



Pseudoplohophorus absolutus n. sp. (Xenarthra, Glyptodontidae), variabilidad en Sclerocalyptinae y redefinición de una biozona del Mioceno Superior de Uruguay

Daniel PEREA¹

Abstract. *PSEUDOPLOHOPHORUS ABSOLUTUS* N. SP. (XENARTHRA, GLYPTODONTIDAE), SCLEROCALYPTINAE VARIABILITY AND A BIOZONE REDEFINITION FROM THE UPPER MIOCENE OF URUGUAY. A species of glyptodontid, *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. from the Upper Miocene of Uruguay is described. The holotype is represented by skull, mandible, great part of dorsal and cephalic carapace, caudal tube, humerus, hand bones, some vertebrae, and fragmentary pelvis and caudal ring plates. These materials were compared with very complete specimens of Neogene Sclerocalyptinae from Argentina and Uruguay. On the basis of these comparisons the partial synonymy between *Pseudoplohophorus* Castellanos and *Stromaphoropsis* Kraglievich, and the inclusion of genus *Hoplophractus* Cabrera within *Eosclerocalyptus* C. Ameghino are proposed. A biozone characterized by *Pseudoplohophorus*, included in Camacho Formation deposits, is redefined.

Resumen. Se describe una especie de gliptodonte, *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. procedente del Mioceno Superior de Uruguay. El holotipo está representado por cráneo, mandíbula, gran parte de la coraza dorsal cefálica, tubo caudal, húmero, huesos de la mano, algunas vértebras, fragmentos de pelvis y placas de anillos caudales. Estos materiales fueron comparados con ejemplares muy completos de Sclerocalyptinae neógenos de Argentina y Uruguay. A base de estas comparaciones se propone la sinonimia parcial de *Pseudoplohophorus* Castellanos con *Stromaphoropsis* Kraglievich y la inclusión del género *Hoplophractus* Cabrera dentro de *Eosclerocalyptus* C. Ameghino. Se redefine una biozona caracterizada por el género *Pseudoplohophorus* incluida en depósitos de la Formación Camacho.

Key words. Glyptodontidae. Upper Miocene. Uruguay. Systematics, Biostratigraphy.

Palabras clave. Glyptodontidae. Mioceno Superior. Uruguay. Sistemática. Bioestratigrafía.

Introducción

Los gliptodontes, por poseer un elevado número de huesos que no siempre fosilizan articulados o en asociación física, han sido objeto de multiplicación taxonómica. Prueba de ello es que se registran en la literatura unos 75 géneros nominados para América del Sur (Mones, 1986). Numerosos taxones se definieron a base de restos muy escasos y fragmentarios como placas sueltas, tubos caudales, fragmentos de coraza, etc. Claros ejemplos de este sobredimensionamiento sistemático pueden verse en las obras de Ameghino (1889) y Castellanos (1940), entre otros. Es probable que parte de lo que se interpreta como categorías taxonómicas discretas, esté reflejando variaciones individuales o poblacionales. Los Sclerocalyptinae neógenos de Argentina y Uruguay no escapan a esta situación. Ellos han sido estudiados principalmente por Kraglievich (1932), Cabrera (1939,1944) y

Castellanos (1940, 1949, 1954). El material más completo de Sclerocalyptinae neógenos incluye cráneos asociados a sus respectivas corazas y eventualmente tubos caudales u otras piezas procedentes principalmente de Argentina y Uruguay. Reúnen esta condición ejemplares previamente nominados como *Eosclerocalyptus* C. Ameghino, *Stromaphorus* Castellanos, *Phlyctaenopyga* Cabrera, *Plohophorus* Ameghino y *Hoplophractus* Cabrera, pertenecientes al Museo Argentino de Ciencias Naturales, al Museo de La Plata y al Field Museum of Natural History y dos especímenes asignados en el presente trabajo al género *Pseudoplohophorus* Castellanos, hallados en Uruguay. Uno de ellos es el holotipo de "*Stromaphoropsis*" *benvenuti* Castellanos, y el otro constituye la nueva especie aquí descripta, considerada preliminarmente como perteneciente al género *Stromaphoropsis* Kraglievich (*vide* Perea, 1993; Perea *et al.*, 1994). El análisis pormenorizado de estos especímenes permite enmarcar la información existente sobre material más fragmentario registrado en Uruguay y Argentina.

La nueva especie, una de las mejor conocidas entre los mamíferos terciarios del Uruguay, permite re-

¹Departamento de Evolución de Cuencas, Facultad de Ciencias, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay. perea@fcien.edu.uy

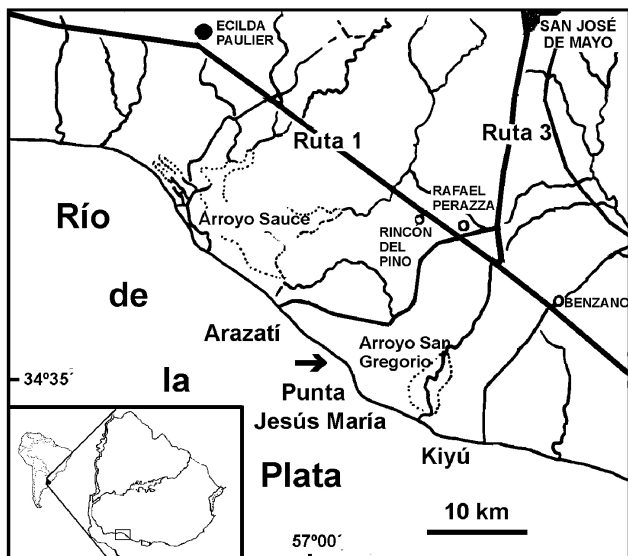


Figura 1. Mapa del lugar de procedencia de *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. La flecha señala el punto de extracción del espécimen holotipo / map of the site of *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. The arrow shows the collecting point of the holotype specimen.

formular la identidad taxonómica de los géneros *Pseudoplohophorus* y *Stromaphoropsis*, en el marco de la variación observada en la subfamilia Sclerocalypinae, y redefinir una biozona del Mioceno Superior.

Material y métodos

Para el análisis comparativo se utilizaron ejemplares de Glyptodontidae pertenecientes a las si-

guientes instituciones: Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay (FC-DPV), Museo de La Plata, Argentina (MLP), Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia", Argentina (MACN), Museo "Bautista Rebuffo" de la Plaza Mayor de Colonia del Sacramento, Uruguay (MPM), Museo "Florentino y Carlos Ameghino" del Instituto de Fisiografía y Geología de Rosario, Argentina (MAR), Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo, Uruguay (MNH), Museo Paleontológico "Alejandro Berro" de Mercedes, Uruguay (MB), Colección Aznárez, Maldonado, Uruguay (CA) y Field Museum of Natural History (FMNH). Se observaron también diferentes ejemplares de dasipódidos vivientes pertenecientes a la Colección del Departamento de Zoología de Vertebrados de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay (FC-DZV) y de la Colección Comparativa del Departamento de Paleontología de la misma facultad (FC-DPV-Comp).

Los estudios comparados en cráneo fueron complementados por análisis morfométricos numéricos de agrupamiento y ordenación a partir de matrices con medidas craneanas estandarizadas (cuadro 1). Para ello se utilizó el programa NTSYSpC (Rohlf, 2000), siguiendo los postulados teóricos y metodológicos de Sneath y Sokal (1973). Mediante estas técnicas se utilizaron diferentes dimensiones craneanas tomadas entre los Sclerocalypinae neógenos más completos comparables con el conjunto de medidas de *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. que se brindan más adelante.

