81-II-5-3	Parte distal de fíbula der	Margen der Arroyo El Pescado	Lujanense (limos
					Castigado campo La Balbina	arenosos pardo
					Pdo. San Cayetano prov Bs. As.	amarillentos)
Lestodon	Lestodon	MLP	55-VIII-12-14	2 radios uno de ellos fracturado	Salto	Pampeano superior
Lestodon	Lestodon	MLP	55-VIII-12-15	Radio	Salto	Pampeano superior
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MACN Pv	6267	Maxilar izquierdo con los molares y porción de rama mandibular derecha con los alvéolos	Las Conchas	Lujanense
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN A	2161	Astrágalo, calcáneo y fémur incompleto	Luján	Fm. Luján
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN A	2162	Astrágalo, calcáneo y fémur incompleto	Luján	Fm. Luján
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN A	2163	Astrágalo, calcáneo y fémur incompleto	Luján	Fm. Luján
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN Pv	6708	Porción de rama mandibular derecha con tres molares y tres alvéolos	Río Quequén	Lujanense
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN Pv	9667	Metápodo	Barrancas Quequén Salado	Pampeano superior
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN Pv	9669	Falange	Barrancas Quequén Salado	Pampeano superior
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN Pv	9679	Calcáneo	barrancas del río Quequén	Pampeano superior
					Salado, cerca Paso del Médano	
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN Pv	9709	Falange	Quequén Salado, Paso del	Pampeano superior
					Médano	
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN Pv	10530	Calcáneo, patella, metápodo y falange	Quequén Grande	Pampeano superior
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN Pv	10537	Fragmento de mandíbula con dos molares muy gastados	Quequén Grande	Pampeano superior
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN Pv	10548	Astrágalo y calcáneo incompletos	Quequén Grande	Pampeano superior
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN Pv	10551	Metápodo (rodado)	Quequén Grande	Pampeano superior
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN Pv	10598	Patella	Quequen Grande	Pampeano superior
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN Pv	10604	Metápodo	Arroyo Pantanoso. Balcarce	Pampeano superior
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN Pv	11079	Dos molares	Arrecifes. Río Arrecifes	Lujanense
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN Pv	18952	Cuarta vértebra cervical	Entre la ciudad de Monte	Lujanense
					Hermoso y el Camping	
					Americano aprox. a medio	
					camino	
Macrauchenia	Macrauchenia	MLP	80-VIII-13-105	Extremo proximal de ulna	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján (L verde)
Macrauchenia	Macrauchenia	MLP	80-VIII-13-46	Calcáneo der incompleto	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján (L verde)
Macrauchenia	Macrauchenia	MLP	80-VIII-13-15	Falange 2 dedo 4 izq	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján (L verde)

Macrauchenia	Macrauchenia	MLP	94-II-1-52	Metapodio	Cascada del Paleolama Quequén	Pleistoceno superior
Macrauchenia	Macrauchenia	MLP	94-II-1-58	Porción distal de fémur der	salado Bs. As. Cascada del Paleolama Quequén	Pleistoceno superior
					Salado Bs. As.	
Macrauchenia	Macrauchenia	MLP	01-III-5-1	Extremo proximal de tibia	Calle 38 y 117 La Plata	Lujanense
Macrauchenia	Macrauchenia	MLP	1-III-6-1	Fémur incompleto	Base barranca Quequén Salado	Lujanense
					cercanía Tres Arroyos	
Macrauchenia	Macrauchenia	MLP	91-VIII-11-1	Metapodio	Mar del Sur Bs. As.	Lujanense
Macrauchenia	Macrauchenia	MLP	86-XI- 25-1	Fragmento proximal de ulna, resto de metápodo y 2	Tres Arroyos a 400 m aguas	Miembro Guerrero Fm.
				fragmento de huesos largos	arriba del puente a Oriente	Luján (pardo)
					sobre el Quequén Salado	
Macrauchenia	Macrauchenia	MLP	81-II-5-2	Calcáneo izq incompleto	Margen der Arroyo El Pescado	Lujanense (limos
					castigado campo La Balbina	verdosos)
					Pdo. San Cayetano, prov Bs. As.	
Macrauchenia	Macrauchenia	MLP	80-II-10-2	Porción de sínfisis mand	Confluencia Quequén Salado	Fm. Luján (verde)
					Indio Rico	
Macrauchenia	Macrauchenia	MLP	85-II-10-2	Porción sínfisis mand	Confluencia Quequén Salado	Miembro Guerrero Fm.
					Indio rico	Luján (L verde)
Macrauchenia	Macrauchenia	MLP	69-V-21-2	Parte proximal de escápula con articulación completa	1er Arroyo que desemboca al S	Pampeano superior
					de la laguna Epecuén a 1000 m	
					aguas arriba Pdo. de Alsina prov	
					Bs. As.	
Macrauchenia	Macrauchenia	MLP	79-V-11-3	Molar inferior der	Río Quequén Grande Paso	Lujanense
					Otero	
Macrauchenia	Macrauchenia	MLP	50-X-5-5	Porción rama mandibular	Quequén Grande	Lujanense
Macrauchenia	Macrauchenia	MLP	81-II-5-5	Calcáneo izq incompleto	Margen der Arroyo El Pescado	Lujanense
					castigado campo La Balbina	
					Pdo. San Cayetano, prov Bs. As.	
Macrauchenia	Macrauchenia	MLP	55-VIII-12-5	Porción proximal ulna	Salto	Pampeano superior
Macrauchenia	Macrauchenia	MLP	55-VIII-12-6	Porción proximal ulna	Salto	Pampeano superior
Macrauchenia	Macrauchenia	MLP	55-VIII-12-10	Patella	Salto	Pampeano superior
Macrauchenia ?	Macrauchenia ?	MACN Pv	9763	Axis incompleto	Quequén Salado, entre Oriente	Pampeano superior
				L	e Irene	1 1
Mastodon	Stegomastodon	MACN Pv	5716	Defensa muy pequeña, juvenil	Arroyo Tapalqué	Lujanense
Mastodon	Stegomastodon	MACN Pv	6266	Cuatro molares y porción de otro	Las Conchas	Lujanense
Mastodon	Stegomastodon	MACN Pv	6711	Porción de molar	Luján	Lujanense
Mastodon	Stegomastodon	MACN Pv	9622	Tibia	Laguna Camarones	Pampeano superior
Mastodon	Stegomastodon	MACN Pv	10504	Gran parte de una defensa	Arroyo Pantanoso; Pdo. de Mar	Pampeano superior

					Chiquita	
Mastodon	Stegomastodon	MACN Pv	13559	Rama mandibular izquierda, con húmero izquierdo y parte de escápula	Arroyo del Medio	Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	514	Tibia, fémur, navicular, metápodo, 2 vértebras y		Lujanense
0	0			fragmentos varios		,
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	2120	Atlas	Tandil	Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	2321	Húmero, ulna, radio y maxilar con tres muelas	Río Salado, prov Bs. As.	Lujanense
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	2738	Sacro imperfecto	Chascomús	Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	2829	Mitad posterior de cráneo		Fm Luján. Lujanense
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	2950	Porción anterior de cráneo con el paladar y los molares	Mercedes	Fm Luján. Lujanense
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	5036	Un molar y porción de otro entoscados	Chascomús	Lujanense
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	5731	Gran porción de calcáneo	Arroyo Tapalqué	Lujanense
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	6062	Astrágalo imperfecto	Río Salado	Lujanense
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	7025	Porción de tibia y porción de pelvis	Tapalqué	Lujanense
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	8869	Atlas; sacro y pelvis	Arroyo Pantanoso, campo el	Pampeano superior
					Cero; Balcarce	
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	9626	Porción de maxilar con cuatro molares y el alvéolo del que falta (juvenil)	Laguna Vital (Chascomús)	Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	9652	Rama mandibular izquierda con m1 y m4 y alvéolos de	Barrancas Quequén Salado,	Pampeano superior
0	0			m2 y m3	cerca Paso del Médano	1 1
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	9662	Porción posterior de cráneo	Barrancas Quequén Salado,	Pampeano superior
_	_			-	cerca Paso del Médano	
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	9668	Falange	Barrancas Quequén Salado	Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	9680	Húmero con las epífisis (juvenil)	barrancas del río Quequén	Pampeano superior
					Salado, cerca Paso del Médano	
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	9684	Occipital con cóndilos	Barrancas del Quequén Salado,	Pampeano superior
					entre Oriente e Irene	
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	9696	Metacarpo	Barrancas del Quequén Salado,	Pampeano superior
					depósitos arenosos fluviales	
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	9743	Navicular	Quequén Salado, cerca del Paso	Pampeano superior
					del Médano	
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	10146	Tibia incompleta	Río Salado, Gral. Belgrano	Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	10147	Tibia, parte de la otra, un radio, parte de un ulna,	Río Salado, Gral. Belgrano	Pampeano superior
				calcáneo, astrágalo y parte de tres molares		
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	10148	Un húmero, dos radios, una ulna, tres molares, varios	Arroyo Grande, campo de R.	Pampeano lacustre
				huesos del pie	Hardie, Balcarce	superior
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	10149	Mandíbula con molares incompleta, un hueso malar,	Arroyo Grande, campo de R.	Pampeano lacustre
				molares superiores y tres falanges ungueales, juvenil	Hardie, Balcarce	superior

				(encontrado junto con el ejemplar adulto Nº 10148)		
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	10468	Clavícula	Estación Gorchs (F.C.S.)	Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	10538	Húmero, sin la epífisis (juvenil)	Quequén Grande	Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	10547	Fémur incompleto	Paso Otero, Quequén Grande	Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	10605	Molar superior	Arroyo Grande- Balcarce	Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	10683	Fémur	Río Quequén Grande	Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	10698	Porción distal de calcáneo	-	Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	12586	Astrágalo incompleto	Gorchs. Río Salado	Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	13021	Cráneo completo (sin mandíbula)	Bahía Sanguinetti	Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	17573	Varios cuerpos de vértebras, porciones de escápulas,	Margen izquierda del Río	Pleistoceno superior a
				porciones de fémur, tibia, fíbula y astrágalo completo	Senguer, sobre Ruta del Buen	reciente.
				etc.	Pasto, a 500 metros de Puente	
					Traverso (Hoja I.G.M. 5469 -	
					21)	
Megatherium	Megatherium	MACN Pv	17636	Astrágalo	Cauce del Arroyo Tapalqué, en	Pleistoceno superior
					el lecho (a 4 m. de la superficie	
					del suelo) 7 Km. al SW del	
					Pueblo de Olavarría	
Megatherium	Megatherium	MLP	2-202	Metacarpo II incompleto	Arrecifes prov Bs. As.	Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MLP	2-201	Navicular, metatarsos III, ambos metacarpos III y	Arrecifes prov Bs. As.	Pampeano superior
				metacarpo II		
Megatherium	Megatherium	MLP	2-200	Semilunar		Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MLP	2-199	Hueso flabelar		Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MLP	2-198	Sesamoideo palmar		Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MLP	2-197	Falange		Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MLP	2-196	Falange		Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MLP	2-195	Falange		Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MLP	2-194	Pisciforme		Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MLP	2-193	Patella		Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MLP	2-192	Patella		Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MLP	2-188	Fémur izq, patella, astrágalo, calcáneo incompletos,	Blaquier FCP Prov Bs. As.	Pampeano superior con
				navicular, metatarso 3, 10 vértebras caudales, varios		concreciones de tosca
				fragmento vertebrales y de costillas		
Megatherium	Megatherium	MLP	2-138	Metacarpo IV	Salto	Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MLP	2-135	Hueso metacarpal y 3 falanges del dedo I de mano der, 4		Pampeano superior
				vértebras cervicales y 2 costillas		
Megatherium	Megatherium	MLP	2-132	Manubrio		Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MLP	2-131	Astrágalo der incompleto	Mercedes prov Bs. As.	Pampeano sup

						(Pleistoceno sup)
Megatherium	Megatherium	MLP	80-VIII-13-91	Porción de astrágalo der	Paso Otero Quequén aguas	Miembro Guerrero Fm.
-	-			-	arriba Zanjón Seco, margen izq	Luján (L verde)
Megatherium	Megatherium	MLP	57-VII-23-53	Mitad proximal de radio	Quequén Salado Paso del	Pampeano superior
					Médano margen der	
Megatherium	Megatherium	MLP	52-IX-30 44	Varias porciones de molares	Perforación para el puente	Lujanense
					sobre el río Salado cerca de la	
 					estación Manucho	
Megatherium	Megatherium	MLP	2-30	Ambos fémures, tibias, astrágalos y calcáneo izq,	Reg N de la prov de Bs. As.	Pampeano superior
			2.24	columna vertebral casi completa, cola, fibula		
 Megatherium	Megatherium	MLP	2-31	Miembro posterior izq completo, algo restaurado	Reg N de la prov de Bs. As.	Pampeano superior
Megatherium	Megatherium	MLP	2-68	Mitad posterior de craneo, varios tragmento de dientes	Arroyo Chelforo, estacion Fair	Pampeano sup lacustre
 Mogathonium	Magathanium	MLD	2.75	A mbos férmuros y ambos tibios fíbulos patellos yarios	DS. AS.	Dama a can o la quatra
wiegainerium	wieganserium	WILI	2-75	Ambos temures y ambas ubias-nibulas, pateilas, varios		Panipeano lacustre
 Mogatherium	Mogatherium	MI P	52 X 3 76	Porción masticatoria de molar	Quequén Salado Paso del	Luianense
wigunerum	witzun	IVILII	52-23-70	i oreion masteatoria de morar	Médano	Edjanense
 Megatherium	Megatherium	MLP	95-III-1-1	Fragmento de hemimandíbula	Arrovo Saladillo a 10 km de	Luianense
8	&			8	Roque Pérez prov Bs. As.	
Megatherium	Megatherium	MLP	96-VIII-2-1	Vértebra y fragmento de costilla	Estación Martín Colman FCR	Miembro Guerrero Fm.
0	0			2 0	Pdo. Las Flores prov Bs. As.	Luján Al fondo de una
					1	laguna en la estancia de
						Miguel Carbajal
Megatherium	Megatherium	MLP	81-II-5-1	2a vértebra caudal	Margen der Arroyo El Pescado	Fm. Lobería (Lujanense)
					castigado campo de Nielssen	
					Pdo. de San Cayetano, prov Bs.	
 					As.	
 Megatherium	Megatherium	MLP	67-VIII-11-1	Tibia	Junín prov Bs. As.	Lujanense
 Megatherium	Megatherium	MLP	71-11-18-1	Astrágalo	Pehuajó	Lujanense
Megatherium	Megatherium	MLP	76-IV-29-1	Mitad distal de tibia	Afluente sin nombre del	Lujanense
					Naposta Grande, 6 km al 8 del	
					cerro Fundacion Funke	
 Magathonium	Magathanium	MLD	2.25	Douriée ME con superficie triturente	Arrovo Chalforá ostación Fair	Dama a a a a a la quatra
Miegainerium	wieganserium	WILI	2-23	Porcion M5 con superficie inturante	Re Ac	Pampeano sup lacustre
 Mogatherium	Megatherium	MI P	55-VIII-12 19	Falance	Salto	Pampeano superior
 Megatherium	Megatherium	MMMP	2004_M	Fémur astrágalo vértebras	Mar de Cobo, 100 m al N de la	Luianense
11102001001000	TATOSANIJOTANI	TATTATIATI	2007-141	i cinui, astragato, vertebras	desembocadura del Arrovo Los	Lujanciisc
					accentro cadara del mito yo 1.05	

					Cueros, Pdo. de Mar Chiquita,	
				201.14	prov Bs. As.	
Microcavia	Microcavia	MLP	80-VIII-13-47	Molaritormes	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján (conglomerado
) G D	(0.171.4.0.57		N (0) (0) 1 1 (50)	osifero en paleocauce)
Microcavia	Microcavia	MLP	63-VI-10-57	Maxilar der con P4-M3	Rio Quequen Salado, 150 m	Lujanense
					aguas debajo de la confluencia	
					con Indio Rico. Limos	
	<u>کر:</u> :	MUD	00 11 4 5		marrones de la margen der	
Microcavia	Microcavia	MLP	90-V-1-5		Centinela del Mar Gral	Pleistoceno sup eolico 6
	16 7.1) (T D	50 HX 00 400		Alvarado	
Morenelaphus	Morenelaphus	MLP	52-1X-29-100	Buena porcion de cuerno der	Paso del Medano Quequen	Lujanense
M L I	M 1.1	MUD	05 I 20 01	E 4 1	Salado	
Morenelaphus	Worenetaphus	MLP	85-1-30-81	Fragmento de cornamenta	Ruta 51 y rio Sauce Grande	Pleistoceno superior
M 1 1	7411	MACNID	2210	A . (1 1 1	prov Bs. As.	D :
Nylodon	Niyloaon	MACN PV	2219	Astragalo derecno		Pampeano superior
Nylodon	Niyloaon	MACN PV	12090	Femur	Olivera	Lujanense
Nylodon	Nylodon	MACN PV	12093		Olivera	Lujanense
Nylodon	Nylodon	MACN PV	12094	Patella	Olivera	Lujanense
Nylodon	Mylodon	MACN PV	12097	Cuerno de hueso hyoides	Olivera	Lujanense
Nylodon	Nylodon	MACN PV	12098			Lujanense
Mylodon	Mylodon	MACN Pv	12203	Esqueleto completo (faltan pies y manos) joven	Jauregui. F.C.O. R	Lujanense
Mylodon	Mylodon	MLP	3-/6/	Pelvis, ambos femures y tibia izq	Olavarria	Pampeano superior
Mylodon	Mylodon	MLP	3-766	Fémur der	Olavarria	Pampeano superior
Mylodon	Mylodon	MLP	3-763	Craneo sin dentadura en parte restaurado	Olavarria	Pampeano superior
Mylodon	Mylodon	MLP	3-132	Astragalo der		Pampeano superior
Mylodon	Mylodon	MLP	3-130	Patella der y patella 12q incompleta		Pampeano superior
Mylodon	Mylodon	MLP	3-129	Tibia der		Pampeano superior
Mylodon	Mylodon	MLP	3-128	Tibia der incompleta		Pampeano superior
Mylodon	Mylodon	MLP	3-127	Rama mandibular izq con los molares, defectuosa	Luján	Pampeano superior
Mylodon	Mylodon	MLP	3-125	Rama mandibular der sin la rama ascendente y con los 4		Pampeano superior
				molares, rama mandibular 12q igualmente incompleta		
				con los 4 molares		
Mylodon	Mylodon	MLP	3-123	Mitad posterior de cráneo incompleta	Arrecites	Pampeano superior
Mylodon	Mylodon	MLP	3-119	Rama mandıbular ızq con los molares ejemplar juvenil		Pampeano superior
Mylodon	Mylodon	MLP	3-118	Porcion de rama mandibular der con m1 y parte de los		Pampeano superior
			0.447	otros		
Mylodon	Mylodon	MLP	3-116	Calcáneo 12q radio der metatarso IV y V		Pampeano superior

Mylodon	Mylodon	MLP	3-115	Tibia izq un poco defectuosa		Pampeano superior
Mylodon	Mylodon	MLP	3-113	Fíbula		Pampeano superior
Mylodon	Mylodon	MLP	3-111	Axis		Pampeano superior
Mylodon	Mylodon	MLP	3-762 a	Cráneo con el 20 molar roto en el alvéolo faltando los	Olavarría	Pampeano superior
				demás dientes		
Mylodon	Mylodon	MLP	54-III-8-1	Mitad posterior de cráneo	La Providencia, Sierras Bayas	Pampeano superior
					Olavarría	
Myocastor	Myocastor	MLP	52-X-2-81	Incisivo	Quequén Salado	Lujanense
Necromys	Necromys	MACN A	1356	Mandíbula y maxilares	Olivera	Pampeano lacustre
Necromys	Necromys	MACN A	1357	Mandíbula y maxilares	Olivera	Pampeano lacustre
Necromys	Necromys	MACN A	1358	Mandíbula y maxilares	Olivera	Pampeano lacustre
Neochoerus	Neochoerus	MACN Pv	9664	Porción proximal con el caput y con el trocánter mayor	Barrancas Quequén Salado,	Pampeano superior
				roto	cerca Paso del Médano	
Onohippidion	Hippidion	MACN Pv	9671	Rama mandibular derecha y sínfisis con los molares,	barrancas Quequén Salado	Pampeano superior
				caninos e incisivos y porción maxilar izquierda con cinco		
				molares		
Onohippidion	Hippidion	MACN Pv	9755	Tres molares superiores	Quequén Salado	Pampeano superior
Onohippidion	Hippidion	MACN Pv	9757	Porción maxilar con tres molares	Quequén Salado, cerca del Paso	Pampeano superior
					del Médano	
Onohippidion ?	Hippidion?	MACN Pv	9762	Molares superiores e inferiores	Quequén Salado, entre Oriente	Pampeano superior
					e Irene	
Onohippidion?	Hippidion?	MACN Pv	9731	Porción de maxilar con cuatro molares	Arroyo Claromecó	Pampeano superior
Ozotoceros	Ozotoceros	MLP	52-IX-30-45	Porción de cuerno	Río Salado excavaciones para el	Lujanense
					puente FCSF de estación Río	
					Salado a Fineslille	
Palaeolama	Hemiauchenia	MACN A	2166	Rama derecha de la mandíbula de un individuo joven	Luján	Fm Luján
Palaeolama	Hemiauchenia	MACN A	2167	Rama mandibular izquierda con los cinco molares	Luján	Fm Luján
Palaeolama	Hemiauchenia	MACN Pv	9701	Extremo de matapodial	Quequén Salado; Paso del	Pampeano superior
					Médano	
Palaeolama	Hemiauchenia	MACN Pv	9720	Extremo distal de húmero	Quequén Salado, Paso del	Pampeano superior
					Médano	
Palaeolama	Hemiauchenia	MACN Pv	9729	Porción de escápula y dos molares	Quequén Salado, Cerca de	Pampeano superior
					Oriente	
Palaeolama	Hemiauchenia	MLP	9-2	Cráneo en parte restaurado	Luján	Pampeano superior piso
						Lujanense Pampeano
						lacustre
Palaeolama ?	Hemiauchenia	MACN Pv	9726	Extremo distal de la tibia	Quequén Salado, Paso del	Pampeano superior
					Médano	