La metodología y nomenclatura estratigráficas se

Cuadro 1. Medidas craneanas en mm de diferentes ejemplares de Sclerocalypinae / skull measurements in mm of some Sclerocalypinae specimens. **Ep1**, holotipo de *Eosclerocalyptus planus* (MACN-4853); **Ep2**, *E. planus* (MLP 29-X-10-24); **Hp**, holotipo de *Hoplophractus proximus* Cabrera (MLP 31-XI-12-19); **Ht**, holotipo de *H. tapinocephalus* Cabrera (MLP 37-III-7-7); **Pab**, holotipo de *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. (FCDPV- 475 y 595); **Pb**, holotipo de *P. benvenuttii* (MMC-888); **Plf**, *Plohophorus figuratus* Ameghino (MACN-7844); **Ppa**, holotipo de *Phlyctaenopyga ameghini* (Ameghino) (MLP 29-X-10-1); **Stc**, *Stromaphorus compressidens* Castellanos (MLP 29-X-8-1).

	Ep2	Hp	Ppa	Ht	Pb	Ep1	Pab sp. nov.	Stc	Plf
Longitud total	209	217	242	208	226	208	228,7	260	220
Longitud basal		196,5		190	220	190	210	225	199
Ancho bicigomático	130	168	189	140	159	138	160	162	157
Ancho nasal		56	82	54		53,5	58,4	50	57,5
Ancho rostral		73	83	68	71		72	86	
Ancho interorbitario	71	77,2	110	76	81	79,5	90,7	68	81
Estrechamiento posorbitario	54	62	90	57	52	59	61,4	60	61,5
Ancho caja craneana	74	74,7	97	75	88	76	85,5	71,4	78
Ancho del occipital	81	82	99	72	65	73,5	78,6	71	74,5
Altura del occipital	48	45	47	43		67,5	52,5	54	63,5
Ancho bimastoideo	98	98	122	103	102	94	109,4	96	126
Ancho bicondilar	58	58	85		60	57	68,5	62	62,5
Altura borde alveolar de M8/cresta sagital	123	104		104		106	111,3	121,5	109
Espesor del puente suborbitario	8	16	30	19		10,5	23	19	20,5
Longitud palatal		157	172	145		151,5	165,7	161	146
Ancho del paladar entre M5	24	26,5	29	24,5	23	26	24,3	27	29,5
Ancho del paladar entre M8		30	32	24,5	35	28	29,4	30	33
Altura de coanas	36,5	27	46	23	28	29,5	27,5	34	32,5
Ancho de coanas	22	24,2	25	25	25	22,5	28,5	18	25
Altura de las narinas			43	35,5		28,5	32,2	38,5	41,5

basaron en los conceptos del Comité Argentino de Estratigrafía (1992) y Hedberg (1994).

Sistemática

Superorden XENARTHRA Cope, 1889

Orden CINGULATA Illiger, 1811

Familia GLYPTODONTIDAE Burmeister, 1879

Subfamilia SCLEROCALYPTINAE Ameghino, 1891

Género *Pseudoplohophorus* Castellanos, 1926

Sinonimia. *Plohophorus* Ameghino, 1887: 17-18 [partim]; *Stromaphoropsis* Kraglievich, 1932: 281-282 [partim, nec *Stromaphoropsis scavinoi* Kraglievich, 1932 (partim): 281-282, lám. 47]; *Teisseiria* Kraglievich, 1932: 306-308 [partim, nec *Teisseiria compressa*, Castellanos, 1940: 185-209, figs. 53-61]; *Caudaphorus* Fariña, 1981: 784.

Especie tipo. *Pseudoplohophorus orientalis* (Ameghino, 1889: 827-828).

Procedencia geográfica y temporal. Uruguay, Mioceno tardío.

Diagnosis enmendada. Tamaño intermedio entre *Eosclerocalyptus* C. Ameghino y *Stromaphoropsis* Castellanos y similar a *Stromaphoropsis* Kraglievich y a *Plohophorus* Ameghino. Cráneo robusto, con arcos cigomáticos abiertos y muy elevados, *tuberculum lacrimae* menos acentuado que en *Plohophorus* y *Eosclerocalyptus* (= *Hoplophractus*) y bordes alveolares muy divergentes desde el límite M4-M5 hacia adelante y atrás. Cóndilos occipitales sobresalientes. Ramas maxilares del arco cigomático muy robustas. Apófisis paraoccipitales y constricción entre la base del arco cigomático y las apófisis mastoideas muy poco notorias. Ornamentación de las placas de la coraza dorsal de relieve acentuado al igual que *Stromaphoropsis*, *Stromaphorus* y *Phlyctaenopyga*; placas de las regiones lateral media y posterior subrectangulares y con dos hileras de figuritas periféricas anteriores; placas de la región lumbar subpentagonales o subhexagonales con una sola fila de figuritas periféricas, siempre en número total de 11 o más y muy pequeñas en relación a la figura central. Tubo caudal con figuritas periféricas de las placas muy estrechas transversalmente y a veces total o parcialmente sustituidas por grandes poros al igual que *Coscinocercus* Cabrera.

Composición. El género incluye, además de la especie tipo *Pseudoplohophorus orientalis* (Ameghino, 1889) y la nueva que aquí se describe, a *P. coloniensis* (Kraglievich, 1932) comb. n., *P. berroi* (Castellanos, 1940) comb. n.; *P. benvenutii* (Castellanos, 1954) comb. n., *P. rebuffoi* (Castellanos, 1954) comb. n. y *P. francisi* Mones, 1970. La denominación específica *P. langguthi* (Fariña, 1981), constituye un *nomen illegitimum*, por sustituir arbitrariamente a *P. berroi*, nombre válido que tiene prioridad (*vide* Mones, 1986). Esta última

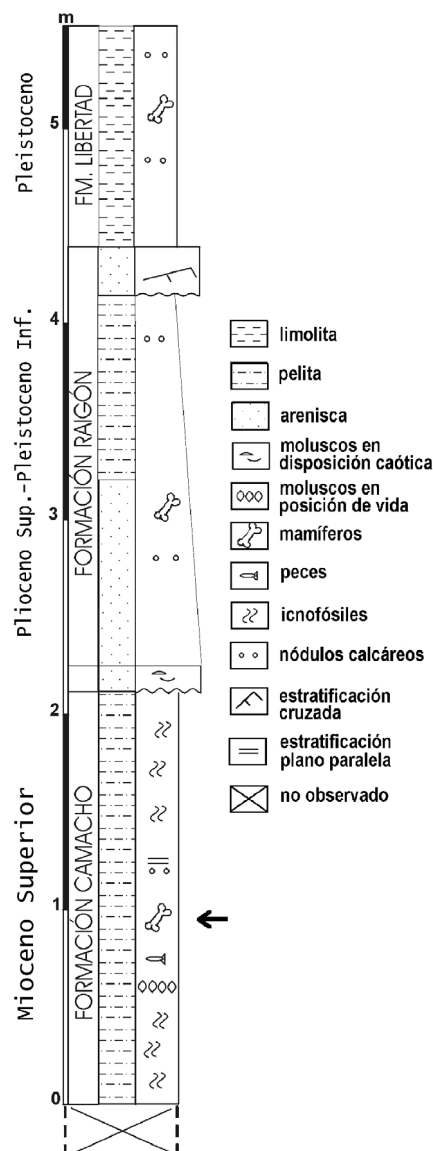


Figura 2. Columna estratigráfica del lugar de procedencia de *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. La flecha señala el punto de extracción del espécimen holotipo / stratigraphic section of the site of *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. The arrow shows the collecting point of the holotype specimen.

especie sólo incluye un fragmento de tubo caudal (MB-2257) descrito originalmente por Kraglievich (1932) como ?*Stromaphoropsis scavinoi*.

Comentarios. Como se expresa más adelante, las nuevas combinaciones surgen del análisis comparativo de tubos caudales en el caso de *P. coloniensis*, *P. berroi* y *P. rebuffoi*, y del cráneo, la coraza y el tubo caudal en el de *P. benvenutii*.

Pseudoplohophorus absolutus n. sp.

Figuras 3-5

Holotipo. FC-DPV-475 y 595: cráneo, mandíbula, atlas y vértebra

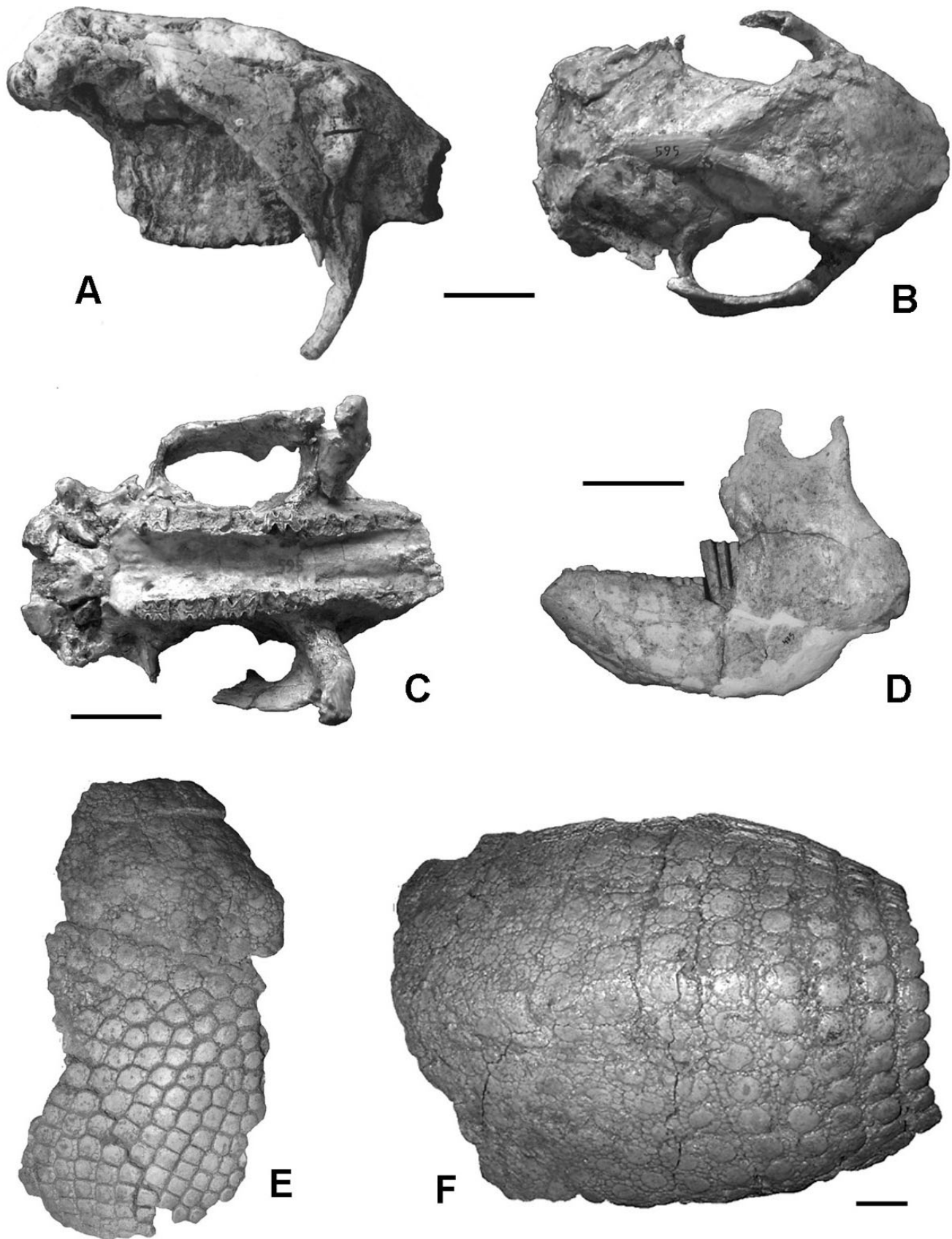


Figura 3. *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp.: FCDPV-475 y 595 (Holotipo / Holotype), **A, B, C**, Cráneo / Skull; **A**, Vista lateral / lateral view; **B**, Vista dorsal / dorsal view; **C**, Vista ventral / ventral view; **D**, Mandíbula en vista lateral / mandible in lateral view; **E, F**, Coraza dorsal / dorsal carapace; **E**, Porción anterior / anterior portion; **F**, Porción media-posterior / middle-posterior portion. Escala / scale = 10 cm.

compuesta, húmero y mano izquierdos, algunas placas de anillos caudales, fragmentos de pelvis y de vértebras sacras y caudales; mitad posterior de la coraza dorsal y fragmento anterior de ésta, tubo caudal, placas cefálicas.

Paratipo. FC-DPV-1084: hemimandíbula derecha y húmero izquierdo, placa de anillo caudal.

Derivatio nominis. Del latín *absolutus*: completo, por ser la especie con mayor cantidad de piezas conocidas dentro del género y uno de los mamíferos terciarios más completos del Uruguay.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Arazatí, Departamento de San José, barrancas costeras del Río de la Plata (figura 2), en pelita gris verdosa basal, aproximadamente a 50 cm por encima de la plataforma de abrasión, Formación Camacho, Mioceno Superior (figura 3).

Diagnosis. Tamaño intermedio entre *Eosclerocalyptus planus* C. Ameghino y *Stromaphorus compressidens* Castellanos. Región occipital más amplia que en *Pseudoplohophorus benvenutti*, con los cóndilos sobresalientes y muy separados entre sí y el foramen magnum deprimido y muy ancho. Morfología de M5 a M8 (únicos dientes preservados en este ejemplar) con una mezcla de caracteres de *Stromaphoropsis scavinoi* (M6 y M7 con último prisma de cara posterior marcadamente convexa) y de *P. benvenutii* (prisma anterior de M5 a M7 con inclinación hacia adentro y adelante). Patrón general de los molariformes inferiores similar a *Stromaphorus* y *Sclerocalyptus*, con una proyección que conforma una saliente en la cara anterior y la superficie de la cara posterior plano-cóncava. Tubo caudal mediano, intermedio entre el de *P. benvenutii*, más pequeño, y el de *P. rebuffoi*, más grande. Placas del tubo con límites difusos entre sí y figura central de gran tamaño en relación a las periféricas, entre las cuales hay numerosos orificios, sobre todo en la cara dorsal. Tubo caudal con menor cantidad de orificios, figuritas periféricas más evidentes y numerosas y placas menos convexas que en *Pseudoplohophorus orientalis* y *P. francisi*.

Diagnosis. Size intermediate between *Eosclerocalyptus planus* C. Ameghino and *Stromaphorus compressidens* Castellanos. Occipital region broader than in *Pseudoplohophorus benvenutti*, with prominent and separated occipital condils, and very depressed and wide foramen magnum. The morphology of 5th to 8th molariforms (the only preserved in this specimen) shows a mixture of characters of *Stromaphoropsis scavinoi* (6th and 7th molariforms with posterior prisma having its posterior face markedly convex) and *P. benvenutii* (anterior prism of 5th to 7th molariforms with forward and inward inclination).

The general pattern of the lower molariforms is similar to *Stromaphorus* and *Sclerocalyptus*, with a projection which conforms a prominence in the anterior face and a flat-concave surface of posterior face. Caudal tube medium sized, intermediate between *P. benvenutii* (smaller), and *P. rebuffoi* (bigger). The plates which constitute the tube

have diffuse limits between them and their central figure is markedly bigger than the peripheral ones, among which there are a lot of foramina, mainly on the dorsal part. It is distinguished from *Pseudoplohophorus orientalis* and *P. francisi* caudal tubes because it has fewer foramina, the peripheral figures are more evident and numerous, and has less convex plates.