Patientime Primitational of Attraction of Period de perior y de una costina Diagonal /4 entre 12 y 12 1 a Pampeano superior Plata Panpatherium Pampatherium MLP 80-VIII-13-80 Placa de la coraza Paso Otero Miembro Guerrero Fm. Lujín (L verde) Pumpatherium Pampatherium MLP 52-X-3-79 2 placas de la coraza Quequén Salado Lajanense Pumpatherium Pampatherium MLP 52-X-3-79 2 placas de la coraza Quequén Salado Lajanense Pumpatherium Pampatherium MLP 52-X-3-79 2 placas de la coraza Quequén Salado Lajanense Pumothlui Pampatherium MLP 52-X-3-79 2 placas de la coraza Quequén Salado Lujanense Pamothluis Pamothluis MACN Pv 2332 Numerosas placas de la coraza va tubo caudal Nosas Lujanense Pamothluis Pamothluis MACN Pv 5014 Gran porción distal de tubo caudal Rosas; F.C.S. Pampeano superior Pamothluis MACN Pv 9077 Dos placas Quequén Salado, cerca de Pampeano superior Pamothluis MACN Pv 10086 Fémur, sin epífisis (joven) <th< th=""><th>D l l</th><th>TT · 1 ·</th><th>МПР</th><th>(0 III 11 1</th><th></th><th>D' 174 / 101 100 I</th><th>D .</th></th<>	D l l	TT · 1 ·	МПР	(0 III 11 1		D' 174 / 101 100 I	D .
Pampatherium Pampatherium MLP 80-VIII-13-80 Placa de la coraza Paso Otero Miembro Guerrero Fm. Lujanense Pampatherium Pampatherium MLP 52-X:3-79 2 placas de la coraza Quequén Salado Lujanense Pampatherium Pampatherium MLP 70-III-10-1 Rama mandibular izq con los molariformes 1 a 7 Algarrobo Pdo. de Carlos Casares Bs. As. Pampatherium Lujanense Pamochthus Pamochthus MACN Pv 1323 Numerosas placas de la coraza de un especimen joven Lujanense Lujanense Pamochthus Pamochthus MACN Pv 2322 Cráneo con los molares imperfectos; faltan los procesos molares Gonzalez Chaves Quequén Lujanense Pamochthus Pamochthus MACN Pv 9043 Porción de coraza y tubo caudal Rosa; F.C.S. Pampeano superior Pamochthus Pamochthus MACN Pv 9777 Dos placas Quequén Salado, cerca de Pampeano superior Pamochthus Pamochthus MACN Pv 10086 Férmur, sin epífisis (joven) Oriellas del Rio Samborombón Miembro Guerrero, Fm. Pamochthus <td>Paleolama</td> <td>Hemiauchenia</td> <td>MLP</td> <td>69-111-11-1</td> <td>Porcion de pelvis y de una costilia</td> <td>Diagonal /4 entre 121 y 122 La</td> <td>Pampeano superior</td>	Paleolama	Hemiauchenia	MLP	69-111-11-1	Porcion de pelvis y de una costilia	Diagonal /4 entre 121 y 122 La	Pampeano superior
Panpatherium Panpatherium MLP 80-VIII-13-80 Place de la coraza Place de la coraza Place de la coraza Place de la coraza Quequén Salado Luján (L.verde) Pampatherium Pampatherium MLP 52-X3-579 2 placas de la coraza Quequén Salado Lujanense Pampatherium Pampatherium MLP 70-III-10-1 Rama mandibular izq con los molariformes 1 a 7 Algarrobo Pdo. de Carlos Pampeano superior Casares Bs. As. Panochilus Panochilus MACN Pv 1323 Numerosas placas de la coraza de un especimen joven Gorazlez Chaves Quequén Macon Superior Lujanense Panochilus Panochilus MACN Pv 5014 Gran porción distal de tubo caudal Rosas; F.C.S. Pampeano superior Panochilus Panochilus MACN Pv 9643 Porción de coraza y tubo caudal Rosas; F.C.S. Pampeano superior Panochilus Inderculatus MACN Pv 10086 Fémur, sin epífisis (joven) Orillas del Rio Samborombón Miembro Guerrero, Fm. Luján Luján CL 10597 Pequeña porción de coraza Paso Otero margen izq aguas abaj Cargón Seco Pampeano superior Panochilus Panochilus MLP 80-VIII-13-70 Placa de la coraza Paso Otero margen izq aguas abaj Cargón Seco Panochilu			MD	00 1/11 12 00	DI 1.1	Plata D. Ot	
PumpatheriumPampatheriumMLP52-X-3-792 placas de la corazaQuequén SaladoLujanensePampatheriumPampatheriumMLP70-III-10-1Rama mandibular izq con los molariformes 1 a 7Algarrobo Pdo. de Carlos Casares Bs. As.Pampeano superiorPamochthusPamochthusMACN Pv1323Numerosas placas de la coraza de un especimen jovenCasares Bs. As.PamochthusPamochthusMACN Pv2322Cráneo con los molares imperfectos; faltan los procesos molaresGonzalez Chaves Quequén Salado. Bs. As.LujanensePamochthusPamochthusMACN Pv5014Gran porción di stal de tubo caudalRosas; F.C.S.Pampeano superior PamochthusPamochthusPamochthusMACN Pv9643Porción de coraza y tubo caudalRosas; F.C.S.Pampeano superior Pampeano superiorPamochthusPamochthusMACN Pv9777Dos placasQuequén Salado, cera de OrientePampeano superiorPamochthusPamochthusMACN Pv10086Fémur, sin epífisis (joven)Orillas del Rio SamborombónMiembro Guerrero, Fm. Luján LujanensePamochthusPamochthusMACN Pv1057Pequeña porción de corazaPaso Otero margen izq aguas abajo Zarió RecoPampeano superior Luja LujanensePamochthusPamochthusMLP80-VIII-13-70Placa de la corazaPaso Otero Margen izq 	Pampainerium	Pampalherium	MLP	80-VIII-13-80	Placa de la coraza	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
Pampatherium Pampatherium MLP 32-X-5-79 2 piacas de la Coraza Quequén Salado Lujanense Pamochilus Pamochilus MLP 70-III-10-1 Rama mandibulai zirq con los molariformes 1 a 7 Algarrobo Pdo. de Carlos Casares Bs. As. Pampentoberium Pampentoberium Lujanense Pamochilus Pamochilus MACN Pv 1323 Numerosas placas de la coraza de un especimen joven Lujanense Pamochilus Pamochilus MACN Pv 2322 Cráneo con los molares imperfectos; faltan los procesos molares Gonzalez, Chaves Quequén Salado, Bs.As. Lujanense Pamochilus Pamochilus MACN Pv 5014 Gran porción de coraza y tubo caudal Rosas; F.C.S. Pampeano superior Pamochilus tubersulatus MACN Pv 9643 Porción de coraza y tubo caudal Rosas; F.C.S. Pampeano superior Pamochilus tubersulatus MACN Pv 10086 Férnur, sin epífsis (joven) Orilas de Rís Osamboromón Micembro Guerrero, Fm. Luján. Lujanense. Pamochilus Pamochilus MACN Pv 10597 Pequeña porción de coraza Quequén Grande Pampeano superior			MD	50 X 2 70	0 1 1 1		Lujan (L verde)
Pampatherium Pampatherium MLP //0-111-10-1 Rama mandibular izq con los molariormes 1 a / Algarrobo Pdo. de Carlos Pampeano superior Pamodifluis Pamodifluis MACN Pv 1323 Numerosas placas de la coraza de un especimen joven Casares Bs. As. Lujanense Pamodifluis Pamodifluis MACN Pv 2322 Crâneo con los molares imperfectos; faltan los procesos molares Gonzalez Chaves Quequén Lujanense Pamodifluis Pamodifluis MACN Pv 5014 Gran porción distal de tubo caudal Rosas; F.C.S. Pampeano superior Pamodifluis Pamodifluis MACN Pv 9777 Dos placas Quequén Salado, Bc.s. Pampeano superior Pamodifluis Indextrultatus MACN Pv 10086 Fémur, sin epífisis (joven) Orillas del Río Samborombón Miembro Guerrero, Fm. Luján. Luján. Luján. Pamodifluis Pamodifluis MACN Pv 10086 Fémur, sin epífisis (joven) Orillas del Río Samborombón Miembro Guerrero, Fm. Luján. Pamodifluis Pamodifluis MACN Pv 1057 Pequeña porción de coraza Quequén Grande Pampeano superior Pamodifluis Pamodifluis MLP 80-VIII-13-70 <td>Pampatherium</td> <td>Pampatherium</td> <td>MLP</td> <td>52-X-5-79</td> <td>2 placas de la coraza</td> <td>Quequen Salado</td> <td>Lujanense</td>	Pampatherium	Pampatherium	MLP	52-X-5-79	2 placas de la coraza	Quequen Salado	Lujanense
PanachthusPanachthusMACN Pv1323Numerosas placas de la coraza de un especimen jovenLujanensePanachthusPanachthusMACN Pv2322Cráneo con los molares imperfectos; faltan los procesos molaresGonzalez Chaves QuequénLujanensePanachthusPanachthusMACN Pv5014Gran porción distal de tubo caudalGonzalez Chaves QuequénLujanensePanachthusPanachthusMACN Pv9643Porción de coraza y tubo caudalRosa; F.C.S.Pampeano superiorPanachthusIuberculatusMACN Pv9777Dos placasQuequén Salado,cerca de OrientePampeano superiorPanachthusPanachthusMACN Pv10086Fémur, sin epífisis (joven)Orillas de Rio SamborombónMiembro Guerrero, Fm. Luján. Lujanense.PanachthusPanachthusMACN Pv10151Húmero y ulnaArroyo Grande, campo de La PanachthusPampeano superiorPanachthusPanachthusMACN Pv10597Pequeña porción de corazaQuequén GrandePampeano superior Lujan. Lujanense.PanachthusPanachthusMLP80-VIII-13-70Placa de la corazaPaso Otero margen izq aguasMiembro Guerrero abajo Zanjón SecoPanachthusPanachthusMLP80-VIII-13-30Placa de la corazaPaso Otero Margen izqLujanensePanachthusPanachthusMLP80-UII-14-2Varias porcion ed caparazónAdolfo Alisna Bs. As.LujanensePanachthusPanachthusMLP80-UII-15-5Placa de la corazaPaso Otero	Pampatherium	Pampatherium	MLP	/0-111-10-1	Rama mandibular izq con los molariformes 1 a /	Algarrobo Pdo. de Carlos	Pampeano superior
PanochthusPanochthusMACN Pv13.23Numerosas placas de la coraza de un especimen jovenLujanensePanochthusMACN Pv2322Cráneo con los molares imperfectos; faltan los procesos molaresGonzalez Chaves Quequén Salado. Bs.As.LujanensePanochthusPanochthusMACN Pv5014Gran porción distal de tubo caudalLujanensePanochthusPanochthusMACN Pv9643Porción de coraza y tubo caudalRosas; F.C.S.Pampeano superior OrientePanochthusMACN Pv9643Porción de coraza y tubo caudalRosas; F.C.S.Pampeano superior 	D 11	D 11		1000		Casares Bs. As.	. .
Panochthus Panochthus MACN Pv 2322 Crâneo con los molares imperfectos; faltan los procesos molares Gonzalez Chaves Quequén Salado. Bs.As. Lujanense Panochthus Panochthus MACN Pv 5014 Gran porción distal de tubo caudal Lujanense Panochthus Panochthus MACN Pv 9643 Porción de coraza y tubo caudal Rosas; E.C.S. Pampeano superior Panochthus MACN Pv 9777 Dos placas Quequén Salado. Bs.As. Pampeano superior Panochthus MACN Pv 10086 Fémur, sin epífisis (joven) Oriellas del Río Samborombón Miembro Guerrero, Fm. Luján. Lujanense. Panochthus Panochthus MACN Pv 10057 Pequeña porción de coraza Quequén Sando, erca por de La Luján. Lujanense Pampeano superior Panochthus Panochthus MACN Pv 10597 Pequeña porción de coraza Quequén Grande Pampeano superior Panochthus Panochthus MILP 80-VIII-13-70 Placa de la coraza Paso Otero margen izq guas Miembro Guerrero Panochthus Panochthus MILP 80-VIII-13-70 Placas de la coraza Paso Otero margen izq guas Miembro Guerrero <tr< td=""><td>Panochthus</td><td>Panochthus</td><td>MACN Pv</td><td>1323</td><td>Numerosas placas de la coraza de un especimen joven</td><td></td><td>Lujanense</td></tr<>	Panochthus	Panochthus	MACN Pv	1323	Numerosas placas de la coraza de un especimen joven		Lujanense
PanochthusPanochthusMACN Pv5014Gran porción distal de tubo caudalLujanensePanochthusPanochthusMACN Pv9643Porción de coraza y tubo caudalRosas; F.C.S.Pampeano superiorPanochthustuberculatusMACN Pv9777Dos placasQuequén Salado,cerca de OrientePampeano superiorPanochthusPanochthusMACN Pv9777Dos placasQuequén Salado,cerca de OrientePampeano superiorPanochthusPanochthusMACN Pv10086Fémur, sin epífisis (joven)Orillas del Río Samborombón Miembro Guerrero, Fm. Luján. Lujanense.PanochthusPanochthusMACN Pv10151Húmero y ulnaArroyo Grande, campo de La Lota, BalcarcePampeano superior Lota, BalcarcePanochthusPanochthusMACN Pv10597Pequeña porción de corazaQuequén GrandePampeano superior Lota, BalcarcePanochthusPanochthusMLP80-VIII-13-70Placa de la corazaPaso Otero margen izq aguas abajo Zanjón SecoJujanense (verde)PanochthusPanochthusMLP80-VIII-14-2Varias porciones de caparazónAdolfo Alsina Bs. As Lujanense (verde)LujanensePanochthusPanochthusMLP86-III-25-5Placa del centro del caparazónPunta Hermengo MiramarLujanense Lujanense de los pies y fragmentos del caparazónPanochthusPanochthusMLP52-X-4-8Mandibula inferior con toda la dentadura, varios huesos de los pies y fragmentos del caparazónPunta Hermengo MiramarLujanense<	Panochthus	Panochthus	MACN Pv	2322	Craneo con los molares imperfectos; faltan los procesos	Gonzalez Chaves Quequén	Lujanense
PanochthusPanochthusMACN Pv5014Gran porción distal de tubo caudalLujanensePanochthusMACN Pv9643Porción de coraza y tubo caudalRosa; F.C.S.Pampeano superiorPanochthusMACN Pv9777Dos placasQuequén Salado,cerca de OrientePampeano superiorPanochthusMACN Pv9777Dos placasQuequén Salado,cerca de OrientePampeano superiorPanochthusPanochthusMACN Pv10086Fémur, sin epífisis (joven)Orillas del Río SamborombónMiembro Guerrero, Fm. Luján. Lujanense.PanochthusPanochthusMACN Pv10151Húmero y ulnaArroyo Grande, campo de La DatalcarcePampeano superiorPanochthusPanochthusMACN Pv10597Pequeña porción de corazaQuequén GrandePampeano superiorPanochthusPanochthusMACN Pv10597Pequeña porción de corazaQuequén GrandePampeano superiorPanochthusPanochthusMI.P80-VIII-13-70Placa de la corazaPaso Otero margen izq aguas abajo Zanjón SecoMiembro Guerrero abajo Zanjón SecoPanochthusPanochthusMI.P80-VIII-14-2Varias porciones de caparazónAdolfo Alsina Bs. As.LujanensePanochthusPanochthusMI.P86-III-25-5Placa del corto del caparazónAdolfo Alsina Bs. As.LujanensePanochthusPanochthusMI.P86-III-25-5Placa del centro del caparazónArroyo Tapalqué OlavarríaLujanensePanochthusPanochthusMI.P<					molares	Salado. Bs.As.	
PanochthusPanochthusMACN Pv9643Porción de coraza y tubo caudalRosas; F.C.S.Pampeano superiorPanochthustuberculatusMACN Pv9777Dos placasQuequén Salado,cerca de OrientePampeano superiorPanochthusPanochthusMACN Pv10086Fémur, sin epífisis (joven)Orillas del Río SamborombónMiembro Guerrero, Fm. Luján. Lujanense.PanochthusPanochthusMACN Pv10151Húmero y ulnaArroyo Grande, campo de La Loca, BalcarcePampeano superiorPanochthusPanochthusMACN Pv10597Pequeña porción de corazaQuequén GrandePampeano superiorPanochthusPanochthusMACN Pv10597Pequeña porción de corazaQuequén GrandePampeano superiorPanochthusPanochthusMLP80-VIII-13-70Placa de la corazaPaso Otero margen izq aguasMiembro Guerrero abajo Zanjón SecoPanochthusPanochthusMILP80-VIII-13-30Placas de la corazaPaso Otero Margen izq abajo Zanjón SecoLujanense (verde)PanochthusPanochthusMLP42-VII-14-2Varias porciones de caparazónAdolfo Alsina Bs. As.LujanensePanochthusPanochthusMLP52-X-4-8Mandibula inferior con toda la dentadura, varios huesos de los pies y fragmentos del caparazónPunta Hermengo MiramarLujanensePanochthusPanochthusMACN A2202Varias placas sueltasLujánFm. LujánPanochthusPanochthusMACN Pv1045Trozo de coraza y t	Panochthus	Panochthus	MACN Pv	5014	Gran porción distal de tubo caudal		Lujanense
PanochthustuberculatusMACN Pv9777Dos placasQuequén Salado,cerca de OrientePampeano superior OrientePanochthusPanochthusMACN Pv10086Fémur, sin epífisis (joven)Oillas del Río SamborombónMiembro Guerrero, Fm. Luján. Lujanense.PanochthusPanochthusMACN Pv10151Húmero y ulnaArroyo Grande, campo de La Lota, BalcarcePampeano superiorPanochthusPanochthusMACN Pv10597Pequeña porción de corazaQuequén GrandePampeano superiorPanochthusPanochthusMLP80-VIII-13-70Placa de la corazaPaso Otero Margen izq agua abio Zanjón SecoMiembro Guerrero abajo Zanjón SecoPanochthusPanochthusMLP80-VIII-13-30Placas de la corazaPaso Otero Margen izqLujanense (verde)PanochthusPanochthusMLP80-VIII-14-2Varias porciones de caparazónAdolfo Alsina Bs. As.LujanensePanochthusPanochthusMLP86-III-25-5Placa del centro del caparazónArroyo Tapalqué OlavarríaLujanensePanochthusPanochthusMLP86-III-25-5Placa del centro del caparazónPunta Hermengo MiramarLujanensePanochthusPanochthusMLP82-22Varias placas sueltasPunta Hermengo MiramarLujanensePanochthusPanochthusMLP2202Varias placas sueltasLujánFm. LujánPanochthusPanochthusMACN Pv10145Trozo de coraza y tubo caudal incompletoRio Salado, Gral. Belgrano <td>Panochthus</td> <td>Panochthus</td> <td>MACN Pv</td> <td>9643</td> <td>Porción de coraza y tubo caudal</td> <td>Rosas; F.C.S.</td> <td>Pampeano superior</td>	Panochthus	Panochthus	MACN Pv	9643	Porción de coraza y tubo caudal	Rosas; F.C.S.	Pampeano superior
PanochthusPanochthusMACN Pv10086Fémur, sin epífisis (joven)Orillas del Río SamborombónMiembro Guerrero, Fm. Luján. Lujanense.PanochthusPanochthusMACN Pv10151Húmero y ulnaArroyo Grande, campo de LaPampeano superior Lota, BalcarcePanochthusPanochthusMACN Pv10597Pequeña porción de corazaQuequén GrandePampeano superior abajo Zanjón SecoPanochthusPanochthusMLP80-VIII-13-70Placas de la corazaPaso Otero margen izq aguas abajo Zanjón SecoPanochthusPanochthusMLP80-VIII-14-2Varias porciones de caparazónAdolfo Alsina Bs. As.Lujanense (verde)PanochthusPanochthusMLP80-VIII-14-2Varias porciones de caparazónAdolfo Alsina Bs. As.LujanensePanochthusPanochthusMLP86-III-25-5Placa del centro del caparazónArroyo Tapalqué OlavarríaLujanensePanochthusPanochthusMLP82-202Varias placas sueltasPunta Herrengo MiramarLujanensePanochthusPanochthusMACN A2202Varias placas sueltasLujánFm LujánPanochthusPanochthusMACN A2202Varias placas sueltasLujánPanpeano superiorPanochthusPanochtusMACN Pv10145Trozo de coraza y tubo caudal incompletoRío Salado, Gral. BelgranoPampeano superior	Panochthus	tuberculatus	MACN Pv	9777	Dos placas	Quequén Salado,cerca de	Pampeano superior
PanochthusPanochthusMACN Pv10086Fémur, sin epífisis (joven)Orillas del Río SamborombónMiembro Guerrero, Fm. Luján. Lujanense.PanochthusPanochthusMACN Pv10151Húmero y ulnaArroyo Grande, campo de La Lota, BalcarcePampeano superior Lota, BalcarcePanochthusPanochthusMACN Pv10597Pequeña porción de corazaQuequén GrandePampeano superiorPanochthusPanochthusMACN Pv10597Pequeña porción de corazaPaso Otero margen izq aguas abajo Zanjón SecoMiembro Guerrero abajo Zanjón SecoPanochthusPanochthusMLP80-Viii-13-30Placas de la corazaPaso Otero Margen izqLujanense (verde)PanochthusPanochthusMI.P80-Viii-14-2Varias porciones de caparazónAdolfo Alsina Bs. As.LujanensePanochthusPanochthusMI.P86-III-25-5Placa del centro del caparazónArroyo Tapalqué OlavarríaLujanensePanochthusPanochthusMI.P85-III-25-5Placa del centro del caparazónPunta Hermengo MiramarLujanensePanochthusPanochthusMI.P82-X4-8Mandibula inferior con toda la dentadura, varios huesos de los pies y fragmentos del caparazónPunta Hermengo MiramarLujanensePanochthusPanochthusMACN A2202Varias placas sueltasLujánFm. LujánPanochthusPanochtusMACN Pv10145Trozo de coraza y tubo caudal incompletoRío Salado, Gral. BelgranoPampeano superior						Oriente	
PanochthusPanochthusMACN Pv10151Húmero y ulnaArroyo Grande, campo de La Lota, BalcarcePampeano superiorPanochthusPanochthusMACN Pv10597Pequeña porción de corazaQuequén GrandePampeano superiorPanochthusPanochthusMLP80-VIII-13-70Placa de la corazaPaso Otero margen izq aguas abajo Zanjón SecoMiembro Guerrero abajo Zanjón SecoPanochthusPanochthusMLP80-VIII-14-2Varias porciones de caparazónPaso Otero Margen izqLujanense (verde)PanochthusPanochthusMLP80-VIII-14-2Varias porciones de caparazónAdolfo Alsina Bs. As.LujanensePanochthusPanochthusMLP86-III-25-5Placa del centro del caparazónArroyo Tapalqué OlavarríaLujanensePanochthusPanochthusMLP52-X-4-8Mandíbula inferior con toda la dentadura, varios huesos de los pies y fragmentos del caparazónPunta Hermengo MiramarLujanensePanochtusPanochthusMACN A2202Varias placas sueltasLujánFm LujánPanochtusPanochtusMACN Pv10145Trozo de coraza y tubo caudal incompletoRío Salado, Gral. BelgranoPampeano superior	Panochthus	Panochthus	MACN Pv	10086	Fémur, sin epífisis (joven)	Orillas del Río Samborombón	Miembro Guerrero, Fm.
PanochthusPanochthusMACN Pv10151Húmero y ulnaArroyo Grande, campo de La Lota, BalcarcePampeano superiorPanochthusPanochthusMACN Pv10597Pequeña porción de corazaQuequén GrandePampeano superiorPanochthusPanochthusMLP80-VIII-13-70Placa de la corazaPaso Otero margen izq aguas abajo Zanjón SecoMiembro Guerrero abajo Zanjón SecoPanochthusPanochthusMLP80-VIII-14-2Varias porciones de caparazónAdolfo Alsina Bs. As.Lujanense (verde)PanochthusPanochthusMLP42-VII-14-2Varias porciones de caparazónAdolfo Alsina Bs. As.LujanensePanochthusPanochthusMLP86-III-25-5Placa del centro del caparazónArroyo Tapalqué OlavarríaLujanensePanochthusPanochthusMLP52-X-4-8Mandíbula inferior con toda la dentadura, varios huesos de los pies y fragmentos del caparazónPunta Hermego MiramarLujanensePanochthusPanochthusMACN A2202Varias placas sueltasLujánFm LujánPanochtusPanochtusMACN Pv10145Trozo de coraza y tubo caudal incompletoRío Salado, Gral. BelgranoPampeano superior							Luján. Lujanense.
PanochthusPanochthusMACN Pv10597Pequeña porción de corazaQuequén GrandePampeano superiorPanochthusPanochthusMLP80-VIII-13-70Placa de la corazaPaso Otero margen izq aguas abajo Zanjón SecoMiembro Guerrero abajo Zanjón SecoPanochthusPanochthusMLP80-Viii-13-30Placas de la corazaPaso Otero Margen izqLujanense (verde)PanochthusPanochthusMLP42-VII-14-2Varias porciones de caparazónAdolfo Alsina Bs. As.LujanensePanochthusPanochthusMLP86-III-25-5Placa del centro del caparazónArroyo Tapalqué OlavarríaLujanensePanochthusPanochthusMLP52-X-4-8Mandíbula inferior con toda la dentadura, varios huesos de los pies y fragmentos del caparazónPunta Hermengo MiramarLujanensePanochtusPanochtusMACN A2202Varias placas sueltasLujánFm LujánPanochtusPanochtusMACN Pv10145Trozo de coraza y tubo caudal incompletoRío Salado, Gral. BelgranoPampeano superior	Panochthus	Panochthus	MACN Pv	10151	Húmero y ulna	Arroyo Grande, campo de La	Pampeano superior
PanochthusPanochthusMACN Pv10597Pequeña porción de corazaQuequén GrandePampeano superiorPanochthusPanochthusMLP80-VIII-13-70Placa de la corazaPaso Otero margen izq aguas abajo Zanjón SecoMiembro Guerrero abajo Zanjón SecoPanochthusPanochthusMLP80-Viii-13-30Placas de la corazaPaso Otero Margen izqLujanense (verde)PanochthusPanochthusMLP42-VII-14-2Varias porciones de caparazónAdolfo Alsina Bs. As.LujanensePanochthusPanochthusMLP86-III-25-5Placa del centro del caparazónArroyo Tapalqué OlavarríaLujanensePanochthusPanochthusMLP52-X-4-8Mandíbula inferior con toda la dentadura, varios huesos de los pies y fragmentos del caparazónPunta Hermengo MiramarLujanensePanochtusPanochtusMACN A2202Varias placas sueltasLujánFm LujánPanochtusPanochtusMACN Pv10145Trozo de coraza y tubo caudal incompletoRío Salado, Gral. BelgranoPampeano superior						Lota, Balcarce	1 1
PanochthusPanochthusMLP80-VIII-13-70Placa de la corazaPaso Otero margen izq aguas abajo Zanjón SecoMiembro Guerrero abajo Zanjón SecoPanochthusPanochthusMLP80-Viii-13-30Placas de la corazaPaso Otero Margen izqLujanense (verde)PanochthusPanochthusMLP42-VII-14-2Varias porciones de caparazónAdolfo Alsina Bs. As.LujanensePanochthusPanochthusMLP86-III-25-5Placa del centro del caparazónArroyo Tapalqué OlavarríaLujanensePanochthusPanochthusMLP52-X-4-8Mandíbula inferior con toda la dentadura, varios huesosPunta Hermengo MiramarLujanensePanochthusPanochthusMACN A2202Varias placas sueltasLujánFm LujánPanochtusPanochtusMACN Pv10145Trozo de coraza y tubo caudal incompletoRío Salado, Gral. BelgranoPampeano superior	Panochthus	Panochthus	MACN Pv	10597	Pequeña porción de coraza	Quequén Grande	Pampeano superior
PanochthusPanochthusMLP80-Viii-13-30Placas de la corazaPaso Otero Margen izqLujanense (verde)PanochthusPanochthusMLP42-VII-14-2Varias porciones de caparazónAdolfo Alsina Bs. As.LujanensePanochthusPanochthusMLP86-III-25-5Placa del centro del caparazónArroyo Tapalqué OlavarríaLujanensePanochthusPanochthusMLP52-X-4-8Mandíbula inferior con toda la dentadura, varios huesosPunta Hermengo MiramarLujanensePanochthusPanochtusMACN A2202Varias placas sueltasLujánFm LujánPanochtusPanochtusMACN Pv10145Trozo de coraza y tubo caudal incompletoRío Salado, Gral. BelgranoPampeano superior	Panochthus	Panochthus	MLP	80-VIII-13-70	Placa de la coraza	Paso Otero margen izq aguas	Miembro Guerrero
PanochthusPanochthusMLP80-Viii-13-30Placas de la corazaPaso Otero Margen izqLujanense (verde)PanochthusPanochthusMLP42-VII-14-2Varias porciones de caparazónAdolfo Alsina Bs. As.LujanensePanochthusPanochthusMLP86-III-25-5Placa del centro del caparazónArroyo Tapalqué OlavarríaLujanensePanochthusPanochthusMLP52-X-4-8Mandíbula inferior con toda la dentadura, varios huesos de los pies y fragmentos del caparazónPunta Hermengo MiramarLujanensePanochtusPanochtusMACN A2202Varias placas sueltasLujánFm LujánPanochtusPanochtusMACN Py10145Trozo de coraza y tubo caudal incompletoRío Salado, Gral. BelgranoPanocano superior						abajo Zanjón Seco	
PanochthusPanochthusMLP42-VII-14-2Varias porciones de caparazónAdolfo Alsina Bs. As.LujanensePanochthusPanochthusMLP86-III-25-5Placa del centro del caparazónArroyo Tapalqué OlavarríaLujanensePanochthusPanochthusMLP52-X-4-8Mandíbula inferior con toda la dentadura, varios huesos de los pies y fragmentos del caparazónPunta Hermengo MiramarLujanensePanochtusPanochtusMACN A2202Varias placas sueltasLujánFm LujánPanochtusPanochtusMACN Py10145Trozo de coraza y tubo caudal incompletoRío Salado, Gral. BelgranoPampeano superior	Panochthus	Panochthus	MLP	80-Viii-13-30	Placas de la coraza	Paso Otero Margen izq	Lujanense (verde)
PanochthusPanochthusMLP86-III-25-5Placa del centro del caparazónArroyo Tapalqué OlavarríaLujanensePanochthusPanochthusMLP52-X-4-8Mandíbula inferior con toda la dentadura, varios huesos de los pies y fragmentos del caparazónPunta Hermengo MiramarLujanensePanochtusPanochtusMACN A2202Varias placas sueltasLujánFm LujánPanochtusPanochtusMACN Py10145Trozo de coraza y tubo caudal incompletoRío Salado, Gral. BelgranoPampeano superior	Panochthus	Panochthus	MLP	42-VII-14-2	Varias porciones de caparazón	Adolfo Alsina Bs. As.	Lujanense
Panochthus Panochthus MLP 52-X-4-8 Mandíbula inferior con toda la dentadura, varios huesos de los pies y fragmentos del caparazón Punta Hermengo Miramar Lujanense Panochtus Panochtus MACN A 2202 Varias placas sueltas Luján Fm Luján Panochtus Panochtus MACN Py 10145 Trozo de coraza y tubo caudal incompleto Río Salado, Gral. Belgrano Pampeano superior	Panochthus	Panochthus	MLP	86-III-25-5	Placa del centro del caparazón	Arroyo Tapalqué Olavarría	Lujanense
de los pies y fragmentos del caparazón Panochtus Panochtus MACN A 2202 Varias placas sueltas Luján Fm Luján Panochtus Panochtus MACN Pv 10145 Trozo de coraza y tubo caudal incompleto Río Salado, Gral. Belgrano Pampeano superior	Panochthus	Panochthus	MLP	52-X-4-8	Mandíbula inferior con toda la dentadura, varios huesos	Punta Hermengo Miramar	Lujanense
PanochtusPanochtusMACN A2202Varias placas sueltasLujánFm LujánPanochtusPanochtusMACN Pv10145Trozo de coraza y tubo caudal incompletoRío Salado, Gral. BelgranoPampeano superior					de los pies y fragmentos del caparazón	0	,
Panochtus Panochtus MACN Pv 10145 Trozo de coraza y tubo caudal incompleto Río Salado, Gral. Belgrano Pampeano superior	Panochtus	Panochtus	MACN A	2202	Varias placas sueltas	Luján	Fm Luján
	Panochtus	Panochtus	MACN Pv	10145	Trozo de coraza y tubo caudal incompleto	Río Salado, Gral. Belgrano	Pampeano superior
Paraceros Paraceros MACN Pv 10084 Asta Orillas del Río Samborombón Pampeano superior	Paraceros	Paraceros	MACN Pv	10084	Asta	Orillas del Río Samborombón	Pampeano superior
Paraceros Paraceros MACN Pv 10463 Dos porciones de astas Necochea Pampeano superior	Paraceros	Paraceros	MACN Pv	10463	Dos porciones de astas	Necochea	Pampeano superior
Paraceros Paraceros MLP 52-X-2-70 Gran porción proximal de asta Río Salado excavaciones del Lujanense	Paraceros	Paraceros	MLP	52-X-2-70	Gran porción proximal de asta	Río Salado excavaciones del	Lujanense
puente FCSF de est Río Salado					1 1	puente FCSF de est Río Salado	,
a Fives Lille						a Fives Lille	
Paractotherium Arctotherium MLP 92-XI-27-1 M1 juvenil Centinela del Mar Eólico sup nivel 5	Paractotherium	Arctotherium	MLP	92-XI-27-1	M1 iuvenil	Centinela del Mar	Eólico sup nivel 5
Pleistoceno sun				, , _ , _			Pleistoceno sup
Paractatherium Arctatherium MLP 92-XI-28-1 M1 juvenil Camet Norte Pdo Mar Chiquita Lujanense nivel del	Paractotherium	Arctotherium	MLP	92-XI-28-1	M1 juvenil	Camet Norte Pdo Mar Chiquita	Luianense nivel del
naleorance	1 0010000000000000000000000000000000000	2 II 00001301 000110	1,11/1	/2 /11 20 1	ini juveini	Samer Porte Pdo. mar Sinquita	paleocauce
Pararctotherium Arctotherium MACN Py 9645 Parte de la pelvis, sacro, 12 entre vértebras lumbares y Margen izquierdo del Río Pampeano superior	Pararctotherium	Arctotherium	MACN Pv	9645	Parte de la pelvis, sacro, 12 entre vértebras lumbares v	Margen izquierdo del Río	Pampeano superior