Observaciones. El ejemplar FC-DPV-475 y 595 fue colectado en dos etapas: la primera en el año 1986, en que se recogió una hemimandíbula, húmero, parte de la mano y fragmentos de anillos caudales (FC-DPV-475). En la segunda etapa, en 1991, se exhumaron los restantes restos del ejemplar (FC-DPV-595) que constituye la mayor parte del holotipo de *P. absolutus* n. sp. Curiosamente, no se supo que pertenecieran al mismo ejemplar hasta constatar, luego de haber sido ingresados independientemente al catálogo, que las piezas de FC-DPV-475 articulaban perfectamente con las de FC-DPV-595, no habiendo material homólogo repetido. Las dos tandas de huesos estaban al mismo nivel en la vertical y no parece haber mediado gran erosión entre la primera (1986) y segunda (1991) etapas de extracción, a lo sumo los pocos centímetros en la horizontal que separaban la primera tanda de restos de la segunda. El espécimen FC-DPV-1084 fue colectado cerca del holotipo.

Descripción comparativa

El cráneo (figuras 3.A, B, C; cuadro 1) es robusto y se asemeja globalmente al de *Plohophorus figuratus* Ameghino; tiene los arcos cigomáticos abiertos y muy elevados en norma lateral, a escasos milímetros por debajo del contorno superior craneano. Como sucede en *Pseudoplohophorus benvenutii*, posee un gran espesor de la rama anterior del arco cigomático a nivel de los forámenes suborbitarios. El rostro es ancho y corto y la región occipital amplia y deprimida. En norma dorsal, más de la mitad de su longitud corresponde a la superficie que se desarrolla a partir de las apófisis post-orbitarias hacia atrás. Presenta la caja craneana amplia y de superficie dorsal rugosa. Las crestas lambdoideas conforman un ángulo marcado con la sagital. La región frontal es abultada, con el *tuberculum lacrimae* menos desarrollado que en *Plohophorus* y *Eosclerocalyptus* (= *Hoplophractus*). La constricción posterior al arco cigomático y anterior a la apófisis mastoidea es muy poco marcada al igual que en *P. benvenutii*. Esto lo diferencia mucho del cráneo de los ejemplares de *Sclerocalyptus* y bastante del de los de *Eosclerocalyptus* (= *Hoplophractus*). En estos géneros, la región paraoccipital es también más amplia y consecuentemente la apófisis mastoidea más sobresaliente. En estos caracteres *Pseudoplohophorus* se asemeja más a *Stromaphorus* y *Phlyctaenopyga*. El fora-

men mastoideo está ubicado posteriormente a la apófisis mastoidea, mientras que en el ejemplar FMNH-P14501 de *Eosclerocalyptus* es interno a ésta. Tanto en norma dorsal como ventral muestra una gran similitud con *Pseudoplohophorus benvenutii*, a pesar de que la región occipital de la nueva especie es más amplia. En norma posterior se observan las coanas de contorno subcuadrado y la amplitud y depresión de la región occipital, en cuyo llano hay una cresta central delimitada lateralmente por dos amplias depresiones para la inserción de la musculatura recta del cuello.

De la dentición superior (figuras 3.C y 4.A, cuadro 2) se preservan las series M5 y M8 derechas y M6-8 izquierda y los alvéolos de los restantes dientes. Ambas series se acercan entre sí a nivel del límite M4-M5 y divergen a partir de ese punto, hacia adelante y hacia atrás, al igual que en *P. benvenutii*. El M1 es subcircular y pequeño; el M2 más alargado, parece mostrar ya indicios de lobulación; el M3, es claramente trilobulado, los M4 a M8 presentan una conformación y tamaño similares entre sí. La configuración dentaria general y el tamaño coinciden con la descripción de Castellanos (1954). La morfología de los M5 a M8 muestra una mezcla de caracteres de *Stromaphoropsis scavinoi* Kraglievich (M6 y M7 con el último prisma de la cara posterior marcadamente convexa) y de *P. benvenutii* (prisma anterior de los M5 a M7 con inclinación hacia adentro y adelante y M8 cóncavo en su cara anterior). Este último carácter es propio de muchos de los representantes de la subfamilia como *Sclerocalyptus* y *Panochthus*. El último prisma del M8 posee un surco posteroexterno en su cara posterior, que es principalmente convexa. El mismo patrón se observa en *Sclerocalyptus* y algunos ejemplares de *Glyptodon* y *Glyptotherium*. La dentición superior se asemeja también a la de *Eosclerocalyptus* (= *Hoplophractus*) y difiere notoriamente de la de *Phlyctaenopyga* (M5 a M8). La dentición superior de *Stromaphorus* es desconocida; sólo es posible inferirla a partir de los alvéolos, por lo que no se pudieron efectuar comparaciones adecuadas. La mandíbula (figuras 3.D y 4.B, cuadro 2), de aspecto grácil por su escaso espesor, presenta una longitud total de aproximadamente 20 cm y una altura de 16 cm. La rama montante es amplia y su borde anterior asciende en ángulo recto y luego se inclina hacia adelante. La apófisis coronoides se eleva algo por encima del cóndilo, el que es amplio lateralmente y muy estrecho anteroposteriormente. El margen incisivo está separado del m1 aproximadamente por 2,5 cm; la sínfisis tiene una longitud de unos 8 cm y su límite posterior está a nivel del borde posterior del m3. Las ramas horizontales son subparalelas y de mediana altura, presentando un margen alveolar sub-horizontal y su borde ventral muy convexo. El límite posterior del m8 se localiza al mismo nivel que la escotadura

Cuadro 2. Medidas de la mandíbula y dentición (mm) de *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. FCDPV-475 y 495 / *Mandible and dentition measurements (m mm) of Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. FCDPV-475 y 495.

		Longitud	Ancho
Longitud serie dentaria	135		
Altura a nivel m4	55		
Máximo espesor a nivel m4	16		
m1		5,5	5,3
m2		11	6
m3		16,2	7,2
m4		17,4	8,3
m5		19	9
m6		10	
m7		18,5	10
m8		18	10
M5		18	10,5
M6		18,5	10,8
M7		17	11,9
M8		15,4	10,5

que separa la apófisis coronoides del cóndilo mandibular.

La dentición inferior (figura 4.B, cuadro 2) presenta un patrón similar a la dentición superior con el m1 de sección subcircular a partir del cual, los elementos de la serie se alargan progresivamente y tienden a hacerse más claramente trilobulados, adquiriendo un tamaño y configuración uniformes a partir del m5. Los m3 - m8 se caracterizan por poseer una proyección del borde anterior que contrasta con la forma trunca del posterior. En el holotipo la dentición inferior está casi completa a excepción del m6 y lóbulo posterior del m5 derechos.

El húmero, de aproximadamente 20 cm de longitud, es algo más corto y grácil que el húmero de *P. rebuffoi* (MPM-880). Las crestas son más acentuadas. La mano izquierda está casi completa, presentando pisi-forme, cuneiforme, lunar, escafoide, trapecio, magno y unciforme. Posee los metacarpianos III, IV y V, la 2a. falange ungueal del dedo II; la 1a. y 2a. falanges del dedo IV, y la falange ungueal del dedo V presenta cinco sesamoideos.

El atlas se asemeja al de *Eosclerocalyptus planus*, aunque es menos robusto y, al igual que el de *Plohophorus figuratus*, tiene las facetas cefálicas más desarrolladas (altura: 53,5 mm, diámetro en las facetas cefálicas: 67 mm, diámetro transversal del agujero neural: 31 mm, diámetro vertical del mismo en su parte anterior: 32 mm). El axis tiene una apófisis odontoides sobresaliente y bastante aguda, se asemeja también a la de *E. planus* aunque es relativamente más larga (longitud: 69 mm; diámetro anteroposterior de la apófisis espinosa: 33 mm; ancho a nivel de la articulación anterior: 53,5 mm; ancho anterior del foramen raquídeo: 23,5 mm; altura anterior del foramen raquídeo: 22,5 mm; ancho posterior del foramen raquídeo: 30 mm; altura posterior del foramen raquídeo: 19 mm). Las vértebras sacras son amplias trans-

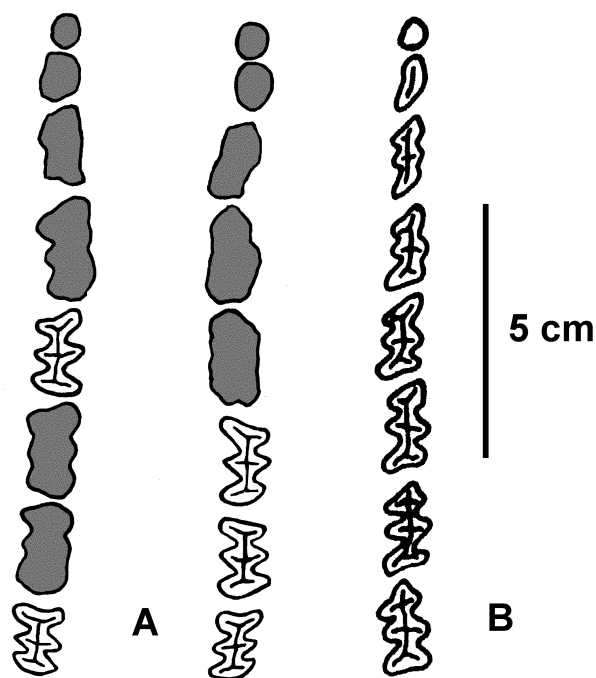


Figura 4. *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp.: FCDPV-475 y 595 (Holotipo / Holotype), A, series dentarias y alveolares superiores / upper dentary and alveolar series; B, serie dentaria inferior izquierda / left lower dentary series.

versalmente y la pelvis es amplia y constituida por huesos de escaso espesor.

El escudo cefálico está representado por la placa central posterior, 3 placas laterales derechas, la más grande de las cuales articula con la primera, y una placa probablemente anterior. Su configuración difiere notoriamente de la de *Phlyctaenopyga ameghini* que prácticamente carece de ornamentación y de *Plohophorus figuratus* que es muy ornamentado. Su patrón se asemeja al de *Eosclerocalyptus planus*. La placa central posterior es similar en tamaño a la homóloga de *P. benvenutii*, aunque a diferencia de ésta, posee su mayor diámetro transversal anterior, mientras que en la citada especie los diámetros anterior y posterior son idénticos. Se diferencia de *P. rebuffoi* porque esta especie posee una clara asimetría en la configuración del escudo cefálico, sobre todo la placa central posterior. Se diferencia de *P. benvenutii* y se asemeja a *P. rebuffoi* por poseer plaquitas externas laterales articulando con las mayores laterales a la placa central posterior (Castellanos, 1954). Todas las placas se asemejan a las de *E. planus* en el patrón general de poseer una superficie porosa rodeando los bordes y zonas circulares centrales rugosas. Estas rugosidades se ven atenuadas a nivel de las placas más pequeñas cuya configuración se asemeja a la de "*Hoplophractus tapinocephalus*" Cabrera.

Para la coraza (figuras 3.E, F), a pesar de no estar completa, puede estimarse una longitud total de en-

tre 95 cm y 1 m, tamaño intermedio entre *Stromaphorus compressidens* y *Eosclerocalyptus planus*. Las placas que la componen se agrandan desde adelante, donde las más pequeñas miden 15,5 mm de diámetro, hacia la zona lumbar, donde adquieren su mayor diámetro (43,5 mm). Desde allí, las últimas filas se van reduciendo, hasta que en la última llegan a 27,5 mm. Las placas dorsales aledañas al plano sagital son subhexagonales, desde las filas más anteriores hasta la zona media-lumbar; en las últimas filas se hacen subcuadradas. La zona anterior lateral posee placas pequeñas y subromboidales y la zona pleural placas subrectangulares de diámetro mayor promedio de 36 mm. En cada placa la figura central ocupa la mayor parte de la superficie y las figuritas periféricas son pequeñas. En las placas ubicadas sobre el plano sagital la figura central es subcircular y hacia los lados (zona pleural) se va haciendo más elíptica a diámetro mayor anteroposterior, acompañando la forma rectangular de la placa. El máximo número de figuritas periféricas se da en las placas de la zona lumbar (entre 13 y 15) y el mínimo número (entre 3 y 4) de éstas en las primeras filas anteriores, sobre la zona lateral. En la zona anterior dorsal hay entre 12 y 13 de estas figuritas y en la zona media pleural entre 12 y 14. En la última fila están mal definidas, pudiéndose calcular alrededor de 4 sólo sobre el borde anterior y agujeros de regular tamaño entre éstas (o sustituyéndolas). En la zona pleural, las figuritas periféricas anteriores son mayores que las posteriores y las superiores e inferiores muy pequeñas y alargadas. En la parte anterior de estas placas puede haber dos filas de periféricas (figura 3.F). En el conjunto de la coraza pueden distinguirse los siguientes patrones de cambio: 1) un aumento del tamaño de la placa desde adelante y desde atrás hacia las zonas media lumbar y pleural media posterior; 2) la superficie de las figuras y figuritas se hace progresivamente más convexa hacia atrás; 3) siempre existe una sola fila de figuritas periféricas a excepción de las placas posteriores de la zona pleural, en que puede haber dos y 4) el espesor de la coraza aumenta desde adelante hacia atrás y de los costados hacia la zona media.

Los patrones descritos coinciden con los establecidos previamente para la coraza en las especies definidas como *Pseudoplohophorus benvenutii* y *P. rebuffoi* y algunos permiten distinguirlos de otros representantes de la subfamilia: de *Eosclerocalyptus* (= *Hoplophractus*) por el mayor número y menor tamaño relativo de las figuritas periféricas; de *Stromaphoropsis scavinoi*, *Stromaphorus*, *Phlyctaenopyga* y *Plohophorus*, por poseer una sola fila (parcialmente dos sólo en algunas placas de la zona pleural) de figuritas periféricas.

El tubo caudal (figura 5) posee una longitud total de 34 cm considerando el último anillo soldado, un