				dorsales, fémur, tibia y fíbula izquierdos, calcáneo y	Quequén Salado, a dos leguas	
			0.4.4.6	astragalo derechos	del mar. en un barro amarillento	
Pararctotherium	Arctotherium	MACN Pv	9646	Rama mandibular izquierda, con el canino, p4, m1 a m3	Margen derecho del Rio	Pampeano superior
					Quequen Salado, a dos leguas	
					del mar. Terreno fluvial arenoso	
D (d)	41 .	MACNID	0(47	ケロ・1	con moluscos	D
Pararctotherium	Arctotherium	MACN PV	9647	Tibia izquierda	Margen derecho del Río Quequén Salado	Pampeano superior
Plaxhaplus	Plaxhaplus	MLP	86-III-25-7	Placa del caparazón	Arroyo Tapalqué Olavarría	Lujanense unidad m.
						Lujanense, perfil 15 nivel
						c2
Propraopus	Propraopus	MACN Pv	10085	Varios trozos de coraza	Orillas del Río Samborombón	Miembro Guerrero, Fm.
						Luján. Lujanense.
Pseudalopex	Pseudalopex	MLP	10-59-	Rama mandibular der p2-4 y m1-2	Luján	Luján
Pseudalopex	Pseudalopex	MLP	10-65	Rama mandibular izq incompleta p1, p3-m2 izq	Luján	Luján
Pseudolestodon	Glossotherium	MACN A	2198	Un molar aislado	Luján	Fm Luján
Pseudolestodon	Glossotherium	MACN A	2199	Un molar aislado	Luján	Fm Luján
Reithrodon	Reithrodon	MLP	80-VIII-13-45	Molariformes	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
			b			luján (conglomerado
						osífero en paleocauce)
Reithrodon	Reithrodon	MLP	63-VI-10-44	Varias porciones de mandíbula, dientes, molares y	150 m aguas abajo	Lujanense
				maxilares	desembocadura Arroyo Indio	
					Rico, margen der , limos	
					verdosos	
Reithrodon	Reithrodon	MLP	71-X-17-12	Dientes sueltos	Paso Otero río Quequén	Lujanense nivel
					Grande Pdo. de Lobería	conglomerádico
Scelidodon	Catonyx	MACN A	223	Cráneo y mandíbula	Monte Hermoso	Lujanense
Scelidodon	Catonyx	MACN A	224	Cráneo y mandíbula	Monte Hermoso	Lujanense
Scelidodon	Scelidotherium	MACN Pv	2331	Astrágalo derecho incompleto	Maipú	Pampeano superior
Scelidodon	Scelidotherium	MACN Pv	9653	Parte de una rama mandibular izquierda con los cuatro	Barrancas Quequén Salado,	Pampeano superior
				molares	cerca Paso del Médano	
Scelidodon	Scelidotherium	MACN Pv	9678	Tibia	barrancas del río Quequén	Pampeano superior
					Salado, cerca Paso del Médano	
Scelidodon	Catonyx	MACN Pv	10603	Calcáneo	Arroyo Pantanoso. Balcarce	Pampeano superior
Scelidodon	Scelidotherium	MACN Pv	12095	Radio-ulna	Olivera	Lujanense
Scelidodon	Catonyx	MLP	3-576	Ambos pies de enorme tamaño	Luján	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MACN Pv	5039	Porción occipital del cráneo, entoscado	Chascomús	Lujanense
Scelidotherium	Scelidotherium	MACN Pv	5805	Mitad posterior, porción de maxilar derecho sin los		Lujanense

				molares y una vértebra caudal		
Scelidotherium	Scelidotherium	MACN Pv	8866	Hueso metacarpal	Arroyo Pantanoso, campo el Cero; Balcarce	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MACN Pv	9616	Cráneo con hueso hyoides, mandíbula y gran parte del esqueleto (se encontró articulado en actitud de haber muerto el animal empantanado)	Barranca Oeste de la laguna de Chascomós	Pampeano superior
Scelidotherium	S celidotherium	MACN Pv	9617	Cráneo algunos molares, ambos radios (se encontró a poca distancia atrás del esqueleto del animal adulto N° 9616	Barranca Oeste de la laguna de Chascomús	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MACN Pv	9618	Mitad posterior de cráneo, fémur, patella, ambas tibias y astrágalos, calcáneo y parte del otro (joven)	Barranca Oeste de la laguna de Chascomús	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MACN Pv	9619	Astrágalo y una falange (falta esta última al 8/3/89)	Barranca Oeste de la laguna de Chascomús	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MACN Pv	9625	Cráneo con los molares, falta la parte anterior nasal y los pterigoides	Laguna Vital (Chascomús)	Pampeano superior
Scelidotherium	S celidotherium	MACN Pv	9641	Mandíbula incompleta sin dientes, dos vértebras caudales, una hemapófisis y una falange (solo está la mandíbula)	Rosas; F.C.S.	Pampeano superior
Scelidotherium	S celidotherium	MACN Pv	9691	Porción posterior de cráneo, incompleta	Barrancas del Quequén Salado, a una legua y media al N de Oriente. Arenas con cenizas volcánicas y tosca	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MACN Pv	9759	Porción posterior de cráneo	Quequén Salado, cerca del Paso del Médano	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MACN Pv	12469	Dos porciones de cráneo, dos ramas mandibulares algo deterioradas, atlas	Gorchs F.C.S.	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MACN Pv	13005	Cráneo en dos porciones	Calles Rivadavia y Basualdo. 13 m. profundidad	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MACN Pv	15742	Cráneo en dos porciones (deteriorado)	Anasagasti F.C.C.G.B.A	Pampeano superior
Scelidotherium	S celidotherium	MACN Pv	18223	Cráneo y mandíbula, en muy buen estado.	San Nicolás (a un costado de la Ruta 9)	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MACN Pv	18232	Cráneo incompleto	Calle Canning esq. Lerna	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MACN Pv	18921	Restos de cráneo y poscráneo	Mataderos	Lujanense
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-761	Porción posterior de rama mandibular izq con m3-4 de un individuo juvenil		Lujanense
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-669	Astrágalo izq		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-666	Patella		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-665	Ambas patellas		Pampeano superior

Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-664	Patella		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-663	Parte de mano articulada		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-662	Metatarso V		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-661	Metatarso V		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-659	Húmero izq juvenil		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-657	Fémur der e izq, ambas tibia sy fíbulas, los 2 ulnas,	General la Madrid estancia "La	Pampeano superior
				húmeros, 1 radio, calcáneo y astrágalo der; varios huesos	Chinchilla" prov Bs. As.	
				del pie, vértebras y costillas		
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-655	Cráneo con molares, fragmento de mand con m1 y m3		Pampeano superior
				der, ulna, fémur , parte proximal de tibia		
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-652	Clavícula		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-651	Axis		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-650	Atlas		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-646	Metacarpo IV		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-645	Atlas incompleto		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-642	Porción anterior de rama mandibular izq con m1		Pampeano superior
				ejemplar juvenil		
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-641	Rama mandibular der entoscado con m1 y m4	Salto	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-640	Falange II dedo III anterior		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-638	Falanges I y II dedo II anterior		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-637	Lunar		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-636	Metatarso III		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-632	Metacarpo III		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-631	Metacarpo III	Tapalqué Bs. As.	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-630	Patella		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-629	Falanges I y II del dedo III pie		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-628	Falanges I y II del dedo III anterior		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-627	Falange II del dedo II anterior		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-626	Falanges I y II del dedo III anterior		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-625	Falanges I y II del dedo III posterior		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-624	Falanges I y II del dedo III posterior		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-623	Metacarpo II		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-622	Metacarpo II		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-621	Metacarpo II		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-620	Clavícula		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-619	Metacarpo VI		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-618	Metacarpo V		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-617	Metacarpo IV		Pampeano superior

Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-616	Lunar		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-615	Lunar		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-614	Metacarpo IV		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-613	Cuboides		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-612	Cuboides		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-611	Cuboides		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-610	Metatarso III		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-609	Metatarso III		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-608	Metatarso III		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-607	Manubrio y otros 3 segmentos del esternón, 2 costillas y		Pampeano superior
				porción prox de falange ungueal ejemplar pequeño		
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-604	Patella		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-602	Dedos II y III anterior astrágalo y navicular		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-601	Metatarso y falanges dedo III posterior		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-600	5 metápodos 4 huesos del carpo y tarso, 5 falanges		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-597	Tres metacarpos, 2 huesos del carpo, 3 falanges y 1		Pampeano superior
				metatarso		
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-593	Fémur der sin el caput	25 de Mayo, cuartel 2º prov de	Pampeano superior
					Bs. As. terreno arenoso	
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-590	Falanges I y II del dedo III posterior der o izq		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-589	Ambas falanges I y II der e izq del dedo III posterior		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-588	Falanges I y II del dedo III posterior		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-582	Metatarso V izq	Mar del Plata	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-581	Metatarso III izq		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-580	Metatarso III izq		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-578	Metatarso y falange I y II articulados		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-575	Pie con dedos III, IVy V		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-574	Mano der armada		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-572	Patella incompleta		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-571	Patella		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-570	Patella		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-569	Patella incompleta		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-568	Patella incompleta		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-566	Astrágalo izq		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-566	Patella de gran tamaño		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-565	Astrágalo izq		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-564	Astrágalo izq		Pampeano superior

Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-561	Astrágalo der	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-560	Astrágalo der	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-559	Astrágalo incompleto	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-558	Astrágalo der	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-557	Astrágalo der	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-556	Calcáneo der	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-555	Calcáneo der	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-554	Calcáneo izq	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-551	Calcáneo izq	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-550	Calcáneo der	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-549	Calcáneo der	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-548	Calcáneo izq	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-547	Fíbula der	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-545	Fíbula izq	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-543	Fíbula der	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-542	Radio izq	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-540	Radio der	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-539	Radio der	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-538	Radio der	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-537	Radio der	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-535	Tibia der incompleta	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-534	Tibia der	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-533	Tibia der	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-532	Tibia der	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-531	Tibia izq incompleta	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-530	Tibia der incompleta	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-529	Tibia der incompleta	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-528	Tibia izq	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-527	Tibia izq con el astrágalo articulado	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-526	Tibia izq	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-525	Tibia der	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-524	Tibia der con el extremo proximal del fíbula anquilosado	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-522	Tibia y fíbula der	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-521	Ambas tibias, fíbulas y astrágalos	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-520	Ulna incompleto	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-519	Ulna restaurada	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-518	Ulna	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-517	Ulna	Pampeano superior

Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-516	Ulna incompleta		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-515	Ulna incompleta		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-514	Ulna incompleta	Arrecifes	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-513	Ulna		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-512	Ulna		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-510	Ulna		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-509	Ulna y radio		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-508	Ulna y radio		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-507	Húmero izq seccionado longitudinalmente		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-504	Mitad distal de húmero izq		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-501	Húmero der incompleto		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-500	Mitad distal de húmero izq		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-499	Húmero der muy imperfecto		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-495	Húmero incompleto, ulna y radio, el otro radio y parte		Pampeano superior
				de mano articulada		
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-472	Paladar y parte de rama mandibular izq con dientes		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-471	Mitad posterior de cráneo		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-470	Mitad anterior de cráneo con el paladar y los molares		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-469	Cráneo imperfecto y parte de la mandíbula articulada		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-468	Cráneo imperfecto con parte de la dentadura		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-467	Cráneo incompleto con casi toda la dentadura		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-460	Parte dela rama mandibular izq con los molares		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-459	Parte dela rama mandibular der con los molares		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-458	Parte anterior de la mandíbula con los molares izq y m1		Pampeano superior
				a m3 deteriorados		
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-457	Parte de la rama mandibular izq con los molares		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-456	Rama mandibular izq y parte de la der con m2 a m4 izq		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-451	Parte de la rama mandibular der con los molares		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-445	Parte de rama mandibular izq con m3 defectuoso y m4		Pampeano superior
				juvenil		
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-441	Rama mandibular der incompleta con m1, m3, m4		Pampeano superior
				deteriorados		
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-435	Mandíbula incompleta con los molares imperfectos		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-432	Mandíbula con m1, m2 y m3 der y los restantes alvéolos		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-429	Rma mand der con los molares defectuosos	Luján	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-427	Rama mandibular izq incompleta con los molares		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-424	Cráneo incompleto con parte de la dentadura		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-422	Cráneo incompleto con la dentadura ejemplar muy joven		Pampeano superior

Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-420	Cráneo con dentadura imperfecta, falta el hueso malar derecho, Mandíbula sin m1 izq		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-419	Mitade posterior de cráneo		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-418	Cráneo con M5 der y M4 izq, faltan ambos huesos malares		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-413	Mitad posterior de cráneo		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-410	Cráneo sin reg nasal ant y sin dientes (faltan los huesos malares) y rama mandibular incompleta con parte de la sínfisis y con los molares deteriorados	Ayacucho	Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-409	Cráneo incompleto faltan los huesos malares y los dientes		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-408	Cráneo incompleto con parte de la dentadura y rama mandibular der sin los molares (juvenill)		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	3-407	Cráneo con mandíbula articulada		Pampeano superior
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	52-IX-30-35	Molar inferior	Quequén Salado	Lujanense
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	52-X-5-41	Rama mandibular der con sus 4 molariformes y paladar con el maxilar izq con 4 molares	Quequén Salado Paso del Médano	Lujanense
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	71-II-19-1	Ambas ramas mand incompletas	Gral Madariaga	Lujanense
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	71-X-22-1	Fragmentos de huesos varios	Acerío de Ensenada prov Bs. As.	Lujanense
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	76-VI-27-1	Fragmentos de húmero, ulna, vértebras y costillas	Zona de Camet Mar del Plata	Lujanense
Scelidotherium	S celidotherium	MLP	68-V-29-1	Cráneo y mand incompletos, 2 fémures, 2 tibias, 2 húmeros, 2 ulnas, 2 radios, 2 patellas , 2 fíbulas, 2 huesos palmares, 2 sesamoideos patelares, 1 clavícula y parte de otra, 29 vértebras incompletas y esternón completo, varios huesos de patas y manos articulados	La Plata calle 54 entre 4 y 5	Lujanense
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	80-VIII-13-2	Tibia, cabeza de fémur y otros restos	Paso Otero	Lujanense(sedimentos pardos, margen der)
Scelidotherium	Scelidotherium	MLP	62-VIII-10-3	Porción de rama mandibular con sus molares mal conservados	Perfil barranca del Faro de Quequén, nivel inf de los limos rodados de tosca	Lujanense
Scelidotherium	Scelidotherium	MMMP	549-S	Cráneo y mandíbula, gran parte del esqueleto apendicular	Barranca costera 3km al N de Santa clara del Mar, Pdo. de Mar Chiquita, Prov Bs. As.	Fm. Cobo (Lujanense)
Scelidotherium	Scelidotherium	MMMP	552-M	Huesos del autopodio	Santa Clara del Mar, Pdo. de Mar Chiquita, prov Bs. As.	Fm. Cobo (Lujanense)
Scelidotherium ?	Scelidotherium ?	MACN Pv	10034	Huesos de la mano	Arroyo Chapadmalal	Pampeano superior
Sclerocalyptus	Neosclerocalyptus	MACN Pv	1375	Porción terminal del tubo caudal	Laguna de los Padres	Lujanense

Sclerocalyptus	Neosclerocalyptus	MACN Pv	5126	Porción terminal de tubo caudal		Lujanense
Sclerocalyptus	Neosclerocalyptus	MACN Pv	5187	Molde de tubo caudal	Río Samborombón	Lujanense
Sclerocalyptus	Neosclerocalyptus	MACN Pv	5578	Cuatro vértebras caudales	Chascomús	Lujanense
Sclerocalyptus	Neosclerocalyptus	MACN Pv	6118	Porción de rama mandibular con 5 molares. Especimen	Arroyo Tapalqué - Olavarría	Lujanense
				joven		
Sclerocalyptus	Neosclerocalyptus	MACN Pv	9630	Mitad posterior del cráneo, mandíbula, huesos pélvicos,	Estación Rosas F.C.S.	Pampeano superior
				gran parte de la coraza, tubo caudal y anillos		
Sclerocalyptus	Neosclerocalyptus	MACN Pv	10867	Tibia-fíbula incompleta	Río Salado	Pampeano superior
Sclerocalyptus	Neosclerocalyptus	MACN Pv	10869	Mitad distal de tubo caudal	Paso F.C.O.	Pampeano superior
Sclerocalyptus	Neosclerocalyptus	MACN Pv	10870	Tubo caudal	Miramar	Pampeano superior
Sclerocalyptus	Neosclerocalyptus	MACN Pv	10893	Tubo caudal con algunas vértebras	Miramar	Pampeano superior
Sclerocalyptus	Neosclerocalyptus	MACN Pv	13007	Trozo del extremo caudal	Subterráneo Lacroze al llegar a	Pampeano superior
					Callao	
Sclerocalyptus	Neosclerocalyptus	MACN Pv	13008	Trozo de caparazón	Calles Rivadavia y Basualdo. 13	Pampeano superior
					m. prof.	
Sclerocalyptus	Neosclerocalyptus	MACN Pv	19192	Fragmento de la caparazón	Chascomús, Laguna de Averias	Lujanense
Sclerocalyptus	Neosclerocalyptus	MLP	42-VII-14-1	Fragmentos del caparazón y un atlas	Bernal oeste prov Bs. As.	Pampeano superior
Sclerocalyptus	Neosclerocalyptus	MLP	80-III-25-1	Placas del caparazón	Punta Hermengo próximo al	Lujanense Miembro
					muelle de pesca. Miramar	Guerrero Fm. Luján
Sclerocalyptus	Neosclerocalyptus	MLP	80-VIII-13-5	Placa de la coraza	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján
Sclerocalyptus?	Neosclerocalyptus?	MMMP	540-M	Cráneo casi completo	Carhué, campo La	Lujanense
					Concepción,pProv Bs. As.	
Smilodon	Smilodon	MACN Pv	1110	Húmero		Lujanense
Smilodon	Smilodon	MACN Pv	5721	Falanges	Arroyo Tapalqué	Lujanense
Smilodon	Smilodon	MACN Pv	5822	Cráneo fragmentado con gran parte de la dentadura;	Las Conchas	Lujanense
				Porción de escápula: dos vértebras dorsales y varios		
				fragmentos de costillas y otros huesos. Especimen muy		
				juvenil		
Smilodon	Smilodon	MACN Pv	6204	Calcáneo derecho	Luján	Lujanense
Smilodon	Smilodon	MACN Pv	9648	Porción distal de tibia	Márgen derecho del Río	Pampeano superior
					Quequén Salado	
Smilodon	Smilodon	MACN Pv	9649	Astrágalo	Márgen derecho del Río	Pampeano superior
					Quequén Salado	
Smilodon	Smilodon	MACN Pv	9650	Húmero derecho muy grande	Río Quequén Salado, una legua	Pampeano superior
					y media al n. de Oriente, F.C.S.;	
					arenas fluviales amarillentas con	
					moluscos	