diámetro transversal a nivel de los límites anteriores de las placas apicales de 64 mm y uno dorso-ventral, al mismo nivel, de 54,5 mm. Posee un máximo diámetro transversal a nivel del último anillo soldado de 89 mm y uno máximo trasverso, al mismo nivel de 102 mm. El tubo parece estar algo comprimido lateralmente a este nivel. Las placas que constituyen el tubo tienen límites difusos entre sí y sus figuras centrales son de gran tamaño en relación al de las periféricas, a veces inexistentes o sustituidas por orificios. Como máximo existe una sola hilera de periféricas entre dos figuras centrales de placas contiguas. Desde atrás hacia adelante se distinguen dos grandes figuras terminales elípticas separadas en la parte apical dorsal por una fila de figuritas periféricas y en la ventral por un surco con pequeños orificios. En vista lateral se observan 4 placas hacia adelante. La más distal dividida en dos, una arriba y otra abajo, las cuales están tan separadas en el lado izquierdo que permiten que la penúltima placa lateral contacte con la placa apical del mismo lado. Esto hace que la longitud ocupada por las placas laterales sea mucho menor que en otras especies del género, ocupando menos de la mitad de la longitud total del tubo. En *P. rebuffoi* y *P. benvenutii* esta dimensión es superior a la mencionada longitud total (Castellanos, 1954). Así es que por delante de la primera placa lateral, hay 5 filas de placas por delante del último anillo soldado, mientras que en *P. benvenutii* hay sólo dos y en *P. rebuffoi* tres. Otra posibilidad es considerar a la 1a. lateral como doble (figura 5.C), en cuyo caso las placas laterales ocuparían aproximadamente la mitad de la longitud del tubo y las filas de placas ubicadas entre éstas y el último anillo soldado serían 4. Considerando este último esquema, las placas que quedan entre las laterales serían dorsalmente 24 y ventralmente 25. La primera fila anterior a las laterales tiene 12 placas, la 2da., 13, la 3ra., 14 y la 4ta., 13. El último anillo, soldado al tubo, tiene 15 placas en cada fila. A lo largo de la franja media dorsal del tubo se observan abundantes orificios circulares entre las figuritas periféricas. También se pueden observar estos orificios esporádicamente a los lados y en la zona ventral. El diámetro transversal de las figuritas periféricas se hace cada vez más reducido desde el dorso hacia el vientre del tubo, donde los surcos ubicados entre las figuras centrales son muy reducidos, sobre todo hacia el ápex. El tubo caudal tiene similitudes con el de *Pseudoplohophorus orientalis* y *P. francisi* por presentar forámenes de gran tamaño, sobre todo en la parte dorsal y la zona ocupada por las placas laterales reducidas (aproximadamente la mitad de la longitud del tubo), pero se diferencia de los de estas especies por poseer menor cantidad de orificios, figuritas periféricas más evidentes y placas menos convexas (Castellanos, 1926; Mones, 1970).

Estratigrafía y edad

El material descrito proviene de la Formación Camacho (Goso y Bossi, 1966). De acuerdo a su caracterización litoestratigráfica original, ésta coincide en parte con lo que Francis y Mones (1965) denominan Formación Kiyú.

De la revisión de ambas unidades (Perea y Martínez, 2004), lo que se definiera originalmente como "Areniscas de Camacho" (Caorsi y Goñi, 1958), en parte equivalentes a la Formación Camacho (Goso y Bossi, 1966), definida para el Departamento de Colonia, incluye dos miembros, de los cuales el inferior (Miembro San Pedro *sensu* Martínez, 1994 y Perea y Martínez, 2004) caracterizado por pelitas, se correlaciona litoestratigráficamente con la Formación Kiyú (Francis y Mones, 1965), definida en el límite de Departamento de San José. Es así que la Formación Camacho estaría compuesta por el miembro descrito y otro miembro superior (Miembro Cerro Bautista *sensu* Martínez, 1994 y Perea y Martínez, 2004), más arenoso, cuyas mejores exposiciones se dan en el Cerro Bautista cerca de la ciudad de Carmelo. Atendiendo a esta nueva división, dicha formación estaría abarcando entonces facies pelíticas basales y facies arenosas cuspidales, ambas dispuestas en gran parte de la franja costera de los Departamentos de San José y Colonia (figuras 1 y 2), pero cuyo contacto se observa en las barrancas de San Juan en el Departamento de Colonia (Martínez, 1994; Perea y Martínez, 2004). Esta división fue ya vislumbrada por Serra (1943).

Es de destacar que en el Departamento de San José la Formación Camacho sólo está representada por las facies pelíticas (figura 2) sobre las cuales sobreyace la Formación San José, definida por Francis y Mones (1965) e indistinguible de la Formación Raigón (Goso y Bossi, 1966), de probable edad Plioceno-Pleistoceno inferior y medio (Tambussi *et al.*, 1999; McDonald y Perea, 2002).

Las facies basales de la Formación Camacho incluyen una biozona cuyo representante mejor conocido es *Pseudoplohophorus*. Esta biozona, definida como "Biozona de *Stromaphoropsis*" (Perea, 1993; Perea *et al.*, 1994) y redefinida y revisada en el presente artículo, se extiende a lo largo de la franja costera del río de la Plata en parte de los departamentos de San José y Colonia. La abundante mastofauna integrada a esta biozona tiene afinidades "huayqueriense-mesopotamienses" según Perea *et al.* (1994, 1996) y Perea y Scillato-Yané (1995). La "Edad-mamífero" Huayqueriense (*sensu* Pascual *et al.*, 1966), asignada al Mioceno tardío, está representada clásicamente en sedimentos de las provincias de Buenos Aires, La Pampa, Catamarca y Mendoza en la República Argentina (Pascual *et al.*, 1966; Zetti, 1972; Marshall *et al.*, 1983; Marshall y Cifelli, 1991).

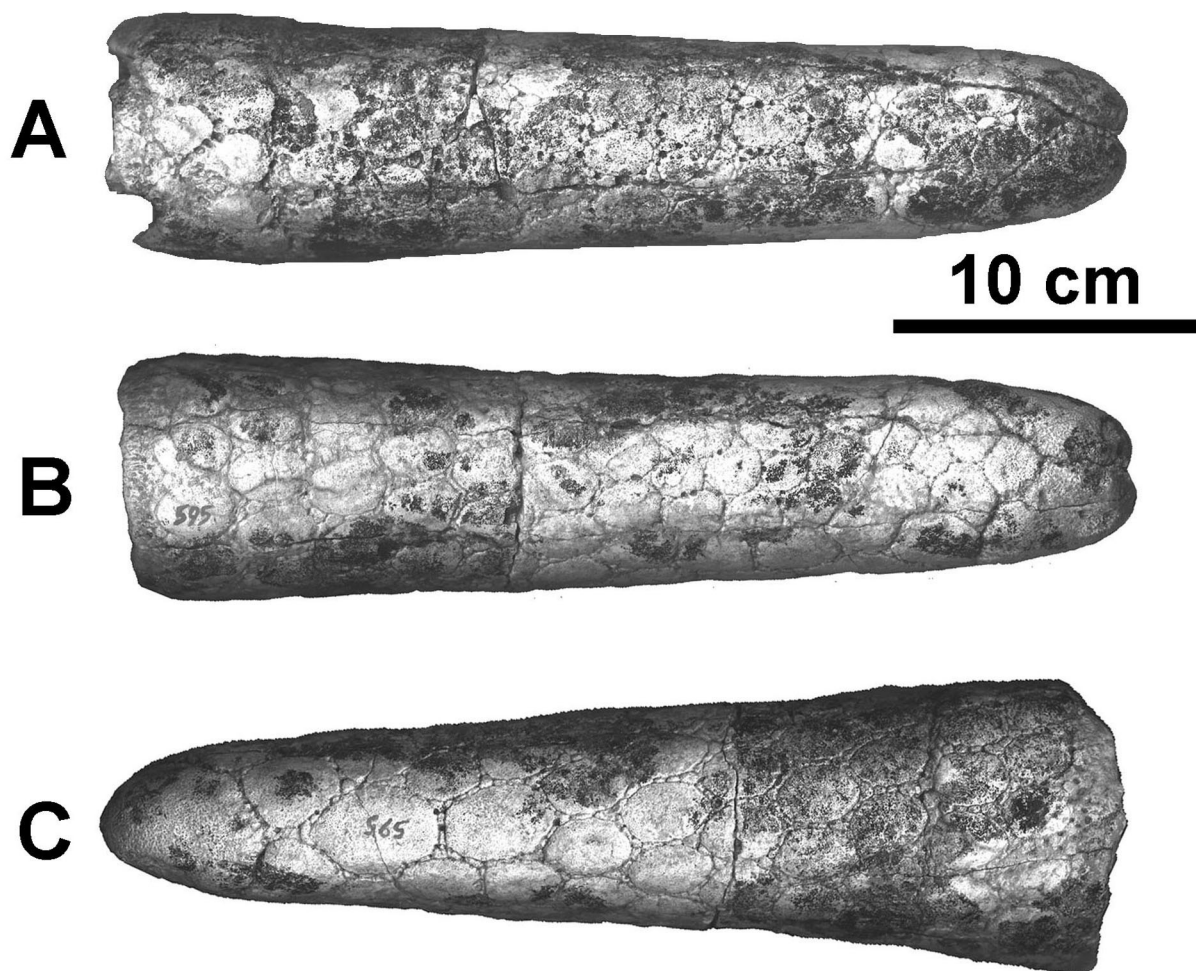


Figura 5. *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp.: FCDPV-475 y 595 (Holotipo / Holotype), Tubo caudal / caudal tube, **A**, vista dorsal / dorsal view; **B**, vista ventral / ventral view; **C**, vista lateral / lateral view.