Smilodon	Smilodon	MACN Pv	10531	Extremo proximal de húmero y dos vértebras (quizás le corresponde el N° 10523)	Quequén Grande	Pampeano superior
Smilodon	Smilodon	MACN Pv	10595	Mitad proximal de ulna y parte distal de radio	Quequén Grande	Pampeano superior
Smilodon	Smilodon	MACN Pv	12607	Fíbula	Jáureguy	Pampeano superior
Smilodon	Smilodon	MLP	80-VIII-13-82	Fragmento proximal de falange	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján (verde)
Smilodon	Smilodon	MLP	46-VI-27-16	Atlas, fragmentos de 11 vértebras, fragmento de pelvis,	Arroyo La Ballenera Miramar	Pampeano superior
				porción dist de radio, ambas patellas, 2 huesos de los		
				pies, 1 metapodio, 1 falange, 1 canino, 2 molares		
Smilodon	Smilodon	MLP	/1-VIII-2-1	Fragmento proximal de ulna der	Estancia Las Achiras Pdo. Gral	Lujanense
					Belgrano	
Smilodon	Smilodon	MLP	55-VIII-12-2	Gran porción proximal de ulna izq	Salto	Pampeano superior
Smilodon	Smilodon	MLP	55-VIII-12-3	Mitad prox de ulna izq de un juvenil	Salto	Pampeano superior
Stegomastodon	Stegomastodon	MACN Pv	5724	Molar (juvenil)	Arroyo Tapalqué	Lujanense
Stegomastodon	Stegomastodon	MACN Pv	14381	Incisivo superior casi completo (algo destruido en uno	Río Samborombón (Entre	Miembro Guerrero, Fm.
				de sus costados)	Pininas y Don Cipriano)	Luján. Lujanense.
Stegomastodon	Stegomastodon	MACN Pv	18197	Rama mandibular izquierda con molares		Pampeano superior
Stegomastodon	Stegomastodon	MLP	94-11-1-43	Fragmento del autopodio	Cascada del Paleolama,	Pleistoceno superior
					Quequén Salado prov Bs. As.	
Stegomastodon	Stegomastodon	MLP	94-11-1-44	Vértebra	Cascada del Paleolama,	Pleistoceno superior
					Quequén Salado prov Bs. As.	
Stegomastodon	Stegomastodon	MLP	94-11-1-51	Fragmento de vertebra	Cascada del Paleolama,	Pleistoceno superior
					Quequén Salado prov Bs. As.	- ·
Stegomastodon	Stegomastodon	MLP	50-VII-1-2	Gran parte de un esqueleto. Defensa	Ayacucho Arroyo Cheltoró	Lujanense
1 ayassu	Tayassu	MACN Pv	10083	Serie dental superior izquierda y parte de craneo	Orillas del Río Samborombón	Miembro Guerrero, Fm.
T	T) (T D	(0 MH 0 (4	D11 0 1 'C		Lujan. Lujanense.
1 ayassu	1 ayassu	MLP	68-V1-26-1	Paladar con 8 molaritormes	Laguna de Chascomus paraje La	Pampeano superior
T	T) (T D	50 IX 0 0		Concordia	D
1 ayassu	<u>Tayassu</u>	MLP	58-1X-3-8	Porcion de rama mandibular con p3, p4, my y m3	A 75 1 1	Pampeano superior
Tolypeutes	Tolypeutes	MACN Pv	5/20	Cuatro placas unidas de la coraza	Arroyo Tapalque	Lujanense
Tolypeutes	Tolypeutes	MLP	8/-XI-5-3	2 placas	Punta Hermengo	Lujanense verde sup
<u>I oxodon</u>	1 oxodon	MACN A	2144	Ulna completa	Lujan	Fm. Lujan
1 oxodon	1 oxodon T	MACN A	2145	Iliaco incompleto	Lujan	Fm. Lujan
loxodon	Toxodon	MACN A	2146	Metatarso	Lujan	Fm. Lujan
Toxodon	Toxodon	MACN A	2147	Mandibula incompleta con los incisivos y gran parte de la dentadura y tres molares aislados de la misma	Luján	Fm. Luján
Toxodon	Toxodon	MACN A	2148	Mandíbula incompleta con los incisivos y gran parte de	Luján	Fm. Luján
				la dentadura y tres molares aislados de la misma	,	,

Toxodon	Toxodon	MACN A	2149	Mandíbula incompleta con los incisivos y gran parte de la dentadura y tres molares aislados de la misma	Luján	Fm. Luján
Toxodon	Toxodon	MACN A	2150	Mandíbula incompleta con los incisivos y gran parte de la dentadura y tres molares aislados de la misma	Luján	Fm. Luján
Taxadan	Toxodon	MACN A	2151	I2 izquierdo	Luián	Em Luián
Toxodon	Toxodon	MACN A	2325	Dientes incompletos	Luján	Em Luián Luianense
Toxodon	Toxodon	MACN Pr	1802	Escápula imperfecta	Mar del Plata	Pampeano lacustre
Taxadan	Toxodon	MACN Py	2760	Metápodo	Wai dei I lata	Em Luián Luianense
Toxodon	Toxodon	MACN Dy	5712	Varios huesos de los pies y fragmentos de molares	Arrovo Tapalquá	Luianense
10.0000	10.20000		5712	patella, vértebra y pequeños fragmentos óseos de un	mitoyo Tapaique	Lujanense
				especimen, entre cuyos despojos se extrajo una porción		
				de diente, fósil trabajado por el hombre		
Toxodon	Toxodon	MACN Pv	5717	Porción de molar superior, juvenil	Arroyo Tapalqué	Lujanense
Toxodon	Toxodon	MACN Pv	5719	Hueso del pie	Arroyo Tapalqué	Lujanense
Toxodon	Toxodon	MACN Pv	8705	Gran parte de un fúmur, defectuoso	Dolores	Lujanense
Toxodon	Toxodon	MACN Pv	8871	Fragmento mandibular con el cóndilo	Río Luján. Mercedes	Pampeano superior
Toxodon	Toxodon	MACN Pv	9657	Tibia	Barrancas Quequén Salado,	Pampeano superior
					cerca Paso del Médano	
Toxodon	Toxodon	MACN Pv	9666	Vértebra cervical (joven)	Barrancas Quequén Salado,	Pampeano superior
					cerca Paso del Médano	
Toxodon	Toxodon	MACN Pv	9677	Ulna sin el extremo distal	Barrancas del río Quequén	Pampeano superior
					Salado, cerca Paso del Médano	
Toxodon	Toxodon	MACN Pv	9765	Metapodo	Arroyo Claromecó	Pampeano superior
Toxodon	Toxodon	MACN Pv	10443	Porción de incisivo	Río Luján, cerca de Luján	Lujanense
Toxodon	Toxodon	MACN Pv	10563	Extremo distal de tibia y un hueso carpal	Quequén Grande	Pampeano superior
Toxodon	Toxodon	MACN Pv	11075	Cráneo incompleto y mandíbula completa	Arrecifes. Río Arrecifes	Lujanense
Toxodon	Toxodon	MACN Pv	11076	Cavidad glenoidea; cavidad cotiloidea y una vértebra	Arrecifes. Río Arrecifes	Lujanense
				cervical		
Toxodon	Toxodon	MACN Pv	11077	Esqueleto: cráneo, porción distal, pelvis (51) Resto (52)	Arrecifes. Río Arrecifes	Lujanense
Toxodon	Toxodon	MACN Pv	12091	Tibia	Olivera	Lujanense
Toxodon	Toxodon	MACN Pv	12207	Premolar superior	Jauregui. F.C.O. R	Lujanense
Toxodon	Toxodon	MACN Pv	14729	Mandíbula completa, de individuo joven	Jáureguy	Lujanense
Toxodon	Toxodon	MLP	id	Cráneo de un individuo joven	Río Arrecifes	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	80-VIII-13-99	Porción de isquion	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján (L verde)
Toxodon	Toxodon	MLP	80-VII-13-83	Porción distal de tibia der	Paso Otero (Quequén Salado	Miembro Guerrero Fm.
					zanjón, margen izq)	Luján (L verde)
Toxodon	Toxodon	MLP	80-VIII-13-73	Atlas	Paso Otero (Quequén Salado	Miembro Guerrero Fm.

					zanjón, margen izq)	Luján (Lujanense verde)
Toxodon	Toxodon	MLP	86-III-25-79	Incisiviforme	Arroyo Tapalqué, Olavarría	Lujanense, unidad m.
						Lujanense perfil 10 nivel
						A2
Toxodon	Toxodon	MLP	80-VIII-13-21	Metacarpal der	Paso Otero	Miembro Guerrero Fm.
						Luján (L verde)
Toxodon	Toxodon	MLP	80-VIII-13-13	Porción de axis	Pipinas Pdo. Magdalena prov	Miembro Guerrero Fm.
					Bs. As.	Luján (L verde)
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1132	Axis		Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1133	Atlas		Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1135	Vértebra sacra incompleta		Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1138	Vértebra caudal incompleta	Tapalqué	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1139	Vértebra caudal		Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1141	Rama mandibular juvenil		Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1141	Rama mandibular juvenil	Arrecifes	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1143	Rama mandibular juvenil	Río Areco prov Bs. As.	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1144	Rama mandibular juvenil	Río Areco prov Bs. As.	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1147	Fragmento de maxilar con iincisivos 1-2 rotos	Luján	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1151	Fragmento de premaxilar ozq con incisivo 1 roto		Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1154	Premaxilares incompletos con los 4 incisivos		Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1156	Occipital	Tapalqué	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1157	Premaxilares incompletos, con los 4 incisivos rotos		Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1163	Mandíbula con pm4-m3 der y pm3.m3 izq y los incisivos	San Antonio de Areco prov Bs.	Fm. Pampeana lacustre
				rotos	As.	
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1164	Mandíbula con los dientes rotos	Arrecifes	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1167	Fragmento de rama mandibular		Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1170	Sínfisis mandibular rota con parte de los incisivos	Luján	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1175	Mand de un individuo joven	Mercedes prov Bs. As.	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1177	Porción de rama mandibular izq	Ayacucho	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1178	Porción de rama mandibular izq	Arrecifes	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1181	Porción de rama mandibular izq	Luján	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1182	Fragmento de rama mandibular der	Arrecifes	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1182	Fragmento de premaxilar	Mercedes	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1184	Fragmentos de molares superiores unidos por el tabique		Fm. Pampeana lacustre
				alveolar		
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1189	Mandíbula incompleta	Río Arrecifes	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1195	Mandíbula restaurada	San Antonio de Areco	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1198	Incisivo inferior roto		Fm. Pampeana lacustre

Toxodon	Toxodon	MLP	12-1199	Incisivo inferior	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1211	Incisivo inferior roto	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1212	Incisivo inferior roto Tapalqué	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1215	Incisivo inferior roto	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1217	Incisivo superior roto Tapalqué	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1223	Incisivo superior	Lujanense
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1226	Incisivo superior Ensenada prov Bs. As.	Lujanense
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1227	Incisivo superior	Lujanense
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1236	Incisivo inferior	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1243	Incisivo superior Ayacucho	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1245	Incisivo superior	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1246	Molar superior Pergamino prov Bs. As.	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1251	Incisivo superior Ensenada La Plata	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1269	Molar superior	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1270	Molar superior	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1271	Premolar inferior	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1272	Molar superior	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1273	2 premolares superiores	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1277	Molar superior	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1278	Molar inferior	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1282	Hueso del carpo Tapalqué	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1283	P2	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1300	Premolar sup	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1339	Premolar sup	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1342	Fragmento de incisivo sup	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1348	Fragmento de incisivo sup Arroyo del Medio, prov Bs. As.	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1349	Fragmento de incisivo sup Arroyo del Medio, prov Bs. As.	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1350	Fragmento de incisivo sup	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1360	Fragmento de incisivo sup	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1367	3 fragmentos de costilla	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1372	Vértebra dorsal	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1373	Vértebra dorsal	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1376	Vértebra dorsal	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1379	Arco de vértebra dorsal	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1385	Fragmentos de costillas	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1386	Fragmentos de costillas	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-1387	Fragmento de mandíbula	Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	52-X-3-81	Unciforme incompleto Punta Hermengo, Miramar	Lujanense

Toxodon	Toxodon	MLP	52-X-3-83	Incisivo 2 sup	Quequén Salado, Paso del Médano Bs. As.	Lujanense
Toxodon	Toxodon	MLP	95-VII-5-1	Fragmento de reg temporo-occipital der	Río Arrecifes	Parte cuspidal del Miembro Guerrero Fm. Luján
Toxodon	Toxodon	MLP	72-IV-17-1	Fragmento de rama mandibular der y un molar sup izq	Pipinas Pdo. Magdalena prov Bs. As.	Lujanense (conglomerado)
Toxodon	Toxodon	MLP	71-X-20-1	Incisivo sup	Pipinas Pdo. Magdalena prov Bs. As.	Lujanense (Belgranense)
Toxodon	Toxodon	MLP	87-V-22-1	Vértebra	Arroyo de los Huesos Pdo. de Juárez prov BS. AS.	Miembro Guerrero Fm. Luján
Toxodon	Toxodon	MLP	52-X-2-14	Últimos 2 molares superiores	Miramar	Lujanense
Toxodon	Toxodon	MLP	86-XI-20-5	Metapodio	Tres Arroyos, Rio Quequén Salado Usina Oriente	Miembro Guerrero Fm. Luján
Toxodon	Toxodon	MLP	81-II-5-7	Tibia-fibula derecha	Margen der Arroyo El Pescado Castigado campo La Balbina Pdo. de San Cayetano, prov Bs. As.	Lujanense (limos arenosos pardo amarillentos infrapuestos a limos verdosos y sobrepuestos a limos loessoides pardo rojizos "Bonaerense")
Toxodon	Toxodon	MLP	55-VIII-12-7	4 metapódidos uno de ellos incompleto que podrían pertenecer a distintos individuos	Salto	Pampeano superior
Toxodon	Toxodon	MLP	86-XI-20-7	2 molariformes	Tres Arroyos, Rio Quequén Salado Usina Oriente	Miembro Guerrero Fm. Luján
Toxodon	Toxodon	MLP	55-VIII-12-8	Calcáneo incompleto	Salto	Pampeano superior
Toxodon	Toxodon	MLP	55-VIII-12-9	Patella izq	Salto	Pampeano superior
Toxodon	Toxodon	MLP	12-2535	Vértebra cervical		Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-2536	Vértebra cervical		Fm. Pampeana lacustre
Toxodon	Toxodon	MLP	12-2541	Vértebra dorsal	Río Arrecifes	
Toxodon	Toxodon	MLP	12-2578	Trozo de incisivo superior		Fm. Pampeana lacustre
Ursus	Arctotherium	MLP	MMHM PAM 264	Hemimandíbula izq con m 1-2	Cercanías de Luján	Pleistoceno medio a superior
Viscaccia	Lagostomus	MACN Pv	5723	Fémur derecho	Arroyo Tapalqué	Lujanense
Viscaccia	Lagostomus	MACN Pv	5725	Porción occipital	Arroyo Tapalqué	Lujanense
Viscaccia	Lagostomus	MACN Pv	13022	Porción anterior de cráneo y mandíbula	Laguna de San Miguel del Monte	Pampeano superior

9. 2. Listado de materiales relevados pertenecientes a la República Oriental del Uruguay.

Taxón original	Taxón	Colección	N°	Descripción	Procedencia geográfica	Procedencia
	sinonimizado					estratigráfica
Antifer	Antifer	MHD-P	249	Base de cornamenta	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Antifer	Antifer	MHD-P	255	Cornamenta incompleta	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Antifer	Antifer	MHD-P	292	Cornamenta incompleta	Río Arapey Grande, Brazo Muerto boca Valentín Grande	Fm. Sopas
Antifer	Antifer	MHD-P	298	Cornamenta incompleta	Río Arapey Grande, Brazo Muerto boca Valentín Grande	Fm. Sopas
Antifer	Antifer	MHD-P	316	Cornamenta derecha casi completa	Arapey Grande, Estancia Mburucuyá (Brazo Muerto)	Fm. Sopas
Antifer	Antifer	MHD-P	408	Base incompleta de cornamenta	Arroyo Catalán Grande Paso Urumbeba; Est. Costa	Fm. Sopas
Antifer	Antifer	MGT	475	Poción de vara con base de la garceta	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Antifer	Antifer	MHD-P	6	Cornamenta	Paso Urumbeba, Arroyo Catalán Grande	Fm. Sopas
Antifer	Antifer	MHD-P	34	Cornamenta izquierda completa	Río Cuareim Cerro Pintado (mina1)	Fm. Sopas
Antifer?	Antifer?	MACN-S	s/n	Asta	Sitio 5 Sopas B	Fm. Sopas
Antifer?	Antifer?	MHD-P	365	Rama incompleta de cornamenta	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Arctodus	Arctotherium	MHD-P	149	Canino	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Brasiliochoerus	Catagonus (Brasiliochoerus)	MHD-P	9	Cráneo	Río Cuareim entre Arroyo Cuaró y Arroyo Tres Cruces	Fm. Sopas
Catagonus	Catagonus	FC-DPV	1057	P2 a m3 der, p2 a m2 izq y canino	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Catagonus (Brasiliochoerus)	Catagonus (Brasiliochoerus)	MACN-S	10	Cráneo y mandíbula	Paso de Cañas del Arroyo Cañas. Dpto. Salto.	Fm. Sopas
Cavia	Cavia	MACN-S	20	Fragmento de cráneo con ambos I, diastema, ambas series molariformes y porción proximal de las ramas maxilares de los arcos cigomáticos; húmero der sin epífisis proximal, fragmento proximal de ulna y de radio der, ambos con parte de la diáfisis. Todos los restos pertenecen a un mismo individuo	Salto, Arroyo Sopas	Fm. Sopas

Cavia	Cavia	MHD-P	143	Fragmento de cráneo juvenil	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Cavia	Cavia	FC-DPV	770	Fragmento de rama mandibular izq	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cavia	Cavia	FC-DPV	1152	Fragmento rama mandibular der con incisivo y molariformes	Lavié II, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cavia	Cavia	FC-DPV	1238	Parte de cráneo, mandíbula con dentición, varias vértebras, costillas, proximal de escápula, húmero der, proximal ulna, radio?, fémur der, fémur izq, fragmento sacro y fragmento escápula (articulado)	Lavié, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	CLRC	232	Pequeña porción proximal de cornamenta	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Cervidae	Cervidae	CLRC	376	Dos astrágalos del mismo individuo	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Cervidae	Cervidae	CLRC	379	Pequeño hueso articular de la mano	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Cervidae	Cervidae	CLRC	400	Tres molares	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Cervidae	Cervidae	CLRC	404	Trozos de puntas de cuernos	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Cervidae	Cervidae	CLRC	407	Extremo distal de radio	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Cervidae	Cervidae	CLRC	420	Pequeña porción de rama mandibular derecha conteniendo un premolar	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Cervidae	Cervidae	CLRC	423	Parte distal de metacarpo y metatarso	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Cervidae	Cervidae	CLRC	461	Porción craneal derecha con nacimiento de cornamenta	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Cervidae	Cervidae	CLRC	462	Porción posterior de maxilar con 2 molares y parte del palatino	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Cervidae	Cervidae	CLRC	465	Punta de conrnamenta	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Cervidae	Cervidae	CLRC	482	Base de cornamenta con garceta	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Cervidae	Cervidae	CLRC	497	Pequeño huesesillo metacarpo	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Cervidae	Cervidae	CLRC	504	Grupo de tres restos de cornamentas con base craneal y garcetas	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Cervidae	Cervidae	CLRC	539	Cañón posterior	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Cervidae	Cervidae	CLRC	553	Pequeño hueso del metápodo (cuboides-navicular)	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Cervidae	Cervidae	CLRC	564	Pequeño astrágalo izquierdo?	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Cervidae	Cervidae	CLRC	583	Porcíon de pequeña rama mandibular izquierda, parte posterior, con el último molar algo deteriorado y restos a nivel alveolar del molar anterior	Cantera, La Paz	Fm. Libertad

Cervidae	Cervidae	FC-DPV	550	Fragmento de cráneo con 2 molariformes derechos y extremo de asta	Curtina, Arroyo Malo. Campo Lavié. Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	613	Hemimandíbula der con dientes	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	622	Proximal y distal de ulna	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	692	Fémur izquierdo completo	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	727	Fragmento mandibular con dentición m1 a m3	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	730	Fragmento de rama mandibular izq con p3-m3	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	735	Astrágalo	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	736	Astrágalo	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	737	Distal metatarso	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	739	Distal de tibia	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	746	Calcáneo der	Saralegui	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	747	Distal de húmero	Saralegui	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	748	Distal de metacarpo	Saralegui	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	749	2 molares	Saralegui	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	751	Molar	Saralegui	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	754	Fémur derecho	Saralegui	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	756	Fragmento mandibular con dentición p3 a m3	Saralegui	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	757	Fragmento mandibular con dentición m2 y m3	Curtina, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	758	M3	Curtina, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	766	Fragmento cornamenta, paladar con dentición completa	Curtina, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	768	Astrágalo izq	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	771	Molar	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	816	Fragmento de asta	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	817	Fragmento de asta	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	852	Distal de fémur	Cañas, Paso Cañas, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	854	Distal de húmero	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	874	Fragmento anterior de cráneo	Paso Cuello, Canelones	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	893	Fragmento de mandíbula con dientes	Sopas, Salto	Fm. Sopas

Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1018	Astrágalo	Arroyo Malo, Tacuarembó, Lavié	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1019	Astrágalo	Arroyo Malo, Tacuarembó, Lavié	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1031	Fragmento de mandíbula y p1	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1038	Proximal metacarpo	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1039	Fragmento mandibular con molariformes	Paso del Potrero, Salto	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1040	Distal metápodo	Paso del Potrero, Salto	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1041	Distal húmero	Paso Cuello, Canelones	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1147	Calcáneo der	Lavié I, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1149	Fragmento rama mandibular de con dientes	Lavié I, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1151	Metápodo	Lavié I, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1154	Hemimandíbula con sínfisis y dentición	Lavié II, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1164	Astrágalo	Lavié, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1165	Calcáneo	Lavié, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1166	Distal metápodo	Lavié, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1167	Molar	Lavié, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1171	Molar	Lavié, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1172	Fragmento asta	Lavié, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1176	Fragmento mandíbula con dientes	Lavié II, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1177	Fragmento mandíbula con dientes	Paso Colman, Arroyo Malo,Tacuarembó	Fm. Sopas

Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1178	Proximal de ulna	Lavié II, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1211	Molariforme	Lavié II, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1221	Radio izq distal	Lavié, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1225	Distal falange	Lavié, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1226	Falange	Lavié, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1227	Molar superior deciduo	Lavié, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1229	Maxilar con molares	Lavié, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1230	Fragmento rama mandibular der	Lavié, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1236	Fragmento molar superior	Lavié, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1239	Falange	Lavié, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1273	Fragmento de mandíbula con dientes	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1274	Fragmento de mandíbula con dientes	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1276	Fragmento de mandíbula con dientes	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1351	Fragmento maxilar con 3 molariformes	Paso Potrero, Arroyo Arerunguá, Salto	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1353	Falange	Lavié I, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1354	Falange	Lavié I, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1357	Distal húmero	Lavié II, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1359	Fragmento rama mandibular der	Lavié II, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas

Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1361	Proximal metápodo	Lavié II, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1365	Fragmento distal húmero	Lavié II, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1412	Hueso del carpo o tarso	Paso Potrero, Arroyo Arerunguá, Salto	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1416	Astrágalo	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1542	Fragmento húmero izq sin parte proximal	Paso Colman, Arroyo Malo,Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1543	Fragmento húmeroder sin parte proximal	Paso Colman, Arroyo Malo,Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1544	Astrágalo der	Lavié II, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1550	Fragmento de diente	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1551	Astrágalo	Lavié II, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1552	Calcáneo	Lavié II, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1554	Distal húmero der	Paso Colman, Arroyo Malo,Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1555	Molar	Paso Colman, Arroyo Malo,Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1560	Calcáneo	Lavié II, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1565	Molar	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1569	Fragmento rama mandibular der con m1-m3	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1572	Metápodo	Lavié I, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1573	Astrágalo	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1574	Calcáneo	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1577	Fragmento rama mandibular izq	Arroyo Sopas, Estancia La Torcaza, Salto	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1583	Fémur der	Lavié, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas

Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1628	Metacarpo der	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1629	Distal de húmero derecho	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1630	Metacarpo izq	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1634	Distal de tibia derecha	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1640	Fragmento de metacarpo	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1643	Astrágalo	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1647	Premolar	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1649	Premolar y molares superiores	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1650	Fragmento mandibular con premolares izq	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1653	Radio izquierdo	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1882	Cañón delantero der	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	FC-DPV	1883	Astrágalo	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MACN-S	9	Porción basal de cornamenta; mandíbula con todos los molariformes; trozo de maxilar con cinco molariformes; fragmentos óseos pequeños	Río Arapey debajo de la barra del Arroyo Tangarupé	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MACN-S	41	Calcáneo	Sitio 3 Arroyo Arapey Chico, Puente Buey Negro	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MACN-S	57	Patella	Sitio 5 Sopas A	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MACN-S	65	Cañón anterior	Sitio 3 Arroyo Arapey Chico, Puente Buey Negro	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MACN-S	67	Porción distal de húmero	Sitio 3 Arroyo Arapey Chico, Puente Buey Negro	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MACN-S	s/n	Asta	Sitio 5 Sopas A	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MACN-S	s/n	Asta	Sitio 5 estancia La Torcaza	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MACN-S	s/n	Asta	Sitio 5 Sopas B	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MACN-S	s/n	Dientes	Sitio 5 Sopas A	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MACN-S	s/n	Cráneo y radio-ulna	Sitio 5 Sopas A	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MACN-S	s/n	Fragmentos dentarios	Sitio 5 Sopas C	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MACN-S	s/n	Porción distal de húmero	Sitio 5 Sopas tipo	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MACN-S	s/n	Radio-ulna	Sitio 5 Sopas tipo	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MACN-S	s/n	Asta	Sitio 5 Sopas tipo	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MACN-S	s/n	2 ramas mandibulares	Sitio 13 Paso de la Cadena en el lado norte del Paso	Fm. Sopas

Cervidae	Cervidae	MHD-P	22	Punta de cornamenta	Arroyo Catalán Grande Paso Urumbeba; sitio cornamenta	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	46	Base de cornamenta	Estiba (canteras de arena)	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	47	Punta de rama de cornamenta	Estiba (canteras de arena)	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	48	Bifurcación de cornamenta	Estiba (cantera arena)	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	54	Bifurcación de cornamenta	Estiba (río arriba)	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	55	Bifurcación de cornamenta	Estiba (río arriba)	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	58	Rama de cornamenta	Pintado Río Cuareim Mina 2	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	59	Base de cornamenta	Pintado Río Cuareim Mina 2	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	74	Base de cornamenta	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	75	Parte de cornamenta	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	84	Incisivo I ó II	Arroyo Yucutujá (Est. Baumbach)	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	109	Fragmento de cráneo	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	135	Astrágalo de cérvido	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	136	Astrágalo de cérvido	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	165	Astrágalo	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	166	Calcáneo	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	168	Astrágalo	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	179	Fragmento de mandíbula con 4 molares	Río Cuareim Estiba areneros	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	213	Metatarso	Arroyo Catalán Grande Urumbeba I	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	216	Axis	Arroyo Catalán Grande Urumbeba I	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	221	Tibia	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	222	Cañón posterior	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	223	Astrágalo	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	224	Complejo navicular-cuboides	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	242	Fragmento de mandíbula	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas

Cervidae	Cervidae	MHD-P	243	Astrágalo	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	258	Asta	Río Cuareim Estiba areneros	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	261	Base de cornamenta	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	278	Cérvido: 278-1 húmero derecho; 278-2: radio derecho; 278-3: cañón anterior derecho; 278-4 porción proximal de ulna	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	315	Fragmentos de cornamenta	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	324	Cérvido juvenil: 324-1 mitad distal de radio izquierdo ; 324-2 mitad distal de radio; 324-3 calcáneo; 324-4 astrágalo izquierdo; 324-5 astrágalo derecho; 324-6 diáfisis de tibia; 324-7; 324-8 porción distal de húmero derecho; 324-9 epífisis distal de tibia	Río Arapey Grande aguas arriba Valentines G.	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	335	Ejemplar juvenil: 335-1 rama mandibular derecha incompleta; 335-2 fémur incompleto; 335-3 astrágalo; 335-4 epífisis distal de tibia; 335-5 asta izquierda incompleta	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	361	Rama mandibular izquierda	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	366	Base de cornamenta	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	373	Cérvido 373-1 y 373-8: húmeros; 373-4 fragmento de hueso largo; 373-5 tibia; 373-6 cañón posterior; 373-2 fragmento de hueso largo; 373-9 porción proximal de ulna; 373-6 fragmento de cóndilo mandibular; 373-11 mandíbula rama horizontal izquierda; s/n astrágalo	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	374	Cañón	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera Sónego	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	394	Rama mandibular derecha	Río Arapey Grande Brazo Muerto (boca Valentín Grande)	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	400	Mandíbula izquierda	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera Sónego	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	417	Cañón articulado con complejo navicular-cuboides y ectocuneiforme	Río Cuareim Piedra Pintada W. Sónego	Fm. Sopas

Cervidae	Cervidae	MHD-P	418	418-1: astrágalo; 418-2: falange	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera Sónego	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	426	Astrágalo	Río Cuareim Piedra Pintada W. Sónego	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	471	Cornamenta incompleta	Río Cuareim Piedra Pintada W. Sónego	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	474	Atlas	Río Cuareim Piedra Pintada	Fm. Sopas
Cervidae	Cervidae	MHD-P	478	Rama mandibular derecha	Río Cuareim Piedra Pintada	Fm. Sopas
Cervidae?	Cervidae?	FC-DPV	1557	Incisivo	Paso Colman, Arroyo Malo,Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae?	Cervidae?	FC-DPV	1558	Incisivo	Paso Colman, Arroyo Malo,Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae?	Cervidae?	FC-DPV	1563	Diente inferior	Lavié II, A rr oyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae?	Cervidae?	FC-DPV	1564	Diente inferior	Lavié II, A rr oyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Cervidae?	Cervidae?	MHD-P	33	Mandíbula derecha casi completa	Yucutujá (Puntas-campo Baubach)	Fm. Sopas
Coendou	Coendou	MGT	573	Rama mandibular der con región sinfisaria, sin i, con diastema, serie p4-m3 y gran parte de rama ascendente con la base de la apófisis coronoides; sin apófisis angular	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Dasypus	Dasypus	FC-DPV	596	Cráneo incompleto con deformaciones en sus proporciones originales, carente de la base y la pared lateral derecha, porción de hemimand izq con parte de la dentición permanente, sin cóndilo ni región predental; fragmento de escápula izq, todo de un juvenil	Sopas-Cañas Arroyo Sopas, Salto	Fm. Sopas
Doedicurus	Doedicurus	CAV	CAV 10	5 placas	Arroyo Vizcaíno, Sauce, Canelones	Fm. Libertad
Doedicurus	Doedicurus	CLRC	483	Dos placas sueltas del caparazón	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Dolichotis	Dolichotis	FC-DPV	1153	Distal fémur más tibia conpleta articulados	Lavié II, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Dusicyon	Dusicyon	FC-DPV	679	M1 der con parte de la rama mandibular	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas

Dusicyon	Dusicyon	FC-DPV	777	Rama mandibular der casi completa sin reg sinfisaria con p1-m2, proximal de ulna izq, fragmento de metacarpo, falanges, cráneo casi completo con series dentarias	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Dusicyon	Dusicyon	MACN-S	s/n	Rama mandibular izquierda y derecha	Sitio 5 Sopas tipo	Fm. Sopas
Dusicyon	Dusicyon	MGT	796	Húmero der sin epífisis proximal	Arroyo California, Tacuarembó	Fm. Sopas
Equus	Equus	MUNHINA (AR)	s/n	Molar superior	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Equus	Equus	CLRC	457	Astrágalo derecho	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Equus	Equus	CLRC	536	Dos porciones de rama mandibular de una misma pieza, conteniendo los molares correspondientes	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Equus	Equus	CLRC	538	Cabeza distal de metacarpo	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Equus (A)	Equus (A)	MHD-P	150	Molar inferior	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Equus (A)	Equus (A)	MHD-P	153	Molar I inferior derecho	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Equus (A)	Equus (A)	FC-DPV	614	Molariforme superior der	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Equus (A)	Equus (A)	FC-DPV	732	Molar	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Equus (A)	Equus (A)	FC-DPV	743	3 molariformes (p4, molar inf? y molar 2?)	Saralegui	Fm. Sopas
Equus (A)	Equus (A)	FC-DPV	796	Fragmento de rama mandibular izq con p2 -m3	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Equus (A)	Equus (A)	FC-DPV	1626	Molar superior der	Curtina, Paso Colman, Tacuarembó	Fm. Sopas
Equus (A)	Equus (A)	MGT	574	Metatarso	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Equus?	Equus?	FC-DPV	1553	Falange I	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Felis	Felis	MHD-P	27	Maxilar superior derecho y parte de premaxilar	Cerro Pintado (mina 2) R. Cuareim	Fm. Sopas
Felis (Puma)	Felis (Puma)	MGT	s/n	M3 izq	Arroyo California, Tacuarembó	Fm. Sopas
Felis (Puma)	Felis (Puma)	MHD-P	289	Fragmento de maxilar superior	Río Cuareim Estiba areneros	Fm. Sopas
Galea	Galea	FC-DPV	794	P4 der	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Galea	Galea	FC-DPV	795	P4 izq	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas

Galea	Galea	FC-DPV	808	P4 izq	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Galea	Galea	FC-DPV	809	M3 izq	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Galea	Galea	FC-DPV	814	Fragmento de mand izq con base del incisivo, diastema, p4, pared anterior del alvéolo del m1 y nacimiento de la cresta masetérica	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Galea	Galea	FC-DPV	807	Molariforme	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Galea	Galea	FC-DPV	1024	Molar	Ruta 30, Cuaró, Paso Farías, Artigas	Fm. Sopas
Galea	Galea	FC-DPV	1036	2 molares y calcáneo	Paso Colman, Arroyo Malo,Tacuarembó	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MUNHINA (AR)	814	Porción distal de fémur izquierdo	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Glossotherium	Glossotherium	FC-DPV	1241	Molariforme	Lavié, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	103	Segundo molar inferior izquierdo	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	112	Húmero izquierdo	Río Cuareim Urumbeba (campo Becher)	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	113	Fragmento costilla	Río Cuareim Urumbeba (campo Becher)	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	114	Tibia derecha	Río Cuareim Urumbeba (campo Becher)	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	115	Ulna izquierda	Río Cuareim Urumbeba (campo Becher)	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	116	Porción proximal de radio	Río Cuareim Urumbeba (campo Becher)	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	117	Mitad distal de húmero derecho	Río Cuareim Urumbeba (campo Becher)	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	118	Mitad distal del mismo húmero derecho	Río Cuareim Urumbeba (campo Becher)	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	119	Metatarso V derecho	Río Cuareim Urumbeba (campo Becher)	Fm. Sopas

Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	120	Astrágalo izquierdo	Río Cuareim Urumbeba (campo Becher)	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	121	Fíbula en dos partes	Río Cuareim Urumbeba (campo Becher)	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	122	Mitad de atlas	Río Cuareim Urumbeba (campo Becher)	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	123	Falange ungueal	Río Cuareim Urumbeba (campo Becher)	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	124	Varios huesos	Río Cuareim Urumbeba (campo Becher)	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	183	¿Metacarpo? der	Arroyo Yucutujá, Paso Infierno W. Rothfuss	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	184	Porción distal de fíbula izq	Arroyo Yucutujá, Paso Infierno W. Rothfuss	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	187	Astrágalo derecho	Arroyo Yucutujá, Paso Infierno W. Rothfuss	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	188	Mitad de atlas	Arroyo Yucutujá, Paso Infierno W. Rothfuss	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	189	Escafoides	Arroyo Yucutujá, Paso Infierno W. Rothfuss	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	190	Semilunar	Arroyo Yucutujá, Paso Infierno W. Rothfuss	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	191	Metatarso III izquierdo	Arroyo Yucutujá, Paso Infierno W. Rothfuss	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	193	Primera falange	Arroyo Yucutujá, Paso Infierno W. Rothfuss	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	196	Porción distal de radio	Arroyo Yucutujá, Paso Infierno W. Rothfuss	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	197	Segunda falange	Arroyo Yucutujá, Paso Infierno W. Rothfuss	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	198	Hueso de mano o pie	Arroyo Yucutujá, Paso Infierno W. Rothfuss	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	199	Molar	Arroyo Yucutujá, Paso Infierno W. Rothfuss	Fm. Sopas

Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	200	Molar	Arroyo Yucutujá, Paso Infierno W. Rothfuss	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	201	Molar	Arroyo Yucutujá, Paso Infierno W. Rothfuss	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	202	Molar	Arroyo Yucutujá, Paso Infierno W. Rothfuss	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	203	Molar	Arroyo Yucutujá, Paso Infierno W. Rothfuss	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	204	Molar	Arroyo Yucutujá, Paso Infierno W. Rothfuss	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	205	Molar	Arroyo Yucutujá, Paso Infierno W. Rothfuss	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	206	Molar	Arroyo Yucutujá, Paso Infierno W. Rothfuss	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	313	Astrágalo	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	340	Molar	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	347	Fragmento de cráneo con paladar y molariformes	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	349	Tibia	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	354	Molar superior	Arroyo Catalán Grande Urumbeba Viuda Costa	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	470	Rama mandibular derecha, ejemplar juvenil	Río Cuareim Piedra Pintada W. Sónego	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	480	Tibia derecha y falange ungueal	Río Cuareim Piedra Pintada	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	489	Fémur derecho	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Glossotherium	Glossotherium	MHD-P	317	2 ulnas, húmero derecho y hemimandíbula	Río Cuareim Piedra Pintada	Fm. Sopas
Glossotherium?	Glossotherium?	MUNHINA (AR)	553	Porción proximal de tibia derecha	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Glyptodon	Glyptodon	MUNHINA (AR)	374	Falange ungueal de la mano	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Glyptodon	Glyptodon	MUNHINA (AR)	560	Calcáneo izquierdo	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Glyptodon	Glyptodon	MUNHINA (AR)	561	Calcáneo derecho	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Glyptodon	Glyptodon	MUNHINA (AR)	600	Placa de borde	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
-----------	-----------	-----------------	-------	----------------------------	--	----------------------
Glyptodon	Glyptodon	MUNHINA (AR)	784	Porción distal de radio	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Glyptodon	Glyptodon	MUNHINA (AR)	s/n	Fragmento dorsal de coraza	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Glyptodon	Glyptodon	CAV	21	Fragmento coraza	Arroyo Vizcaíno, Sauce, Canelones	Fm. Libertad
Glyptodon	Glyptodon	CAV	CAV 7	4 placas de borde	Arroyo Vizcaíno, Sauce, Canelones	Fm. Libertad
Glyptodon	Glyptodon	CAV	CAV 8	11 placas	Arroyo Vizcaíno, Sauce, Canelones	Fm. Libertad
Glyptodon	Glyptodon	CAV	CAV 9	7 placas	Arroyo Vizcaíno, Sauce, Canelones	Fm. Libertad
Glyptodon	Glyptodon	CLRC	224	2 placas	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Glyptodon	Glyptodon	CLRC	372	Tres placas	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Glyptodon	Glyptodon	CLRC	392	Resto de palatino	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Glyptodon	Glyptodon	FC-DPV	725	Placas y fragmento óseo	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Glyptodon	Glyptodon	FC-DPV	726	Placas caparazón	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Glyptodon	Glyptodon	FC-DPV	752	Fragmento de caparazón	Saralegui	Fm. Sopas
Glyptodon	Glyptodon	FC-DPV	801	Placa de coraza	Paso del Cuello, Canelones	Fm. Sopas
Glyptodon	Glyptodon	FC-DPV	868	Fragmento de caparazón	Paso Cuello, Canelones	Fm. Sopas
Glyptodon	Glyptodon	FC-DPV	1017	Fragmentos de caparazón	Arroyo Malo,Lavié, Tacuarembó.	Fm. Sopas
Glyptodon	Glyptodon	FC-DPV	1158	Placa	Curtina, campo Saralegui, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Glyptodon	Glyptodon	FC-DPV	1159	Placa	Curtina, campo Saralegui, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Glyptodon	Glyptodon	FC-DPV	1179	Placa	Lavié II, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Glyptodon	Glyptodon	FC-DPV	1269	Placa	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Glyptodon	Glyptodon	FC-DPV	1562	Placa	Lavié II, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Glyptodon	Glyptodon	FC-DPV	1584	7 placas	Paso Colman, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas

Glyptodon	Glyptodon	FC-DPV	1831	Placa de coraza	El Caño, Colonia	Fm. Libertad
Glyptodon	Glyptodon	FC-DPV	1832	2 placas de coraza	El Caño, Colonia	Fm. Libertad
Glyptodon	Glyptodon	MACN-S	32	Gran parte de coraza	Sopas-Cañas Arroyo Sopas, Salto	Fm. Sopas
Glyptodon	Glyptodon	MGT	437	Fragmentos de coraza	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Glyptodon	Glyptodon	MHD-P	329	Placa juvenil posible anillo caudal	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Glyptodon	Glyptodon	MACN-S	s/n	Hemimandíbula	Sitio 5 Sopas B	Fm. Sopas
Glyptodon	Glyptodon	MHD-P	71	6 placas unidas	Río Cuareim Urumbeba	Fm. Sopas
Glyptodon	Glyptodon	MHD-P	266	Fragmento lateral izquierdo de una coraza	Arroyo Yucutujá, Paso del Infierno Est. A. Duarte	Fm. Sopas
Glyptodon	Glyptodon	MHD-P	296	Coraza incompleta (parte superior)	Río Arapey Grande, 3 km arriba de boca de Valentín Grande Estancia Mburucuyá	Fm. Sopas
Glyptodon	Glyptodon	MHD-P	318	Cráneo incompleto	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Glyptodon	Glyptodon	MHD-P	483	Placas	Río Cuareim Morro Bonito Estancia de Becker	Fm. Sopas
Glyptodon sp.	Glyptodon sp.	FC-DPV	1372	Placa	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Gomphoteriidae indet	Gomphoteriidae indet	CLRC	219	Dos fragmentos de defensas	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Gomphoteriidae indet	Gomphoteriidae indet	CLRC	231	Punta de defensa	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Gomphoteriidae indet	Gomphoteriidae indet	CLRC	416	Pequeña porcion de lofo de molar	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Gomphoteriidae indet	Gomphoteriidae indet	CLRC	424	Molar , no eclosionado, casi completo de ejemplar juvenil	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Gomphoteriidae indet	Gomphoteriidae indet	CLRC	456	Hueso de miembro locomotor , posiblemente un navicular	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Gomphoteriidae indet	Gomphoteriidae indet	CLRC	463	Pequeño trozo de molar	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Gomphoteriidae indet	Gomphoteriidae indet	CLRC	488	Porción anterior de defensa	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Gomphoteriidae indet	Gomphoteriidae indet	FC-DPV	1370	Mandíbula	Cantera, La Paz	Fm. Libertad

Gomphotheriidae	Gomphotheriidae	MHD-P	10	Parte de molar	Arroyo Tres Cruces Estancia del Sr. Consani	Fm. Sopas
Gomphotheriidae	Gomphotheriidae	MHD-P	105	Fragmento de molar	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Gomphotheriidae	Gomphotheriidae	MHD-P	154	Fragmento de molar	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Hemiauchenia	Hemiauchenia	MHD-P	320	Metacarpo izquierdo	Río Arapey Puente Artigas abajo Peruchena	Fm. Sopas
Hemiauchenia	Hemiauchenia	MACN-S	63	Metacarpo izq	Sitio 5 Sopas A	Fm. Sopas
Hemiauchenia	Hemiauchenia	MGT	526-528	Fragmento de tibia, metacarpo y falange	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Hemiauchenia	Hemiauchenia	MHD-P	31	Fragmento de paladar con series premolares completas salvo M3 der, sin evidencias de existencia de P2, endostilos presentes en M1, borde posterior del paladar fragmentado	Río Cuareim Piedra Pintada (arrocera)	Fm. Sopas
Hemiauchenia	Hemiauchenia	MHD-P	319	Cráneo incompleto	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera Sónego	Fm. Sopas
Hippidion	Hippidion	CLRC	373	Metápodo	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Hippidion	Hippidion	FC-DPV	1654	m2 derecho	Cantera Casil, La Paz	Fm. Libertad
Hippidion	Hippidion	MHD-P	80	Molar	Urumbeba Arroyo Catalán	Fm. Sopas
Hippidion	Hippidion	MHD-P	326	Metacarpo derecho	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Hippidion	Hippidion	MACN-S	6	Fragmento de rama mandibular con región sinfisaria, porción proximal de rama mandibular izq con la pared ántero-externa del alvéolo del p2 y parte de la rama mandibular der sin región angular, con la serie p2-m3	Arroyo Cañas. Dpto Salto	Fm. Sopas
Hippidion	Hippidion	MGT	532	Fragmento de rama mandibular izq con molariformes	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Hippidion	Hippidion	MHD-P	265	Cráneo incompleto con paladar completo y parte posterior ; mandíbula completa (con serie dentaria completa); atlas, radioulna; metacarpo 3 der con metacarpo 2 y metacarpo 4 fusionados; 1a falange III anterior, 3a falange III anterior; pezuña; lunatum y piramidal der	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Holochilus	Holochilus	FC-DPV	621	Proximal de tibia y otros	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Hydrochaerus	Hydrochaerus	MGT	874	Rama mandibular izq incompleta con diastema, i, p4 incompleto y m1-m3 completos	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas

Hydrochaerus	Hydrochaerus	MGT	877	Rama mandibular izq y der sin reg angular, con diastema, i, p4 -m3	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Hydrochoerus	Hydrochoerus	MACN-S	8	Dientes y fragmento de cráneo	Sitio 5 Sopas B	Fm. Sopas
Hydrochoerus	Hydrochoerus	MACN-S	40	Trozo de rama maxilar izquierda	Sitio 3 Arroyo Arapey Chico, Puente Buey Negro	Fm. Sopas
Hydrochoerus	Hydrochoerus	MACN-S	s/n	Elemento óseo indeterminado; escápula; maxilar con series dentarias izquierda y derecha completas	Sitio 3 Arroyo Arapey Chico, Puente Buey Negro	Fm. Sopas
Hydrochoerus	Hydrochoerus	MACN-S	s/n	Diente	Sitio 5 Sopas A	Fm. Sopas
Hydrochoerus	Hydrochoerus	MHD-P	144	Fragmento de maxilar	Río Cuareim Estiba areneros	Fm. Sopas
Lagostomus	Lagostomus	FC-DPV	1807	3 molares incompletos	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Lama	Lama	FC-DPV	883	Metacarpo completo	Arerunguá, Salto	Fm. Sopas
Lama	Lama	MHD-P	375	Cañón derecho juvenil (falta epífisis distal)	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Lama	Lama	FC-DPV	465	Tibia sin epífisis proximal, porción proximal de metatarso izq y tuber calcanei izq	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Lama	Lama	FC-DPV	1575	Fragmetno radioulna	Paso Potrero, Arroyo Arerunguá, Salto	Fm. Sopas
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA (AR)	164	Tibia derecha	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
<i>Lestodon</i> sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA (AR)	189	Vértebra dorsal	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
<i>Lestodon</i> sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA (AR)	193	Vértebra caudal	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
<i>Lestodon</i> sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA (AR)	207	Occipital	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
<i>Lestodon</i> sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA (AR)	208	Porción distal de húmero	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
<i>Lestodon</i> sp.	Lestodon sp.	MUNHINA (AR)	210	Porción proximal de tibia derecha	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA (AR)	211	Porción proximal de tibia izquierda	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA (AR)	212	Diáfisis de húmero izquierdo	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA (AR)	213	Mital distal de fíbula derecha	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA (AR)	218	Patella izquierda	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior

Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	221	Falange ungueal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	221	Piramidal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	225	Patella izquierda	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	250	Ulna izquierda	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	273	Vértebra caudal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	274	Vértebra caudal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	276	Vértebra caudal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	278	Vértebra caudal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	281	Metatarso V pata derecha	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)	• • • •	o	verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	284	Semilunar	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T . 1	T . 1	(AR)	207		verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	287	Falange I dedo IV pata derecha	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T . 1	T . 1		201		verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	291	Falange II y III dedo IV pata derecha	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T (1	T , 1	(AR)	202			י וח : י
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	292	Falange I dedo III ¿pata? Izquierda	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
Τ. (]	τ., 1	(AK)	207	וי' יו		
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	296	Piramidal	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
I and days and	T	(AK)	20.9	Detelle deveele	El Caña a sette basel aveille	
Lesiodon sp.	Lesiodon sp.	MUNHINA	298	Patella derecha	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
I estadou an	I este deu an	(AK) MUNUUNA	200	This inquiseds	El Caños parto basel areilla	Disiste sono superior
Lesiouon sp.	Lestodon sp.		300	1 ibia izquierda	El Carlo: parte Dasar arcina	Pleistoceno superior
L actadam an	L actadam an		300	Tibia izquiorda	El Caño: parto basal arcilla	Disiste cono superior
Lesiodon sp.	Lesiouon sp.	(AR)	500	i ibia izquierda	En Cano, parte Dasai arcilla	rieistoceno superior
I estadou an	I este deu an		201	Illes inquiseds	El Caños parto basal arailla	Disisto sono superior
Lesiodon sp.	Lesiouon sp.	(AR)	501	Unia izquierua	El Cano, parte Dasal arcilla	rieistoceno superior
Lastadan sp	L astadan sa	MUNHINA	302	Calcáneo izquierdo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
Lesionon sp.	Lesiouon sp.	(AR)	502	Calcalleo izquietuo	verde	r leistoceno superior
		(211)			verue	

Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	303	Cabeza de fémur	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	307	Falange ungueal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	311	Falange ungueal dedo 3 de mano	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	314	Tibia izquierda juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	314	Costilla	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	319	Falange ungueal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	321	Porción proximal de húmero	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	322	M4 derecho juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	322	Epífisis distal de tibia izquierda juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	323	Epífisis distal de tibia derecha juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	325	Porción distal de tibia izquierda	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	328	Mitad izquierda de fémur izquierdo sin porción proximal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	330	Porción proximal de tibia derecha	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	331	Porción distal de fíbula derecha	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	332	Ulna derecha	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	333	Astrágalo izquierdo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	335	Fragmento de pelvis	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	337	Mitad derecha de occipital	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
<i>Lestodon</i> sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	341	M4 derecho con fragmento de mandíbula	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	

Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	342	Molariforme	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	343	Molariforme	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	344	Porción distal de tibia derecha	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	345	Mitad anterior de maxilar superior derecho juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	347	Navicular	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	348	Astrágalo derecho	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	349	Astrágalo izquierdo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	354	Porción distal de húmero	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	355	Fragmento posterior de mandíbula con m3 y m4	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	356	Porción distal de tibia derecha	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	358	Primera costilla derecha	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	359	Diáfisis de húmero izquierdo juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	362	Fragmento de diáfisis con parte de porción distal de	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
	- · ·	(AR)		húmero izquierdo	verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	363	Axis asociado a costilla	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
	- · ·	(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	369	Porción proximal de ulna derecha	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T 1	T 1	(AR)	250		verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	370	Falange ungueal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T 1	, ,	(AR)	27.1		verde	
<i>Lestodon</i> sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	371	Maxılar superior izquierdo juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
	- ·	(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	3/6	Falange ungueal juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T . 1	T . 1	(AR)	270		verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	3/8	Cavidad acetabular de pelvis	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	

<i>Lestodon</i> sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	380	Metatarso IV izquierdo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	387	Diáfisis de tibia derecha juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	396	Porción distal de radio	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	397	Molariforme	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	411	Tibia derecha juvenil sin epífisis	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	412	Maxilar superior izq	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	413	Clavícula	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	414	M1 derecho	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	415	M1 derecho	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	416	Molariforme	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	417	Molariforme	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	419	Falange ungueal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	420	Falange ungueal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	421	Patella derecha	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	423	Cuboides izquierdo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	424	Mitad derecha de occipital	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	425	Falange I de mano izquierda	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	426	MetacarpoV	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	428	Cuboides derecho	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	

Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	428	Cóndilo interno de fémur izquierdo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	433	Metatarso IV derecho	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	435	Fragmento mandíbula 12q	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	437	Axis juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	442	Porción distal de húmero derecho juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
<i>Lestodon</i> sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	448	2 apófisis zigomáticas del escamoso ¿juvenil?	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	449	Cóndilo de mandíbula	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	453	Cavidad acetabular de pelvis	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	455	Falange ungueal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
	- ·	(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	456	Falange ungueal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
	- ·	(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	461	Falange dedo 11	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
	- ·	(AR)			verde	
<i>Lestodon</i> sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	465	Manubrio	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	470	Fragmento de ileon	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)	10.0		verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	499	Falange ungueal dedo III de mano	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	506	Tibia derecha sin porción proximal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	507	Mitad distal de húmero izquierdo juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T 1	T 1	(AR)	F 00		verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	508	Costilla izquierda	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	510	Mitad proximal de radio izquierdo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
	T 1	(AR)		T 7/ 1 11	verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	511	Vértebra caudal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	

Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	512	Epífisis distal de tibia izquierda	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T 1	T 7	(AR)	54.0		verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	513	Falange I dedo V pata izquierda	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T . 1	T . 1	(AR)	F 4.4	NT ' 1	verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	514	Navicular	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T 1	T 7	(AR)		T T/ 1 1 1	verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	517	Vertebra cervical juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T 1	T 7	(AR)	-10		verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	518	Falange ungueal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	519	Tibia izquierda sin epífisis juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	520	Vértebra caudal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
<i>Lestodon</i> sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	521	Falange II de mano	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	523	Falange dedo II	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	542	Maxilar superior der	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	544	Atlas	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
<i>Lestodon</i> sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	545	Molariforme superior	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
<i>Lestodon</i> sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	546	Molar inferior	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	547	Molariforme superior	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	548	Falange ungueal dedo III de mano	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	549	Vértebra dorsal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	552	Astrágalo derecho	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	554	Mitad proximal de fíbula izquierda	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	555	Porción proximal de ulna derecha	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	

Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	557	Fragmento de mandíbula derecha	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	558	Fragmento de mandíbula	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	559	Metacarpo V	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	565	Molariformes	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	566	Molariformes	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	567	Molariformes	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	568	M4 izquierdo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	569	Molariformes	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
<i>Lestodon</i> sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	570	Molariformes	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
<i>Lestodon</i> sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	574	Semilunar	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	575	Falange I de mano izquierda	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	576	Ectocuneiforme	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	577	Falange ungueal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	577	Falange ungueal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	578	Maxilar superior izquierdo juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	587	Semilunar	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	595	Falange dedo II	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	598	Falange II dedo III	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	606	Cóndilo interno de fémur izquierdo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	

Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	607	Astrágalo derecho	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	611	Vértebra caudal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	631	Porción distal de tibia izquierda	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	633	Falange ungueal dedo III de mano	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	634	Falange ungueal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	635	Metatarso III	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	638	Molariformes	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	639	Molariformes	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	641	Falange II de mano	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	642	Falange dedo II	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
	- ·	(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	643	Falange II de mano	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	648	Vértebra caudal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T 1	T 1	(AR)	(10)	T 7/ 1 11: 11	verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	649	Vertebra caudal juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T . 1	T . 1	(AR)	(50		verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	650	Falange ungueal	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T . 1	T . 1	(AR)	(50		verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	652	Falange ungueal	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T / 1	τ., 1	(AK)	(52	T · · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	655	Fragmento mandibula izq juvenil	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T (1	τ, 1	(AK)	(01	E1 11 H		
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	681	Falange dedo 11	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T (1	Τ. (]		(07	E 1 1		
Lesiodon sp.	Lesiodon sp.	MUINHINA	08/	Falange ungueal	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
I acto dan an	I acto dan an	(AK) MUNITINIA	699	Example de mandibula devecha	El Cañot parte bagal araille	Divisto cono superior
Lesiodon sp.	Lesiodon sp.		000	Fragmento de mandibula derecha	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AK)			verue	

Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	691	Metatarso III	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	692	Navicular	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	720	Falange ungueal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	720	Falange ungueal de mano	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	721	Astrágalo izquierdo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	737	Mitad distal de tibia derecha	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	738	Mitad distal de tibia derecha	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	739	Molariforme superior juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	741	M4 izquierdo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
	- ·	(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	742	M1 izquierdo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T 1	T 1	(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	/44	Maxilar superior izquierdo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T . 1	T . 1	(AR)	7.15		verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	/45	Costilla juvenil	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T , 1	т. 1	(AR)	746	D' '11	verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	/46	Piramidal	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T (1	τ, 1		747			
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	/4/	Falange I dedo III ¿pata? derecha	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T (1	τ.,1		740		verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	/48	Falange I de mano izquierda	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
I t. J	I	(AK)	755	Discour de estern é r	Verde	
Lesiodon sp.	Lesiodon sp.	MUNHINA	/55	Pleura de esternon	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
L este deu an	I este den an		756	Dougión distal do tibio dougeho	El Cañor porto basal arailla	Disisto sono superior
Lesiodon sp.	Lesiodon sp.	MUNHINA (AD)	/ 30	Porcion distal de tidia derecha	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T t. J	I		750			
Lesiouon sp.	Lesiouon sp.		139	vertebra dorsal asociada a 700	El Carlo: parte Dasai arcilla	Fleistoceno superior
L astaday sp	I astadan ca	MUNHINA	760	Fémur derecho	El Caño: parte basal arcilla	Distorano suporior
Lesiouon sp.	Lesiouon sp.		700	remut detecno	Li Cano. parte Dasai arcilla	rieistoceno superior
		(AK)			verue	

Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	770	Cavidad acetabular de pelvis	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	772	Mitad distal de húmero izquierdo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	779	Semilunar	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	780	Vértebra caudal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	781	Piramidal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	783	M1 derecho	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	786	Vértebra caudal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	787	Porción distal de tibia derecha	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	788	Petroso	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	789	Arco neural de vértebra juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	797	Molariformes	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	800	Falange ungueal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	802	M1 derecho	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
	- · ·	(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	804	Falange ungueal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
	- · ·	(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	825	Mitad distal de tibia izquierda	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
	- · ·	(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	829	Vértebra cervical	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
	- · ·	(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	830	Porción distal de tibia derecha	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
<i>Lestodon</i> sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	831	Porción distal de fémur izquierdo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
<i>Lestodon</i> sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	836	Vértebra caudal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	

<i>Lestodon</i> sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	837	Vértebra caudal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	858	Porción distal de tibia izquierda	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	859	Porción distal de tibia izquierda	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	884	Falange I dedo III ¿pata? derecha	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
<i>Lestodon</i> sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Tibia izquierda juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
<i>Lestodon</i> sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Cóndilo externo de fémur izquierdo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Astrágalo izquierdo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
<i>Lestodon</i> sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Cuboides izquierdo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Cuboides derecho juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
<i>Lestodon</i> sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Metatarso III	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
<i>Lestodon</i> sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Cóndilo interno de fémur derecho	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Patella derecha	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Unciforme	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
	- ·	(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Escatoides	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
	- ·	(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Falange dedo II	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T 1	.	(AR)	/		verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Falange dedo II	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)	,		verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Falange I dedo III ¿pata? Izquierda	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T 1	.	(AR)	/		verde	
<i>Lestodon</i> sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Molaritorme	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T . 1	T . 1	(AR)	1		verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Patella derecha	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	

<i>Lestodon</i> sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Metatarso II unido a mesocuneiforme juvenil pata	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)		derecha	verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Mitad posterior de cráneo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Molariformes	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Vértebra caudal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Vértebra caudal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Vértebra caudal	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Radio izq juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Vértebra caudal completa	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Arco neural vértebra torácica	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Axis sin arco neural	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Diáfisis de fémur izq, in situ, no rodada	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Cavidad glenoidea de escápula	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T 7		(AR)	/		verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Vértebra caudal incompleta con rotura por erosión y	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T 1	T 1	(AR)	/	transporte	verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Fragmento de atlas juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T 1	T 1	(AR)	/		verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Fragmento de craneo posterior juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T . 1	T . 1	(AR)	/		verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Patella incompleta	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T . 1	T . 1	(AR)	/		verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Ultima vertebra sinsacro de subadulto	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T , 1	τ., 1		/		verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Fragmento posterior de mand izq subadulto con alveolos	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
I sate dans are	T		- /	relienos de sedimento	Verde	Disista su a su a si
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	vertedra caudal completa	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AK)			verde	

<i>Lestodon</i> sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Parte posterior de cráneo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Parte posterior de cráneo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Parte posterior de cráneo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Uña incompleta dedo III posterior	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Uña completa dedo III posterior	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Húmero izq	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Húmero der (más grande, de otro individuo)	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Metacarpo dedo III der incompleto	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
<i>Lestodon</i> sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Escápula incompleto	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Cabeza de fémur	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Atlas completo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Mand der sin rama ascendente	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Vértebra caudal incompleta	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
<i>Lestodon</i> sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Diáfisis de fémur der	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
<i>Lestodon</i> sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Vértebra dorsal completa	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T 1	T 1	(AR)	1		verde	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA	s/n	Maxılar izq juvenil	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T 1	T 1	(AR)	1	X 7/ 1 11/ 1	verde	
<i>Lestodon</i> sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Vertebra caudal incompleta	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T 1	T 1	(AR)	,		verde	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	Fragmento arco neural de vertebra	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
T , 1	T , 1	(AK)	/	2.61	verde	
<i>Lestodon</i> sp.	Lestodon sp.	MUNHINA	s/n	2a talange mano o pie	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	

Lestodon sp.	Lestodon sp.	MUNHINA (AR)	s/n	Mandíbula juvenil incompleta, parte anterior izq con caniniforme y rama mandibular der bastante completa con 3 molariformes y sin canino; separadas en el sedimento como 1 o 1,5 m, del mismo individuo	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA (AR)	s/n	Fragmento sinsacro juvenil	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
<i>Lestodon</i> sp.	Lestodon sp.	MUNHINA (AR)	s/n	Cráneo sin parte sup ni parte maxilar izq	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
<i>Lestodon</i> sp.	Lestodon sp.	CAV	18	Vértebra	Arroyo Vizcaíno, Sauce, Canelones	Fm. Libertad
<i>Lestodon</i> sp.	Lestodon sp.	CAV	19	Proximal de tibia	Arroyo Vizcaíno, Sauce, Canelones	Fm. Libertad
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	20	Vértebra lumbar	Arroyo Vizcaíno, Sauce, Canelones	Fm. Libertad
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	22	Vértebra caudal	Arroyo Vizcaíno, Sauce, Canelones	Fm. Libertad
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	23	Vértebra dorsal	Arroyo Vizcaíno, Sauce, Canelones	Fm. Libertad
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	24	Metápodo	Arroyo Vizcaíno, Sauce, Canelones	Fm. Libertad
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	25	Metápodo	Arroyo Vizcaíno, Sauce, Canelones	Fm. Libertad
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	26	Fragmento escápula	Arroyo Vizcaíno, Sauce, Canelones	Fm. Libertad
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	27	Ulna izq	Arroyo Vizcaíno, Sauce, Canelones	Fm. Libertad
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	28	Ulna der	Arroyo Vizcaíno, Sauce, Canelones	Fm. Libertad
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	29	Ulna izq	Arroyo Vizcaíno, Sauce, Canelones	Fm. Libertad
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	30	Fémur der juvenil	Arroyo Vizcaíno, Sauce, Canelones	Fm. Libertad
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	31	Vértebra dorsal	Arroyo Vizcaíno, Sauce, Canelones	Fm. Libertad
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	32	Calcáneo	Arroyo Vizcaíno, Sauce, Canelones	Fm. Libertad
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	33	Fragmento vértebra	Arroyo Vizcaíno, Sauce, Canelones	Fm. Libertad

Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	34	Vértebra lumbar	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	35	Falange	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	36	Falange	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	37	Falange	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	38	Falange	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	39	Radio der	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	40	Radio izq	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	41	Fémur izq juvenil	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	42	Vértebra lumbar	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	43	Húmero der	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	44	Húmero izq	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	45	Calcáneo der	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	46	Ulna izq	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	47	Vértebra cervical	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	48	Vértebra torácica	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	49	Tibia der	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
<i>Lestodon</i> sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	50	Vértebra torácica	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	51	Vértebra torácica	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	52	Patella	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	

Lestadan sp	Lestadan sp	CAV	53	Fémuriza	Arrovo Vizcaino Sauce	Em Libertad
Lesiouon sp.	Lesionon sp.	CHIV	55	i chiul izq	Canelones	T III. LADEItad
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	54	Vértebra caudal	Arrovo Vizcaíno, Sauce.	Fm. Libertad
P					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	55	Vértebra lumbar	Arrovo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
	1				Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	56	Vértebra caudal	Arrovo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
1	1				Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	57	Vértebra toraco-lumbar	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
1	1				Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	58	Vértebra lumbar	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
1	Ĩ				Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	59	Vértebra lumbar	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
*	-				Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	60	Vértebra lumbar	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
-	-				Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	61	Cuerpo de vértebra lumbar	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	62	Cuerpo de vértebra lumbar	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	63	Cuerpo de vértebra lumbar	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	64	Cuerpo de vértebra lumbar	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	65	Cuerpo de vértebra lumbar	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	66	Cuerpo de vértebra lumbar	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	67	Cuerpo de vértebra lumbar	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	68	Cuerpo de vértebra lumbar	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	69	Cuerpo de vértebra lumbar	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
<i>Lestodon</i> sp.	Lestodon sp.	CAV	70	Cuerpo de vértebra lumbar	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	71	Cuerpo de vértebra torácica	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	

<i>Lestodon</i> sp.	Lestodon sp.	CAV	72	Cuerpo de vértebra lumbar	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	73	Cuerpo de vértebra caudal	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	74	Cuerpo de vértebra torácica	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	75	Cuerpo de vértebra lumbar	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	76	Cuerpo de vértebra lumbar	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	77	Cuerpo de vértebra caudal	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	78	Cuerpo de vértebra caudal	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	79	Fragmento cuerpo de vértebra caudal	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	80	Fragmento cuerpo de vértebra torácica	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	81	Fragmento cuerpo de vértebra torácica	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	82	Fragmento vértebra lumbar	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	83	Fragmento vértebra lumbar	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	84	Fragmento vértebra caudal	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	85	Fragmento vértebra caudal	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
<i>Lestodon</i> sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	86	Axis	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	87	Vértebra caudal	Arroyo Vizcaino, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
<i>Lestodon</i> sp.	Lestodon sp.	CAV	CAV 1	Fragmento rama mandibular izq	Arroyo Vızcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	CAV 13	Radio	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
	T 1	0.111	0.111.1.1	T <i>T</i> (1 1 1	Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	CAV 14	Vértebra dorsal	Arroyo Vizcaino, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	

Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	CAV 15	Proximal de costilla	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	CAV 16	Astrágalo	Arroyo Vizcaino, Sauce,	Fm. Libertad
T (1	τ	CAN	CAN 17	11/ 1	Canelones	E 1'1 / 1
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	CAV 17	Humero izq juvenil	Arroyo Vizcaino, Sauce,	Fm. Libertad
L astaday an	L actadam an	CMV	CAV 2	Erromento rama mandibular iza	Arroyo Vizacino, Souco	Em Liberted
Lesiouon sp.	Lesiouon sp.	CAV	CAV 2	Pragmento fama mandibular izq	Canelones	Fill. Libertadi
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	CAV 3	Molariforme	Arrovo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
1	1				Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	CAV 4	Fragmento maxilar der	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
				-	Canelones	
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CAV	CAV 5	Fragmento maxilar izq	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CAV	CAV 6	7 molariformes	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
	T 1	0.111	/		Canelones	
<i>Lestodon</i> sp.	Lestodon sp.	CAV	s/n	Clavicula der	Arroyo Vizcaino, Sauce,	Fm. Libertad
L este deu an	I estadou an		221	Deute posterior de reme mandibular deueste son m2 m4	Cantones	Em Libortod
Lesiouon sp.	Lesiouon sp.	CLKC	221	algo deteriorados	Camera, La Paz	Fill. Libertad
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CLRC	223	Parte posterior de rama mandibular derecha con m2-m4	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CLRC	292	Porción proximal de fémur izquierdo	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CLRC	394	Patella derecha un poco deteriorada	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CLRC	395	Dos vértebras caudales	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CLRC	403	Porción distal de fíbula	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CLRC	410	Astrágalo izquierdo	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CLRC	415	Tibia casi completa	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CLRC	421	Cabeza distal completa de tibia	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CLRC	426	Parte de astrágalo	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CLRC	487	Primer molar superior izq? con parte del hueso que lo contiene	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CLRC	489	Porción distal de fíbula de menor tamaño que 403	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CLRC	492	Metatarso	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CLRC	552	Rama mandibular izq de ejemplar juvenil con m1-m4	Cantera, La Paz	Fm. Libertad

Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CLRC	561	Porción de rama mandibular der. don todos los molariformes, incluso caniniforme	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	CLRC	572	Tibia casi completa de juvenil con otro hueso "pegado"	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CLRC	574	Tibia casi completa	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Lestodon sp.	Lestodon sp.	CLRC	588	Mitad de húmero izquierdo	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
<i>Lestodon</i> sp.	Lestodon sp.	CLRC	613	Astrágalo casi completo	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
<i>Lestodon</i> sp.	Lestodon sp.	FC-DPV	1375	Astrágalo	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Lestodon sp.	Lestodon sp.	FC-DPV	1656	Tibia	Cantera Casil, La Paz	Fm. Libertad
Lestodon sp.	Lestodon sp.	FC-DPV	1828	Caniniforme sup izq	El Caño, Colonia	Fm. Libertad
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MGT	862	Porción distal de fémur der	Arroyo California, Tacuarembó	Fm. Sopas
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MHD-P	68	MetacarpoIV	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MHD-P	69	MetacarpoV	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MHD-P	89	Fémur derecho	Arroyo Sarandí Est. La Esperanza Paso Campamento	Fm. Sopas
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MHD-P	181	Fémur	Arroyo Yucutujá, Paso Infierno W. Rothfuss	Fm. Sopas
Lestodon sp.	<i>Lestodon</i> sp.	MUNHINA (AR)	711	Rama mandibular derecha completa juvenil	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
<i>Lestodon</i> sp.	Lestodon sp.	MUNHINA (AR)	801	M1 derecho	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Lestodon sp.	Lestodon sp.	MPRSC	756	Fragmento rama mand izq	Depto de Colonia	Pleistoceno superior
Lestodon?	Lestodon?	MACN-S	s/n	Molariforme	Sitio 13 Paso de la Cadena en el lado sur del Paso	Fm. Sopas
Lontra	Lontra	FC-DPV	1220	Húmero	Lavié I, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Lontra	Lontra	MGT	860	Cráneo incompleto con alvéolos de incisivos y caninos y raíces de P1 a M1	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Lundomys	Lundomys	FC-DPV	620	Fragmento mand izq ; diáfisis y epífisis distal de húmero, porción acetabular de pelvis, extremo prox y epífisis distal de fémur izq, todo de un mismo individuo	Salto, Arroyo Sopas	Fm. Sopas

Lundomys	Lundomys	FC-DPV	820	Cráneo parcialmente conservado con ambos I, diastema, paladar, serie M1-M3 der e izq, ramas maxilares del cigomático, reg orbitaria y parte de la caja craneana	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Lundomys	Lundomys	FC-DPV	1023	Fragmento maxilar con M1 y M2	Ruta 30, Cuaró, Paso Farías, Artigas	Fm. Sopas
Lundomys	Lundomys	MHD-P	323	Cráneo incompleto	Arroyo Catalán Grande Urumbeba I	Fm. Sopas
Lycalopex	Pseudalopex	FC-DPV	875	Fragmento de cráneo çon rostro y órbita izq, ambas mandíbulas y parte del poscráneo	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Machrauchenia	Machrauchenia	FC-DPV	1409	Fragmento diente	Paso Muñoz. Arroyo Sopas, Salto	Fm. Sopas
Macrauchenia	Macrauchenia	FC-DPV	1272	Fragmento de mandíbula con 6 dientes	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Macrauchenia	Macrauchenia	FC-DPV	1821	Fragmento proximal de radioulna izq	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN-S	54	Mandíbula	Sitio 5 Sopas A	Fm. Sopas
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN-S	60	Molariforme	Sitio 5 Sopas A	Fm. Sopas
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN-S	62	Radio y ulna fusionados	Sitio 5 Sopas B	Fm. Sopas
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN-S	62	Radio y ulna fusionados	Sitio 5 Sopas B	Fm. Sopas
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN-S	64	Molariforme	Sitio 5 Sopas A	Fm. Sopas
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN-S	s/n	Mandíbula con 3 incisivos	Sitio 3 Arroyo Arapey Chico, Puente Buey Negro	Fm. Sopas
Macrauchenia	Macrauchenia	MACN-S	s/n	Tibia-fíbula	Sitio 5 Paso Muñoz	Fm. Sopas
Macrauchenia	Macrauchenia	MHD-P	288	288-1: tibia; 288-2: fíbula	Río Cuareim Estiba areneros	Fm. Sopas
Macrauchenia	Macrauchenia	FC-DPV	1655	Fragmento mand der con m2 y parte de m3	Cantera Casil, La Paz	Fm. Libertad
Macrauchenia	Macrauchenia	MGT	568	Tibia y fíbula fusionadas	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Macrauchenia	Macrauchenia	MGT	795	Epífisis proximal de fémur	Arroyo California, Tacuarembó	Fm. Sopas
Megatherium	<i>Megatherium</i>	MHD-P	409	2 vértebras caudales	Arroyo Catalán Grande Paso Urumbeba; Est. Costa	Fm. Sopas
Megatherium	Megatherium	CLRC	480	Porción de molar	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Megatherium	Megatherium	MGT	435	Molarifome inferior izq	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Microcavia	Microcavia	FC-DPV	848	Fragmento de hemimandíbula der con p4-m3	Sopas, Salto	Fm. Sopas