Según Cione *et al.* (2000) el término “Piso Mesopotamiense” o “Mesopotamiense” es considerado inválido y es equivalente al “Conglomerado osífero” de la Formación Ituzzaingó, cuya fauna terrestre sugiere una edad Huayqueriense. La base de esta edad se ubica según Flynn y Swisher (1995) en los 9 Ma (Tortoniano).

Discusión

Evolución, sistemática y paleobiogeografía

Los Glyptodontoidea muy probablemente surgieron a partir de Dasypodidae (Hoffstetter, 1958; Paula Couto, 1979) en el Paleoceno-Oligoceno. Los restos más antiguos indudablemente pertenecientes a esta superfamilia datan del Mustersense y Deseadense argentinos (Ameghino, 1897, 1902; Scillato-Yané, 1977). Los cambios que parecen haber mediado entre gliptodontes y sus antecesores dasipodoideos parecen coincidir con patrones macroevolutivos de heterocronía y heterotopía (Alberch *et al.*, 1979; McKinney y Gittleman, 1995; Zelditch y Fink, 1996). En el marco de un patrón de hipermorfosis (Alberch *et al.*, 1979; Gould, 1980; McNamara, 1988) el aumento de tamaño, junto con la gran osificación y la particular configuración del aparato masticatorio con un desplazamiento de la dentición hacia atrás y una concomitante elevación del cráneo y mandíbula, son caracteres que en los gliptodontes pueden haber surgido por aceleración de algunas etapas del desarrollo de sus probables ancestros.

Los caracteres craneanos y dentarios son de gran valor para la sistemática de mamíferos como lo demuestran los numerosos trabajos de osteología comparada en grupos actuales y fósiles. En el caso particular de los Cingulata, se suman también los caracteres del exoesqueleto, los cuales tienen un elevado valor diagnóstico (Burmeister, 1879; Ameghino, 1889,

Los caracteres craneanos y dentarios son de gran valor para la sistemática de mamíferos como lo demuestran los numerosos trabajos de osteología comparada en grupos actuales y fósiles. En el caso particular de los Cingulata, se suman también los caracteres del exoesqueleto, los cuales tienen un elevado valor diagnóstico (Burmeister, 1879; Ameghino, 1889,

Hoffsteter, 1958; Paula Couto, 1979). Las principales dificultades taxonómicas surgen cuando el grado de variabilidad de los caracteres craneanos no se ve acompañado por el correspondiente de los caracteres exoesqueléticos. Es así que el cambio evolutivo de uno no implica necesariamente la variación del otro, existiendo distintas tasas de diferenciación morfológica o tendencias según la región del esqueleto que se trate. En el caso particular de los Sclerocalyptinae resulta muy difícil proponer hipótesis sistemáticas robustas sin tener material del cráneo asociado al esqueleto externo.

Los Sclerocalyptinae neógenos no se encuentran al margen de esta condición que afecta a los restantes gliptodontes. El agrupamiento de ciertos géneros definidos para la Argentina a base de material craneano asociado a coraza y tubo caudal, surge en forma relativamente clara. Teniendo en cuenta las pocas diferencias observadas se propone la sinonimia de *Hoplophractus* Cabrera y *Eosclerocalyptus* C. Ameghino. Las diferencias que existen a nivel craneano (sobre todo altura de las coanas) y a nivel de la coraza (presencia/ausencia de concavidad de las figuras centrales y figuritas periféricas de las placas) se condicen mejor con una diferenciación de carácter específico. Cabrera (1944), basa parte de su distinción genérica en la altura y estrechez craneana de *Eosclerocalyptus* respecto de *Hoplophractus*, sin embargo reconoce que los cráneos del primero que observó para comparar, se encontraban comprimidos (deformados) por la presión de los sedimentos, hecho que fue confirmado por la observación directa del material por parte del autor del presente artículo. Esta homogeneidad entre ambos géneros, que surge principalmente del análisis morfológico cualitativo, se ve confirmada por análisis fenéticos de agrupamiento y ordenación basados en dimensiones craneanas (figuras 6 y 7). "*Hoplophractus*" *proximus* Cabrera y *Eosclerocalyptus* poseen una figura central rodeada de un promedio de 9 periféricas en la franja central de la coraza (8 a 10 en el primero y 7 a 10 en el segundo). "*Hoplophractus*" *tapinocephalus* Cabrera presenta de 8 a 11 figuritas en cada placa de la misma región. En todos ellos el relieve de las figuras es poco acentuado, la figura central puede ser plana o cóncava y las figuritas periféricas son proporcionalmente más grandes que las homólogas de *Pseudoplohophorus*, *Stromaphoropsis*, *Phlyctaenopyga* y *Stromaphorus*, en relación a la central.

El único material asignado a "*Hoplophractus*" (vide Marshall y Patterson, 1981) que presenta cráneo asociado a coraza y tubo caudal es el ejemplar FMNH-P14501. Según los citados autores, el tubo caudal de este ejemplar difiere del MLP-29-X-10-32, asignado a *H. proximus* con dudas por Cabrera (1944), pero no describen las diferencias. La observación por nuestra parte de fotografías de dicho

ejemplar permitió identificar muchas similitudes con *Eosclerocalyptus*.

Las similitudes a nivel craneano y de ornamentación del exoesqueleto observadas entre los ejemplares tipo de *Pseudoplohophorus benvenutti* y de *P. absolutus* n. sp., con caracteres exclusivos y diagnósticos, permiten confirmar la robustez taxonómica de este género. Esto se ve apoyado por el análisis numérico efectuado, en donde tanto en las técnicas de agrupamiento, como de ordenación, estos dos ejemplares están más cercanos entre sí, que de cualquier otro del conjunto analizado (figuras 6 y 7).

Los tubos caudales de ambas especies muestran similitudes entre sí y con el neotipo de *Pseudoplohophorus orientalis*. A su vez, los especímenes descritos por Kraglievich (1932), como ? "*Stromaphoropsis*" *scavinoi* (MB-2257) y "*Stromaphoropsis*" *coloniensis* y por Castellanos (1954) como *S. rebuffoi*, poseen caracteres que se condicen con el patrón de variabilidad observado en los tubos caudales aquí considerados como *Pseudoplohophorus*.

Stromaphoropsis se considera un género válido, con la única especie *S. scavinoi* Kraglievich, representada por el ejemplar MB-2189, caracterizado por poseer las placas de la región media lumbar con dos filas de figuritas periféricas.

De acuerdo con Cabrera (1944) la diferencia entre *Stromaphorus* y *Phlyctaenopyga*, aparte del tamaño, es que desde la octava fila a partir del borde posterior, las figuras centrales son abultadas en el último, mientras que en el primero, son algo menos abultadas y se dan en las 5 ó 6 últimas filas. En *Phlyctaenopyga*, en la zona media lumbar existen entre 4 y 7 figuritas periféricas entre las figuras centrales, mientras que en la misma región de *Stromaphorus* hay de 3 a 5 figuritas entre las figuras centrales.