Microcavia	Microcavia	FC-DPV	871	Cráneo y mandíbula	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Microcavia	Microcavia	FC-DPV	882	Fragmento mand der con incisivo y p4 hasta m2	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Microcavia	Microcavia	FC-DPV	892	Fragmento de cráneo con dientes	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Microcavia	Microcavia	FC-DPV	1413	Huesos poscráneo	Arroyo Sopas, Estancia La Torcaza, Salto	Fm. Sopas
Microcavia	Microcavia	FC-DPV	1686	Molar posterior completo, pelvis y mandíbula	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Microcavia	Microcavia	FC-DPV	1709	Poscráneo	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Microcavia	Microcavia	FC-DPV	1808	Fragmento rama mandibular izq	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Microcavia	Microcavia	FC-DPV	1809	Fragmento rama mandibular der	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Microcavia	Microcavia	FC-DPV	1819	Húmero, ulna y radio der	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Microcavia	Microcavia	FC-DPV	806	Cráneo, mandíbula y gran parte de poscráneo de un individuo con dentición sup e inf	Salto, Arroyo Sopas	Fm. Sopas
Microcavia	Microcavia	FC-DPV	842	Cráneo con incisivos p4-m3 sin reg parietal y supraoccipital	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Microcavia	Microcavia	FC-DPV	847	Cráneo, mandíbula y parte de miembro posterior	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Microcavia	Microcavia	FC-DPV	1025	2 fragmentos de mandíbula izq y der con p4-m1 y dientes sueltos	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Microcavia	Microcavia	FC-DPV	1027	Poscráneo: columna, húmero, etc y parte de bula auditiva con cóclea	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Microcavia	Microcavia	FC-DPV	1028	Parte de cráneo, mandíbula y poscráneo	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Microcavia	Microcavia	FC-DPV	1029	Cráneo y poscráneo	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Microcavia	Microcavia	FC-DPV	1034	Poscráneo	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Microcavia	Microcavia	FC-DPV	1059	Cráneo con dentición	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Microcavia	Microcavia	FC-DPV	1060	Cráneo con incisivos	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Microcavia	Microcavia	FC-DPV	1627	Rama mandibular der con i, p4 y m2	Arroyo Sopas, Estancia La Torcaza, Salto	Fm. Sopas
Microcavia	Microcavia	MACN-S	s/n	Mandíbula	Sitio 5 Sopas tipo	Fm. Sopas
Microcavia	Microcavia	MACN-S	s/n	Maxilar	Sitio 5 Sopas tipo	Fm. Sopas
Microcavia ?	Microcavia ?	FC-DPV	1037	Poscráneo	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Microcavia?	Microcavia?	FC-DPV	1817	Fragmentos cráneo	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Microcavia?	Microcavia?	FC-DPV	1818	2 ramas mand	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Morenelaphus	Morenelaphus	MHD-P	140	Cráneo incompleto, maxilar y mandíbula completas, base de las cornamentas	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas

Morenelaphus	Morenelaphus	MHD-P	268	Fragmento de asta derecha con base de cráneo	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Morenelaphus	Morenelaphus	MHD-P	311	Base de cornamenta con parte de cráneo	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Morenelaphus	Morenelaphus	MHD-P	348	 348-1 diáfisis de tibia o radioulna; 348-2 mitad proximal de cañón anterior; 348-3 cañón posterior; 348-4 calcáneo; 348-5 navicular, cuboides y ectocuneiforme; 348-6 parte de cráneo con base y primer punta de cornamenta izquierda 	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas
Morenelaphus	Morenelaphus	MHD-P	356	Rama derecha de cornamenta	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Morenelaphus	Morenelaphus	MGT	475; 548; 549	Fragmentos de asta	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Morenelaphus	Morenelaphus	MHD-P	139	Asta derecha casi completa, parte de la izquierda, cráneo casi completo con mandíbulas completas	Río Cuareim Pintado Mina 1 (Rincón del Pintado)	Fm. Sopas
Morenelaphus lujanensis	Morenelaphus lujanensis	MHD-P	106	Fragmento de cráneo con asta derecha casi completa	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Morenelaphus?	Morenelaphus?	FC-DPV	1155	Fragmento de asta	Lavié II, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Morenelaphus?	Morenelaphus?	FC-DPV	1355	Fragmento de asta	Lavié II, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Morenelaphus?	Morenelaphus?	FC-DPV	1632	Fragmentos de astas	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Mylodon	Mylodon	FC-DPV	1829	Fragmento anterior der de mandíbula	El Caño, Colonia	Fm. Libertad
Mylodon	Mylodon	MHD-P	96	Tibia izquierda	Estiba Río Cuareim	Fm. Sopas
Myocastor	Myocastor	CLRC	589	Trozo de molariforme, posiblemente de la mandíbula	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Myocastor	Myocastor	MACN-S	s/n	Fragmentos dentarios	Sitio 5 Sopas B	Fm. Sopas
Myocastor	Myocastor	MHD-P	427	Mandíbula derecha	Río Cuareim Piedra Pintada W. Sónego	Fm. Sopas
Myocastor	Myocastor	MHD-P	104	Cráneo	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Neochoerus	Neochoerus	FC-DPV	1243	Fragmento rama mandibular der	Paso Muñoz. Arroyo Sopas, Salto	Fm. Sopas
Neochoerus	Neochoerus	MGT	518	Cráneo prácticamente completo	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Neochoerus	Neochoerus	MHD-P	273	Cráneo casi completo achatado; mandíbulas incompletas.	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas
Neolicaphrium	Neolicaphrium	FC-DPV	776	Rama mandibular der con serie p3-m3 y fragmento de rama mandibular izq del mismo individuo con serie p2- m2	Salto, Arroyo Sopas	Fm. Sopas

Neolicaphrium	Neolicaphrium	FC-DPV	1058	Metápodo y costilla	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Neuryurus	Neuryurus	FC-DPV	901	Fragmentos de caparazón	Río Santa Lucía, San Ramón, Canelones	
Ozotoceros	Ozotoceros	MGT	544	Rama mandibular izq	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Ozotoceros	Ozotoceros	MHD-P	138	Fragmentos de asta der de juvenil y fragmento de maxilar izq del mismo ejemplar con serie P2-M3 completa	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MUNHINA (AR)	315	Vértebra cervical	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Palaeolama	Hemiauchenia	MUNHINA (AR)	427	1a falange	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Palaeolama	Hemiauchenia	MUNHINA (AR)	647	Astrágalo	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Palaeolama	Hemiauchenia	MUNHINA (AR)	810	Porción distal derecha de metápodo	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Palaeolama	Hemiauchenia	FC-DPV	728	M1 y M2 sup?	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	FC-DPV	1348	Maxilar izq con molares	Paso Muñoz. Arroyo Sopas, Salto	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	FC-DPV	1571	Metacarpo	Lavié I, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MACN-S	37	Radio-ulna	Sitio 3 Arroyo Arapey Chico, Puente Buey Negro	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MACN-S	55	Tibia	Sitio 5 Sopas puente	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	65	Metacarpoderecho	Arroyo Pelado Est. N. Lima	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	88	Calcáneo	Arroyo Yucutujá (Est. Baumbach)	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	147	Mitad proximal de radioulna	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	163	Tibia izquierda juvenil (faltan las dos epífisis)	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	170	Mitad proximal de primera falange	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	171	Cañón anterior	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	172	Cañón posterior juvenil	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	177	Cañón posterior	Río Cuareim Estiba areneros	Fm. Sopas

Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	208	Porción distal de radioulna	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	211	Mandíbula casi completa	Río Cuareim Estiba areneros	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	214	Cañón posterior	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	227	Vértebra	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	228	Porción distal de fémur izquierdo	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	230	Axis	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	232	Metacarpo	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	233	Calcáneo	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	246	Porción distal de tibia	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	247	Porción distal de radioulna	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	280	280-1: húmero izquierdo; 280-2 radioulna izquierda	Río Cuareim Pintado Mina 1 curva	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	282	Rama mandibular izquierda	Río Arapey Grande, Brazo Muerto frente a Valentín Grande	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	283	Radioulna	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	287	Metápodo posterior 287-1: distal de tibia; 287-2a: astrágalo; 287-2b: navicular; 287-2c: tarso; 287-3: metatarso	Río Arapey Grande, desembocadura de Valentines	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	369	Porción proximal de radioulna der	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera Sónego	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	395	395-1: extremo frontal de cráneo; 395-2: rama mandibular derecha incompleta	Río Arapey Grande Brazo Muerto (boca Valentín Grande)	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	439	Húmero derecho	Río Cuareim Piedra Pintada W. Sónego	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	477	Cráneo	Río Cuareim Piedra Pintada	Fm. Sopas
Palaeolama	Hemiauchenia	MHD-P	MHD-P-328	Primera falange derecha	Río Arapey Grande Paso de las Cadenas	Fm. Sopas
Palaeolama?	Palaeolama?	FC-DPV	886	Falange proximal	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Palaeolama?	Hemiauchenia?	MHD-P	393	393-1: pelvis; 393-2 a 393-9: vértebras; 393-10	Río Arapey Grande 0,5 km arriba boca Arroyo Valentín Grande Estancia Mburucuyá	Fm. Sopas

Paleolama	Hemiauchenia	MUNHINA	s/n	Fragmento maxilar izq	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Paleolama	Hemiauchenia	MUNHINA	s/n	Fragmento mand der	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Paleolama?	¿Hemiauchenia?	MACN-S	44	Atlas	Sitio 5 Sopas B	Fm. Sopas
Paleolama?	Hemiauchenia?	MACN-S	49	Atlas	Sitio 5 Sopas B	Fm. Sopas
Paleolama?	Hemiauchenia?	MHD-P	277	Porción proximal de tibia derecha	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Pampatherium	Pampatherium	FC-DPV	724	5 placas fijas anteriores del escudo pélvico	Arroyo Malo, Curtina,	Fm. Sopas
					Tacuarembó	
Pampatherium	Pampatherium	FC-DPV	744	Una placa probablemente fija	Saralegui	Fm. Sopas
Pampatherium	Pampatherium	FC-DPV	895	Placas fijas	Arroyo Vera, Salto	Fm. Sopas
Pampatherium	Pampatherium	FC-DPV	1625	2 placas móviles	Curtina, Paso Colman, Tacuarembó	Fm. Sopas
Pampatherium	Pampatherium	MGT	524	Placa de escudo pélvico	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Pampatherium	Pampatherium	MHD-P	110	Tibia-fibula izquierda	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas
Pampatherium	Pampatherium	MHD-P	111	Fémur izquierdo	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas
Pampatherium	Pampatherium	MHD-P	330	Falange ungueal	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Pampatherium	Pampatherium	MHD-P	362	Placa móvil de caparazón	Río Cuareim Pintado Mina 2	Fm. Sopas
Pampatherium	Pampatherium	MHD-P	28	Cráneo casi completo con arcos cigomáticos	Rincón del Pintado (mina 2) R.	Fm. Sopas
*	*			fragmentarios, sin M1 ni M6 a M9 izq, ni M7 y M9 der	Cuareim	
Panochthus	Panochthus	MUNHINA	317	Fragmento coraza	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)		ŭ	verde	L.
Panochthus	Panochthus	MUNHINA	318	Placa	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Panochthus	Panochthus	MUNHINA	381	Placa	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
D Lul	$\mathbf{D} = 1 \mathbf{d}$	(AR)	202	0.1	verde	
Panochthus	Panochthus	MUINHINA (AR)	382	2 placas unidas	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
Panochthus	Danochthus	MUNHINA	383	Placa	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
1 0110013113113	1 411011111143	(AR)	505	1 1404	verde	i leistoteno supenoi
Panochthus	Panochthus	MUNHINA	457	Placa cerca del borde de coraza	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	1

Panochthus	Panochthus	MUNHINA	579	Placa	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Panochthus	Panochthus	MUNHINA	591	Placa	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Panochthus	Panochthus	MUNHINA	777	Placa	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Panochthus	Panochthus	MUNHINA	s/n	Placa	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Panochthus	Panochthus	MUNHINA	s/n	Placa	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	-
Panochthus	Panochthus	CAV	CAV 11	3 placas	Arroyo Vizcaíno, Sauce,	Fm. Libertad
					Canelones	
Panochthus	Panochthus	FC-DPV	1373	Placa de la coraza dorsal	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Panochthus	Panochthus	FC-DPV	1667	Placa	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Panochthus	Panochthus	FC-DPV	1830	Placa de coraza	El Caño, Colonia	Fm. Libertad
Panochthus	Panochthus	MHD-P	251	Fragmento de tubo caudal	Arroyo Tres Cruces Est. Blanca	Fm. Sopas
					Borges	
Panochthus	Panochthus	MGT	523	Gran fragmento de caparazón	Arroyo Malo, Curtina,	Fm. Sopas
					Tacuarembó	1
Panochthus	Panochthus	MHD-P	145	Parte posterior de la caparazón con el arco donde se	Arroyo Yucutujá Grande	Fm. Sopas
				insertaba la cola	Colonia Artigas (Est.	-
					Baumbach)	
Panthera	Panthera	MGT	873	M1	Arroyo Malo, Curtina,	Fm. Sopas
					Tacuarembó	-
Panthera	Panthera	MHD-P	322	Fragmento de mandíbula con molar carnicero y caninos	Río Arapey Puente Artigas	Fm. Sopas
					abajo Peruchena	-

Paraceros	Paraceros	MHD-P	342	 <i>4 individuos, 2 adultos, un adulto joven y un juvenil,</i> 1 (A) fémur derecho; 2 (A) fémur izquierdo; 3 (B) fémur derecho; incompleto; 4 (B) fémur izquierdo; 5 © fémur derecho; 6 © fémur izquierdo; 7 (D) fémur derecho; 8 (D) fémur izquierdo; 9 cabeza de fémur; 10 húmero; 11 húmero; 12 y 13 extremos de húmero; 14 (E) tibia derecha (extremo) 15 (E) tibia izquierda; 16 (F) tibia derecha 17 (F) tibia izquierda; 18 y 19 tibias; 20a 32 metaMUNHINA (AR)pianos; 33 parte superior del cráneo con cornamenta casi completa; 34 a 39 cornamenta derecha incompleta; 40 parte posterior del cráneo; 41 a 43 cornamenta incompleta; 44 maxilares con dentición incompleta; 45 rama mandibular derecha; 46 base de cornamenta; 47 metaMUNHINA (AR)piano; 48 tibia incompleta; 49 a 56 vértebras; 57 astrágalo; 58 parte de cornamenta; 59 fragmento de mandíbula con un molar; 60 mandíbula izquierda incompleta; 61 vértebra; 62 hueso largo. 	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas
Propraopus	Propraopus	FC-DPV	870	Placa móvil	Plava Pascual, San José	Fm. Sopas
Propraopus	Propraopus	FC-DPV	891	Placa	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Propraopus	Propraopus	FC-DPV	894	Placas varias	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Propraopus	Propraopus	FC-DPV	1170	Fragmento placa	Lavié, Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Propraopus	Propraopus	FC-DPV	1410	Placas caudales	Paso Muñoz. Arroyo Sopas, Salto	Fm. Sopas
Propraopus	Propraopus	FC-DPV	1888	Fragmentos de coraza	Salsipuedes chico, Río Negro	Fm. Sopas
Propraopus	Propraopus	FC-DPV	18	5 placas caudales	Sopas-Cañas Arroyo Sopas, Salto	Fm. Sopas
Propraopus	Propraopus	FC-DPV	733	Fragmento de placa de banda móvil	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Propraopus	Propraopus	FC-DPV	1371	Fragmento de placa móvil	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Propraopus	Propraopus	MACN-S	34	2 placas ; vértebras; calcáneo; otras placas (posiblemente del mismo ejemplar asociado); pelvis	Sitio 5 Paso Muñoz	Fm. Sopas
Propraopus	Propraopus	MGT	575	2 placas de banda móvil	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas

Propraopus	Propraopus	MHD-P	344	38 placas fijas y 1 placa de banda móvil	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera	Fm. Sopas
Propraopus	Propraopus	MHD-P	345	Placas: 26 placas fijas articuladas y 2 placas del borde posterior del escudo pectoral	Río Arapey Grande Peruchena	Fm. Sopas
Reithrodon	Reithrodon	FC-DPV	1035	Rama mandibular der con m1-m1	Paso Colman, Arroyo Malo,Tacuarembó	Fm. Sopas
Reithrodon	Reithrodon	FC-DPV	677	Premaxilar con ambos incisivos fragmento de paladar con serie M1-M3 der y base maxilar del arco cigomático, pertenecientes a un mismo individuo	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Reithrodon	Reithrodon	FC-DPV	678	Rama mandibular izq con i, diastema, serie m1-m3	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Scelidotherium	Scelidotherium	MHD-P	41	Tibia derecha sin porción proximal	Estiba (canteras de arena)	Fm. Sopas
Scelidotherium	Scelidotherium	MHD-P	42	Navicular	Estiba (canteras de arena)	Fm. Sopas
Scelidotherium	Scelidotherium	MHD-P	43	Metatarso III	Estiba (canteras de arena)	Fm. Sopas
Scelidotherium	Scelidotherium	MHD-P	44	Primera falange	Estiba (canteras de arena)	Fm. Sopas
Scelidotherium?	Scelidotherium?	MGT	717	Fragmento mandibular con molariformes	Arroyo California, Tacuarembó	Fm. Sopas
Sclerocalyptus ?	Sclerocalyptus ?	FC-DPV	1374	Fragmento de placa de coraza dorsal	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Smilodon	Smilodon	FC-DPV	1548	Proximal fibula	Paso Colman, Arroyo Malo,Tacuarembó	Fm. Sopas
Smilodon	Smilodon	FC-DPV	1596	Tibia	Paso Colman, Arroyo Malo,Tacuarembó	Fm. Sopas
Smilodon	Smilodon	MACN-S	s/n	Cráneo	Sitio 5 Sopas tipo	Fm. Sopas
Smilodon	Smilodon	MHD-P	271	Porción distal de húmero izquierdo	Arroyo Catalán Grande Urumbeba I	Fm. Sopas
Smilodon?	Smilodon?	FC-DPV	1549	Metápodo	Paso Colman, Arroyo Malo,Tacuarembó	Fm. Sopas
Tapirus	Tapirus	MACN-S	42	Molares	Sitio 3 Arroyo Arapey Chico, Puente Buey Negro	Fm. Sopas
Tapirus	Tapirus	MACN-S	36(009)	Fragmento de cráneo con parte de paladar, base maxilar del arco cigomático izq y serie P1-M3 izq; rama mandibular izq sin incisivos, borde posterior de reg angular ni gran parte de rama ascendente, con serie p2- m3, todo del mismo individuo	Salto, Arroyo Arapey Grande	Fm. Sopas

Tapirus	Tapirus	MGT	810	Molar sup izq	Arroyo California, Tacuarembó	Fm. Sopas
Tapirus	Tapirus	MGT	837	Fragmento rama mandibular der con parte de p4, serie m1-m3 y parte de rama ascendente	Arroyo Malo, Curtina, Tacuarembó	Fm. Sopas
Tapirus	Tapirus	MHD-P	29	Trozo de maxilar derecho y mandíbula derecha 12 piezas	Cerro Pintado (mina 1) R. Cuareim	Fm. Sopas
Tapirus	Tapirus	MHD-P	30	Mandíbula izquierda y parte de la derecha	Estiba. R. Cuareim	Fm. Sopas
Tapirus	Tapirus	MHD-P	334	Rama mandibular izquierda incompleta (con 2 molares)	Arroyo Catalán Grande Paso Macedo	Fm. Sopas
Tapirus	Tapirus	FC-DPV	885	Astrágalo	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Tapirus	Tapirus	FC-DPV	1664	Molariforme sup izq	Sopas, Salto	Fm. Sopas
Tapirus	Tapirus	FC-DPV	1822	Cráneo casi completo	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Tapirus?	¿Tapirus?	MACN-S	s/n	Porción de cráneo con cóndilos occipitales	Sitio 5 Sopas tipo	Fm. Sopas
Tayassu	Tayassu	MUNHINA (AR)	370	Vértebra	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Tayassu	Tayassu	MHD-P	403	Vértebra cervical	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera Sónego	Fm. Sopas
Toxodon	Toxodon	MUNHINA (AR)	171	Axis incompleto	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Toxodon	Toxodon	MUNHINA (AR)	314	Cavidad acetabular de pelvis	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Toxodon	Toxodon	MUNHINA (AR)	330	Mitad distal de fíbula	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Toxodon	Toxodon	MUNHINA (AR)	350	Falange	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Toxodon	Toxodon	MUNHINA (AR)	372	Ulna izquierda	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Toxodon	Toxodon	MUNHINA (AR)	418	Molar inferior juvenil	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Toxodon	Toxodon	MUNHINA (AR)	422	Íleon	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Toxodon	Toxodon	MUNHINA (AR)	562	Metacarpo	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Toxodon	Toxodon	MUNHINA (AR)	563	Metacarpo	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Toxodon	Toxodon	MUNHINA	564	Superficie articular de porción distal de húmero	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior

		(AR)			verde	
Toxodon	Toxodon	MUNHINA	571	Incisivo III inferior izquierdo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Toxodon	Toxodon	MUNHINA	696	Primer incisivo inferior derecho	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Toxodon	Toxodon	MUNHINA	710	Fragmento de mandíbula izquierda	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
	71 1	(AR)	205		verde	
1 oxodon	1 oxodon	MUNHINA	/85	Fragmento M1 o M2 juvenil	El Cano: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
Torrodon	Torradam	(AR) MUNILINIA	700	Dorgión distal de ulas	El Caño: parto basal arcilla	Disistence appendice
1 0x0000	10x0000	MUNIINA (AR)	/00	Porcion distai de unia	El Cano: parte basal arcina	Pleistoceno superior
Toxodon	Toxodon	MUNHINA	813	Fragmento molar inferior	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
1000000	1020000	(AR)	015	Taginento molar interior	verde	r leistoteno superior
Toxodon	Toxodon	MUNHINA	854	Cabeza de fémur	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	1
Toxodon	Toxodon	MUNHINA	s/n	Porción distal de radio	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	-
Toxodon	Toxodon	MUNHINA	s/n	Premolar superior izquierdo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)			verde	
Toxodon	Toxodon	MUNHINA	s/n	Fragmento de molar superior izquierdo	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
		(AR)	,		verde	
Toxodon	Toxodon	MUNHINA	s/n	Molar interior derecho	El Caño: parte basal arcilla	Pleistoceno superior
	T	(AK)	(1)	Encourante de bouriers e d'hele ence áltime enclos	Verde El Caña Calaria	Ene Theretal
Toxodon	1 0x000n	FC-DPV	012	Fragmento de nemimandibula con ultimo molar	El Cano, Colonia	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	FC-DPV	896	Metapodo y falange	Arroyo Vera, Salto	Fm. Sopas
Toxodon	1 oxodon	FC-DPV	899	Femur derecho completo	Arroyo Rolon, paraje Rolon,	Fm. Sopas
					l'acuarembo	
Toxodon	Toxodon	FC-DPV	1270	Molar superior	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	FC-DPV	1641	2 molares sin erupcionar	Arroyo Malo, Tacuarembó	Fm. Sopas
Toxodon	Toxodon	MACN-S	7	Fragmento de mandíbula y porción distal de húmero	Arroyo Cañas	Fm. Sopas
Toxodon	Toxodon	MHD-P	5	Atlas	Paso Urumbeba, Arroyo	Fm. Sopas
					Catalán Grande	
Toxodon	Toxodon	MHD-P	141	Fragmentos de molares y ramas cigomáticas proximales	Río Cuareim Piedra Pintada	Fm. Sopas
				· _ •	Arrocera	-
Toxodon	Toxodon	MHD-P	186	Calcáneo izquierdo	Arroyo Yucutujá, Paso Infierno	Fm. Sopas
				1	W. Rothfuss	1

Toxodon	Toxodon	MHD-P	259	Tibia-fíbula	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Toxodon	Toxodon	MHD-P	270	Incisivo 2 izquierdo	Río Cuareim Estiba areneros	Fm. Sopas
Toxodon	Toxodon	MHD-P	274	Incisivo 2 superior izquierdo	Río Cuareim Estiba areneros	Fm. Sopas
Toxodon	Toxodon	MHD-P	275	Molar 3 superior derecho	Río Cuareim Estiba areneros	Fm. Sopas
Toxodon	Toxodon	MHD-P	276	Molar 1 ó 2 superior derecho	Río Cuareim Estiba areneros	Fm. Sopas
Toxodon	Toxodon	MHD-P	291	Patella	Río Cuareim Pintado Mina 1	Fm. Sopas
Toxodon	Toxodon	MHD-P	355	Molar 1 ó 2 inferior derecho	Arroyo Catalán Grande Urumbeba Viuda Costa	Fm. Sopas
Toxodon	Toxodon	MHD-P	392	Fémur	Arroyo Catalán Grande Paso Urumbeba; sitio costa	Fm. Sopas
Toxodon	Toxodon	MHD-P	407	Fragmento de molar inferior izquierdo	Arroyo Catalán Grande Paso Urumbeba; Est. Costa	Fm. Sopas
Toxodon	Toxodon	MHD-P	410	Ulna	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera Sónego	Fm. Sopas
Toxodon	Toxodon	MHD-P	412	Radio juvenil	Río Cuareim Piedra Pintada Arrocera Sónego	Fm. Sopas
Toxodon	Toxodon	MUNHINA (AR)	s/n	Vértebra dorsal	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Toxodon	Toxodon	MUNHINA (AR)	s/n	Parte central de escápula, sin ala	El Caño: parte basal arcilla verde	Pleistoceno superior
Toxodon	Toxodon	CLRC	220	Mandíbula incompleta con serie dentaria casi completa	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	CLRC	225	Trozo mandibular con rama izq incompleta, incisivos completos, molares izq y canino derecho	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	CLRC	227	Grupo de 6 molares sueltos y 4 trozos de molares incluidos en su ganga junto con placa de <i>Glyptodon</i>	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	CLRC	228	Región palatal-maxilar casi completa	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	CLRC	381	Incisivo superior completo	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	CLRC	384	Dos molares superiores y uno inferior algo deteriorados	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon					2 T D	
10x0000	Toxodon	CLRC	386	Trozo de maxilar superior der con los molares 1 y 2 y el premolar 3 sin eclosionar	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon Toxodon	CLRC	386	Trozo de maxilar superior der con los molares 1 y 2 y el premolar 3 sin eclosionar Molar inferior izquierdo	Cantera, La Paz Cantera, La Paz	Fm. Libertad Fm. Libertad

Toxodon	Toxodon	CLRC	396	Parte de molar superior y otro molar inferior junto a placa deteriorada de gliptodonte	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	CLRC	397	Premolar izquierdo	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	CLRC	398	Premolar superior izquierdo	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	CLRC	405	Incisivo o molar inferior algo deteriorado	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	CLRC	409	Parte anterior de rama mandibular izq con alvéolos de premolares e incisivos, primer molar en posición	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	CLRC	412	Parte superior de P2 izq	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	CLRC	414	Metacarpo con porción distal completa	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	CLRC	422	Pequeño premolar curvo izquierdo	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	CLRC	425	Incisivo	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	CLRC	469	Cráneo casi completo	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	CLRC	486	Resto posterior de maxilar derecho con parte del cigomático, presentando los molares 3 y 4 algo deteriorados	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	CLRC	494	Incisivo superior	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	CLRC	503	Incisivo superior izquierdo con orificio en superficie oclusal	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	CLRC	545	Porción posterior de rama mandibular izq con molares 1- 3 y parte de premolar?, todos de pequeña talla	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	CLRC	571	Primer molar derecho superior o tal vez premolar	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	CLRC	575	Tibia derecha casi completa, parece juvenil	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	CLRC	584	Molar superior derecho deteriorado	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	CLRC	585	Incisivo superior algo deteriorado	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	FC-DPV	1263	Premaxilar con incisivo	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	FC-DPV	1271	Fragmento de maxilar con dientes (juvenil)	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	FC-DPV	1275	Premaxilar	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	FC-DPV	1665	Fragmento de mandíbula con m2 y m3	Cantera, La Paz	Fm. Libertad
Toxodon	Toxodon	MGT	793	Molar inferior	Salto, Arroyo Sopas	Fm. Sopas
Toxodon?	Toxodon?	MHD-P	327	327-2 hueso corto del carpo ó tarso 327-3 idem; 327-4 y 327-5 molares superiores	Río Arapey Grande Paso de las Cadenas. Depto Salto	Fm. Sopas
Taxón original	Taxón	Colección	Número	Descripción	Procedencia geográfica	Procedencia
-----------------	-----------------	-----------	--------	--	----------------------------	----------------------
	sinonimizado					estratigráfica
Antifer	Antifer	MMSV (JP)	136/2	Gran porción de cornamenta izq	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
-	-				Sistema Laguna 3	-
Antifer	Antifer	MMSV (JP)	194/1	M2 izq (?)	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Brasiliochoerus	Brasiliochoerus	MMSV (JP)	048A/2	Cráneo	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Brasiliochoerus	Brasiliochoerus	MMSV (JP)	048B/2	Mandíbula	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Cervidae	Cervidae	MMSV (JP)	174/3	Cuerpo de vértebra cervical	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
			,		Sistema Laguna 3	
Doedicurus	Doedicurus	MMSV (JP)	210/1	Porción de caparazón	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Equus (A)	Equus (A)	MMSV (JP)	026/2	M2 der	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Equus (A)	Equus (A)	MMSV (JP)	112/3	M1 der	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
			,		Sistema Laguna 3	
Equus (A)	Equus (A)	MMSV (JP)	149/2	M1 izq	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Glossotherium	Glossotherium	MMSV (JP)	080/2	Fragmento de rama mandibular der juvenil	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Glossotherium	Glossotherium	MMSV (JP)	099/2	Molar inferior	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
			,		Sistema Laguna 3	
Glossotherium	Glossotherium	MMSV (JP)	100/1	Porción posterior de cráneo	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Glossotherium	Glossotherium	MMSV (JP)	101/1	Rama mandíbular der juvenil	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Glossotherium	Glossotherium	MMSV (JP)	116/3	2a falange	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
			,		Sistema Laguna 3	
Glossotherium	Glossotherium	MMSV (JP)	121/2	Fragmento de rama mandibular der juvenil	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Glossotherium	Glossotherium	MMSV (JP)	206/2	Molar inferior	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Glossotherium	Glossotherium	MMSV (JP)	216/1	Fragmento de molar inferior	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior

9. 3. Listado de materiales relevados pertenecientes a la localidad de Santa Vitória do Palmar, Rio Grande do Sul, Brasil.

					Sistema Laguna 3	
Glossotherium	Glossotherium	MMSV (JP)	220/2	Molar superior	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Glyptodon	Glyptodon	MMSV (JP)	008/2	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Glyptodon	Glyptodon	MMSV (JP)	020/2	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Glyptodon	Glyptodon	MMSV (JP)	024/2	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Glyptodon	Glyptodon	MMSV (JP)	025/2	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Glyptodon	Glyptodon	MMSV (JP)	073/3	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Glyptodon	Glyptodon	MMSV (JP)	074/3	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Glyptodon	Glyptodon	MMSV (JP)	075/3	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Glyptodon	Glyptodon	MMSV (JP)	077/2	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Glyptodon	Glyptodon	MMSV (JP)	095/4	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Glyptodon	Glyptodon	MMSV (JP)	096/4	Molar inferior	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
				71	Sistema Laguna 3	
Glyptodon	Glyptodon	MMSV (JP)	098/2	Placa	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
	<i>Cl</i> 1		100/0	DI	Sistema Laguna 3	
Glyptodon	Glyptodon	MMSV (JP)	108/2	Placa	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
	<i>Cl</i> 1		444/0	DI	Sistema Laguna 3	
Glyptodon	Glyptodon	MMSV (JP)	111/2	Placa	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
	$C_{1} + 1$		115/2	ות	Sistema Laguna 3	
Glyptodon	Glyptodon	MMSV (JP)	115/3	Placa	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
	$C_{1} + 1$		110/2		Sistema Laguna 5	
Glyptoaon	Glyptoaon	MMSV (JP)	118/2	Placa lateral de borde	Barrancas del Afroio Chui.	Pleistoceno superior
Chitteday	Chitte	MMCV (ID)	121/2	D1	Barran and Americ Charl	
Glypioaon	Glypioaon	MMSV (JP)	131/2	Ріаса	Sistema Lamana 2	Pleistoceno superior
Chiptodon	Chiptodor	MMSV (ID)	133/3	Porción de caparazón	Barranças del Arroio Chuí	Plaistocano suparior
Giypiouon	Gyptouon	TATIATO A (LL)	133/3	i orcion de caparazon	Sistema Laguna 3	r leistoceno superior
Ghiptodon	Chiptodon	MMSV (IP)	140A/3	Porción de caparazón	Barranças del Arrojo Chuí	Pleistoceno superior
Gijpiouon	Gyptoword	1VIIIVIS V ()1)	170/1/ 5	i orcion de caparazon	Darrancas del mitolo Cliul.	r reistocento superior

					Sistema Laguna 3	
Glyptodon	Glyptodon	MMSV (JP)	140B/3	Porción de caparazón	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
	01	• /		-	Sistema Laguna 3	-
Glyptodon	Glyptodon	MMSV (JP)	146/3	Porción de caparazón	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Hippidion	Hippidion	MMSV (JP)	042/1	Molar superior	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	003/4	Fragmento de húmero, extremo distal	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	006/4	Fragmento de rama mandibular izq	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	0103/2	Fragmento de fémur, extremo distal.	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	022/2	Falange ungueal fragmentada	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	037/2	Molar inferior	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	038/2	Molar inferior	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
	- ·		0.44./5		Sistema Laguna 3	
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	041/2	Falange ungueal fragmentada	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
T 1	T 1		0.55 /4		Sistema Laguna 3	
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	057/1	Canino interior tragmentado	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
T , 1 ,	т., 1.,		050/0		Sistema Laguna 3	
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	059/0	Canino interior tragmentado	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
T , 1 ,	т., 1.,		044/2	X 7' , 1 1 1	Sistema Laguna 3	
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	066/3	Vertebra lumbar	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
T i l i	T (1)	MMCN (ID)	0/7/5	p 1'	Sistema Laguna 5	
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	06775	Kadio	Barrancas del Arroio Unui.	Pleistoceno superior
I acto dou annatus	I acto dour anna atus	MMSV (ID)	079/5	Enomento de nome mandibulaning	Barranges del Arreio Chuí	Divisto sono superior
Lesiouon armaius	Lestodon armatus	MINISV (JP)	078/5	Fragmento de rama mandibular izq	Sistema Laguna 3	Pleistoceno superior
I estadon amendus	I octodon annatus	MMSV (ID)	0.81/2	Atlas	Barrangas del Arreio Chuí	Division apparian
Lesiouon urmuius	Lestouon urmatus	WIWIS V ()1)	001/2	Atlas	Sistema Laguna 3	r leistoceno superior
I estodon armatus	I estadon armatus	MMSV (IP)	091/2	Húmero	Barranças del Arroio Chuí	Pleistoceno superior
Lesiouon unnuus	Lesiouon urmanis	WIWD V ()1)	071/2	Tumero	Sistema Laguna 3	r leistoceno superior
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (IP)	155/1	Áxis	Barranças del Arrojo Chuí	Pleistoceno superior
			100/1	11110	Sistema Laguna 3	i leistoceno superior
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (IP)	157/1	Molar inferior	Barranças del Arrojo Chuí	Pleistoceno superior
			101/1			- motocento superior

					Sistema Laguna 3	
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	160/3	Fragmento de rama mandibular der	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	164/5	Canino superior	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	165/2	Proceso espinoso vertébra torácica	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	171/3	Cuerpo de vértebra dersal	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	_
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	185/1	Vértebra	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	190/3	Molar inferior	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	196/2	Molar inferior fragmentado	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	_
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	199/3	Proceso espinoso vertébra torácica	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
				-	Sistema Laguna 3	_
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	201/2	Cuerpo de vértebra dorsal	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	204/2	Cuerpo de vértebra dorsal	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	215/2	Canino superior juvenil	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	218/1	Molar inferior	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Lestodon armatus	Lestodon armatus	MMSV (JP)	219/2	Canino superior juvenil	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Macrauchenia	Macrauchenia	MMSV (JP)	012/2	M3 izq	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Macrauchenia	Macrauchenia	MMSV (JP)	013/2	M2 izq	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Macrauchenia	Macrauchenia	MMSV (JP)	016/1	Fragmento de rama mandibular der con M3	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Macrauchenia	Macrauchenia	MMSV (JP)	154/2	P2 izq	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Macrauchenia	Macrauchenia	MMSV (JP)	202/2	Vértebra cervical	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Megatherium	Megatherium	MMSV (JP)	015/1	Rama mandibular izq juvenil	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior

					Sistema Laguna 3	
Megatherium	Megatherium	MMSV (JP)	021/2	Molar fragmentado	Barrancas del Arroio Chuí. Sistema Laguna 3	Pleistoceno superior
Megatherium	Megatherium	MMSV (JP)	023/2	Fragmento de molar juvenil	Barrancas del Arroio Chuí. Sistema Laguna 3	Pleistoceno superior
Megatherium	Megatherium	MMSV (JP)	097/2	Molar inferior juvenil	Barrancas del Arroio Chuí. Sistema Laguna 3	Pleistoceno superior
Megatherium	Megatherium	MMSV (JP)	125/2	Molar inferior fragmentado	Barrancas del Arroio Chuí. Sistema Laguna 3	Pleistoceno superior
Megatherium	Megatherium	MMSV (JP)	167/2	Porción medial y anterior de cráneo	Barrancas del Arroio Chuí. Sistema Laguna 3	Pleistoceno superior
Morenelaphus	Morenelaphus	MMSV (JP)	002/2	Fragmento de asta	Barrancas del Arroio Chuí. Sistema Laguna 3	Pleistoceno superior
Morenelaphus	Morenelaphus	MMSV (JP)	150/2	Fragmento de maxilar izq	Barrancas del Arroio Chuí. Sistema Laguna 3	Pleistoceno superior
Morenelaphus	Morenelaphus	MMSV (JP)	152/2	Porción der de cráneo con asta fragmentada	Barrancas del Arroio Chuí. Sistema Laguna 3	Pleistoceno superior
Morenelaphus	Morenelaphus	MMSV (JP)	170/2	M2 der	Barrancas del Arroio Chuí. Sistema Laguna 3	Pleistoceno superior
Morenelaphus	Morenelaphus	MMSV (JP)	173/3	M2 der	Barrancas del Arroio Chuí. Sistema Laguna 3	Pleistoceno superior
Morenelaphus	Morenelaphus	MMSV (JP)	186/1	M2 izq	Barrancas del Arroio Chuí. Sistema Laguna 3	Pleistoceno superior
Morenelaphus	Morenelaphus	MMSV (JP)	187/1	Fragmento basal de asta	Barrancas del Arroio Chuí. Sistema Laguna 3	Pleistoceno superior
Morenelaphus	Morenelaphus	MMSV (JP)	197/2	M2 der (?)	Barrancas del Arroio Chuí. Sistema Laguna 3	Pleistoceno superior
Morenelaphus	Morenelaphus	MMSV (JP)	209/1	M1 der	Barrancas del Arroio Chuí. Sistema Laguna 3	Pleistoceno superior
Myocastor	Myocastor	MMSV (JP)	143/2	Incisivo superior	Barrancas del Arroio Chuí. Sistema Laguna 3	Pleistoceno superior
Ozotoceros	Ozotoceros	MMSV (JP)	052/5	Fragmento basal de asta	Barrancas del Arroio Chuí. Sistema Laguna 3	Pleistoceno superior
Ozotoceros	Ozotoceros	MMSV (JP)	053/4	Porción posterior de cráneo	Barrancas del Arroio Chuí. Sistema Laguna 3	Pleistoceno superior
Ozotoceros	Ozotoceros	MMSV (JP)	054/2	Fragmento basal de asta	Barrancas del Arroio Chuí. Sistema Laguna 3	Pleistoceno superior
Ozotoceros	Ozotoceros	MMSV (JP)	055/2	Fragmento de rama mandibular izq	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior

					Sistema Laguna 3	
Ozotoceros	Ozotoceros	MMSV (JP)	063/2	M3 der	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
-	-				Sistema Laguna 3	_
Ozotoceros	Ozotoceros	MMSV (JP)	113/3	Astrágalo	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Ozotoceros	Ozotoceros	MMSV (JP)	176/2	M3 izq	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Palaeolama	Hemiauchenia	MMSV (JP)	106/2	M3 der	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Palaeolama	Hemiauchenia	MMSV (JP)	169/2	Fragmento de rama mandibular der	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Palaeolama	Hemiauchenia	MMSV (JP)	179/1	M3 der	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Pampatherium	Pampatherium	MMSV (JP)	010/2	Placa móvil	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Pampatherium	Pampatherium	MMSV (JP)	044/3	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Pampatherium	Pampatherium	MMSV (JP)	045/3	Fragmento de maxilar der	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Pampatherium	Pampatherium	MMSV (JP)	046/2	Placa móvil	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Pampatherium	Pampatherium	MMSV (JP)	079/2	Placa móvil	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	001/2	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	007/2	Fragmento de tubo caudal	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	031/2	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	032/2	Placa	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
D 11	D 11		000/0		Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	033/2	Conjunto de placas	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
D 11	D 11		001/0		Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	034/2	Conjunto de placas	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
D 1.1	D L.I		005/0	DI	Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	035/2	Placa	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
D 1.1	D 1.1	MALONI (ID)	026/2	DI	Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	036/2	Placa	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior

					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	064/3	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	_
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	065/3	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	069/1	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	072/1	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	076/3	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	082/2	Placas	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	083/2	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	084/2	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	086/3	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	087/3	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	088/3	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	110/2	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	114/3	Placa	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	123/2	Fragmento de rama mandibular izq	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
D L.I	D 1.1		10//0		Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	126/2	Placa	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
D L.L	$\mathbf{D} = 1 \cdot 1$		100 /0	ות	Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	129/2	Placa	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
D 11	$\mathbf{D} = 1 \cdot 1$		1221/2	ות	Sistema Laguna 5	DL
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	132A/3	Placa	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
Davidation	Danashthan	MMCV (ID)	120D /2	Diana	Sistema Laguna 5	
1º UNOCIJUJUS	1° anochili)us	MIMOV (JP)	132D/3	гаса	Darrancas del Arroio Unui.	Pleistoceno superior
Danochthus	Danashthus	MMSV (ID)	135/1	Dlaga	Bamanaga dal Amaio Chui	Disiste cono superior
1º anocistisus	Panocistisus	MIMISV (JP)	133/1	Piaca	Darrancas del Arroio Unui.	Fielstoceno superior

					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	138/2	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
		• /			Sistema Laguna 3	-
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	141/3	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	156/1	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	168/2	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	177/2	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	193/4	Placas	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	198/3	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Panochthus	Panochthus	MMSV (JP)	205/2	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
			·		Sistema Laguna 3	
Propraopus	Propraopus	MMSV (JP)	191/4	Placa móvil	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
			·		Sistema Laguna 3	
Propraopus	Propraopus	MMSV (JP)	213/2	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Propraopus	Propraopus	MMSV (JP)	221/2	Placa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
0.114				~	Sistema Laguna 3	
Smilodon	Smilodon	MMSV (JP)	119/2	Calcáneo	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
	0			D 1 1 4	Sistema Laguna 3	
Stegomastodon	Stegomastodon	MMSV (JP)	014/2	Punta de defensa	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
			o		Sistema Laguna 3	
Stegomastodon	Stegomastodon	MMSV (JP)	017/1	M2 1zq (?)	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
C 1	C 1		007/0		Sistema Laguna 3	
Stegomastodon	Stegomastodon	MMSV (JP)	027/2	M2 der	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
C 1	C 1		000/4		Sistema Laguna 3	
Stegomastodon	Stegomastodon	MMSV (JP)	028/4	M3 der	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
<u> </u>	<u>C</u> , , 1	MARY (ID)	0.42 /1	N/4 '	Sistema Laguna 5	
Stegomastoaon	Stegomastoaon	MMSV (JP)	045/1	IMT 1ZQ	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
Stazomastador	Stagomasto don	MMSV (ID)	068/1	M2 dor	Barrangas del Arrois Chui	Disistence superior
stegomastoaon	Stegomastodon	TATIATO A (TE)	000/1	IND UPI	Sistema Laguna 2	Fleistoceno superior
Stagomastodor	Stagomastodom	MMSV (ID)	094/4	M2 iza juvanil	Barranças del Arroio Chuí	Plaistocano suparior
Stegomustouon	Stegomustouon	TATIATS A (LL)	094/4	wiz izy juveim	Damancas del Antolo Chui.	r leistoceno superior

					Sistema Laguna 3	
Stegomastodon	Stegomastodon	MMSV (JP)	137/2	Mandíbula	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
_	_				Sistema Laguna 3	_
Stegomastodon	Stegomastodon	MMSV (JP)	145A/3	Defensa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Stegomastodon	Stegomastodon	MMSV (JP)	145B/3	Fragmento de defensa	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Stegomastodon	Stegomastodon	MMSV (JP)	158/2	M2 der	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Stegomastodon	Stegomastodon	MMSV (JP)	162/4	Punta de defensa juvenil	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Stegomastodon	Stegomastodon	MMSV (JP)	163/5	Cuerpo de vértebra torácica	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Stegomastodon	Stegomastodon	MMSV (JP)	211/2	Húmero	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Tayassu	Tayassu	MMSV (JP)	134/1	Rama mandibular der juvenil	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Tayassu	Tayassu	MMSV (JP)	144/2	Canino superior	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Tayassu	Tayassu	MMSV (JP)	214/2	Canino inferior	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
			·		Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	004/2	Proceso espinoso vértebra torácica	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	005/2	Proceso espinoso vértebra torácica	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	009/2	M3 der	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	011/2	M3 der	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
			040/0		Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	018/2	M3 der	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
			010/0		Sistema Laguna 3	
1 oxodon	1 oxodon	MMSV (JP)	019/2	M2 der	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
			000 / 4	T · · · · · · 1	Sistema Laguna 3	
1 oxodon	1 oxodon	MMSV (JP)	029/4	Incisivo inferior der	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
T 1	T 1		020/4	т ^{.,} ., 1	Sistema Laguna 3	
1 oxodon	1 oxodon	MMSV (JP)	030/4	Incisivo superior der	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
T., 1	T. 1	MMCV7 /ID)	020/2	Department (, 1 , 4)	Bauma and LA	
1 oxodon	1 oxodon	MMSV (JP)	039/3	Proceso espinoso vertebra toracica	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior

					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	040/2	Incisivo inferior izq	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	047/2	P3 der	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	049/2	P1 izq	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	050/5	Cuerpo de vértebra lumbar	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	051/5	Fragmento de costilla	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	056/4	Mandíbula	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	058/2	M2 izq juvenil	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	060/2	P1 izq	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	061/2	M2 der juvenil	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
			/ -		Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	062/2	P2 der	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
			a - a (4		Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	0/0/1	Fragmento de costilla	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
	T 1		071 /0		Sistema Laguna 3	
1 oxodon	1 oxodon	MMSV (JP)	0/1/2	Fragmento de ulha extremo proximal	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
	T 1		005/0	0.1	Sistema Laguna 3	
1 oxodon	1 oxodon	MMSV (JP)	085/2	Craneo	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
	T 1		000 /1		Sistema Laguna 5	DL
1 oxodon	1 oxodon	MMSV (JP)	089/1	P3 izq	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
Tuulu	T	MMCM (ID)	000/1		Sistema Laguna 5	Disista sur a sur a si a s
1 0x0000	1 0x0000	MINISV (JP)	090/1	MI3 iZq	Sistema Laguna 2	Pleistoceno superior
Torrodon	Toxodon	MMSV (ID)	002/2	Incisivo inferior der	Barranges del Arreio Chuí	Disistence appendice
10x0000	10x0000	WINISV (JF)	092/2	mensivo imenor der	Sistema Laguna 3	Fleistoceno superior
Toxodon	Toxodon	MMSV (ID)	003/4	Incisivo inferior iza	Barranças del Arroio Chuí	Deistocano superior
10x0000	10x0000	WINIS V ()1)	093/4	meisivo imenor izq	Sistema Laguna 3	Tierstoceno superior
Tavadan	Toxodon	MMSV (IP)	102/2	Rama mandibular iza	Barranças del Arrojo Chuí	Pleistoceno superior
1 0.00000	1020001		102/2	Kama manubular izy	Sistema Laguna 3	i leistoceno superior
Toxodon	Taxadan	MMSV (IP)	104/2	Pm3 iza	Barranças del Arroio Chuí	Pleistoceno superior
1 0700007	1 0//00/07/		101/2	1 1110 124	Darraneas dei mitoro Onul.	r ierstoterito superior

					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	105/2	Incisivo superior izq	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	_
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	107/2	M2 izq	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	109/2	M1 izq juvenil	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	117/4	M2 der	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	120/2	P1 izq	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	122/2	Incisivo superior der	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	124/4	P3 der	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	127/2	P3 izq	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	128/2	P1 der	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	130/2	Porción de paladar	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
771 I			100 /0		Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	139/2	Fragmento de húmero extremo distal	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
	77 1		1.10./0	D 1/ 1 1 1 1 /	Sistema Laguna 3	DL
1 oxodon	1 oxodon	MMSV (JP)	142/2	Porcion distal de humero	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
	77 1		4 477 / 4	. 1 1111	Sistema Laguna 3	DL
1 oxodon	1 oxodon	MMSV (JP)	14//4	Fragmento de rama mandibular izq	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
	77 1		152/2		Sistema Laguna 3	DL
1 oxodon	1 oxodon	MMSV (JP)	153/2	Cuerpo de vertebra toracica	Barrancas del Arroio Chui.	Pleistoceno superior
Tuulu	T 1	MMCV (ID)	150/2	D - 4'-	Sistema Laguna 5	
1 0×0000	1 0×0000	MIMSV (JP)	159/2	Kadio	Sistema Laguna 2	Pleistoceno superior
Taudan	Toudou	MMSV (ID)	161/4	Miling	Barranges del Arreio Chuí	Disiste son e superior
10x0000	10x0000	WINDSV (JF)	101/4	INT IZQ	Sistema Laguna 3	Fleistoceno superior
Torrodon	Torradom	MMSV (ID)	166/2	Astrácelo	Barrangaa dal Arraia Chui	Distagono suporior
10x0000	10x0000	WINDSV (JF)	100/2	Astragato	Sistema Laguna 3	Fleistoceno superior
Toxodon	Toxodon	MMSV (ID)	178/1	P1 iza	Barranças del Arroio Chuí	Pleistoceno superior
10.00000	1020000	WIIWIG V ()1)	1/0/1	1 1 129	Sistema Laguna 3	r leistoceno superior
Taxadan	Taxadan	MMSV (IP)	180/2	Occipital iza	Barranças del Arroio Chuí	Pleistoceno superior
1000000	1020001	Minov ())	100/2	Occipitarizq	Darraneas del Arroio Chui.	r leistoceno superior

					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	181/2	P1 izq	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	182/2	M1 der fragmentado	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	183/2	Fragmento de pelvis	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	184/2	Fragmento de húmero extremo distal	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	192/4	Extremo distal de ulna	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	195/1	Calcáneo	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	200/2	Extremo proximal de tibia	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	203/2	Fragmento de húmero extremo distal	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	207/2	Extremo proximal de tibia	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	
Toxodon	Toxodon	MMSV (JP)	217/1	Fragmento de incisivo superior	Barrancas del Arroio Chuí.	Pleistoceno superior
					Sistema Laguna 3	