En *Plohophorus* la coraza tiene una figura pequeña central plana o levemente excavada alrededor de la cual hay 2 ó 3 hileras de figuritas periféricas pequeñas, similar a *Nopachthus* y a algunas regiones de la coraza de *Panochthus*. *Stromaphoropsis* presenta un número de figuritas periféricas intermedio (11 a 18) entre *Eosclerocalyptus* (= *Hoplophractus*) y *Pseudoplohophorus*, con un número menor por un lado, y *Stromaphorus*, *Phlyctaenopyga* y *Plohophorus*, con mayor número de figuritas periféricas por otro.

La relación del diámetro transversal del promedio de las figuritas periféricas con el diámetro de la figura central, es mayor en *Eosclerocalyptus* (= *Hoplophractus*) y *Sclerocalyptus* que en *Stromaphorus*, *Phlyctaenopyga*, *Plohophorus*, *Pseudoplohophorus* y *Stromaphoropsis*. Esta relación se correlaciona positivamente con la análoga observada para las figuras de tubos caudales en los casos comparables.

La configuración muy variable y frecuentes asimetrías observadas en el escudo cefálico y tubo cau-

dal de Cingulata puede deberse a diferencias individuales. La observación de ejemplares de dasipódidos actuales dio como resultado diferentes grados de asimetrías en todos los ejemplares, sobre todo a nivel de estuche caudal y escudo cefálico. En varios casos hay multiplicación (o división) de placas. Las asimetrías son más perceptibles cuando están cercanas al plano sagital, pero se han observado algunas distales en el caparazón dorsal, incluso en las bandas móviles (6 de un lado y 7 del otro en algunos especímenes de *Dasypus*). Los anillos caudales varían en número, sobre todo en *Dasypus novemcinctus* Linnaeus y *Euphractus sexcinctus* (Linnaeus). También el número de bandas móviles es variable (sobre todo en *Dasypus*). En el único ejemplar de *Zaedyus pichi* (Desmarest) observado (97-DPFC.COMP), se constataron asimetrías en los escudos cefálico y pélvico. También están citadas este tipo de asimetrías en *Chlamyphorus* (Yepes, 1931). Mc Bee y Baker (1982) citan un patrón asimétrico de placas óseas dérmicas caracterizando a Dasypodinae.

En Glyptodontidae las asimetrías parecen ser bastante comunes, sobre todo a nivel del tubo caudal. Cabrera (1939, 1944) describe diferentes grados de asimetría en tubos caudales de los géneros de Sclerocalyptinae por él estudiados. En ningún caso considera las asimetrías como carácter taxonómico, sino como producto de la variación individual. Gillette y Ray (1981) mencionan marcada asimetría en el penúltimo anillo caudal de *Glyptotherium arizonae* Gidley, aunque sólo consideran para la distinción específica a base de caracteres caudales el tamaño y desarrollo de tubérculos. El número de anillos caudales es variable en *Glyptotherium*. Gillette y Ray (1981) no identifican asimetrías para la diagnosis de las especies de este género ni para la distinción genérica. Kraglievich (1932) no menciona asimetrías de ningún tipo en el momento de diferenciar tubos caudales de diferentes géneros y especies. Fariña (1981) distingue géneros dentro de la tribu Plohophorini a base de la asimetría del tubo caudal. Mones (1987: 501) considera "asimetría más o menos marcada" del tubo caudal para la diagnosis del género *Uruguayurus*. Castellanos (1926) no incluye asimetrías en la distinción de géneros y especies, a pesar de que la menciona en la descripción del tubo de *Urotherium simplex* Castellanos. Pascual *et al.* (1966) sólo mencionan para la diagnosis genérica, asimetría apical de *Urotherium simplex*. Paula Couto (1979) minimiza el valor sistémico de los tubos caudales en Glyptodontidae.

El carácter intergenéricamente menos variable en tubos caudales de Sclerocalyptinae es la relación entre el diámetro transversal de las figuritas periféricas de las placas respecto del tamaño de la figura central y esto aparenta estar correlacionado con el mismo carácter en la coraza. Géneros con figuritas periféricas

de la coraza pequeñas como *Stromaphorus*, *Phlyctaeonopyga*, *Stromaphoropsis* y *Pseudoplohophorus*, poseen tubos caudales con estas figuritas muy estrechas respecto de la figura central. Géneros como *Eosclerocalyptus* (= *Hoplophractus*), *Sclerocalyptus* y *Plohophorus*, poseen figuritas periféricas de la coraza más amplias respecto de la figura central y las figuritas del tubo anchas. Como en los tubos caudales no existen figuritas periféricas supernumerarias, resulta especulativo entonces proponer nuevos géneros y especies a base de este tipo de restos aislados.

Bioestratigrafía y paleoambientes

Los depósitos neógenos aflorantes en la costa del Departamento de San José, en particular en las barrancas de Kiyú y Arazatí, han aportado gran cantidad de restos de mamíferos que reflejan muy diversas edades. El primero en efectuar un análisis pormenorizado de estos restos, en particular de aquéllos provenientes de la localidad de Kiyú (Barrancas de San Gregorio), fue Kraglievich (1932), quien identificó esta unidad con el "Piso Mesopotamiense". Muchos de estos restos fueron hallados removidos en la plataforma de abrasión de dichas playas y su procedencia estratigráfica es imprecisa por el hecho de que en esas localidades se superponen por lo menos dos unidades litoestratigráficas. En la base se encuentra la Formación Camacho. De los taxones de mamíferos registrados en esta unidad, *Pseudoplohophorus* y *Lagostomopsis* son abundantes y comunes en las áreas más fosilíferas de las localidades de Arazatí y Kiyú. El primer género muestra mayor abundancia de ejemplares y mejor calidad en su registro. Ha sido descrito cráneo, coraza y tubo caudal asociados, procedentes de la localidad de Kiyú (Castellanos, 1954) y aquí se describen elementos homólogos a éstos también asociados, provenientes de Arazatí, además existen otros restos asignables a este taxón procedentes de ambas localidades. Sin duda, se trata del mamífero más representativo de la Formación Camacho, caracterizando una biozona a través de gran parte de esa unidad.

Biozona de *Pseudoplohophorus absolutus*-*Kiyutherium orientalis*

Definición. Zona de Asociación caracterizada por la presencia de dichos taxones y *Proeuphractus limpidus* Ameghino, *Kraglievichia paranensis* (Ameghino), *Stromaphoropsis scavinoi* Kraglievich, *Pseudoplohophorus benvenutii* (Castellanos), *P. rebuffoi* (Castellanos), *Berthawyeria gracilis* Castellanos, *Prododidurus wyleri* Castellanos, *Pronothrotherium mirabilis*

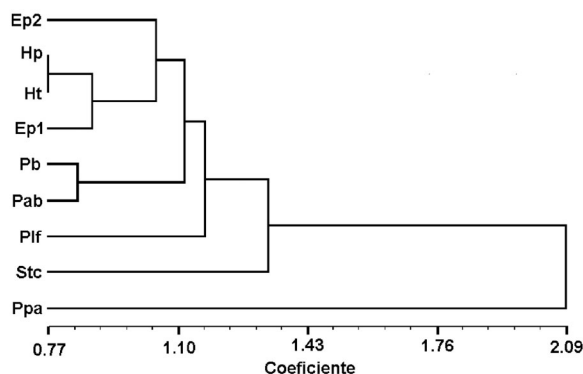


Figura 6. Fenograma basado en una matriz de medidas craneanas (ver Cuadro 1) estandarizadas de ejemplares de Sclerocalyptinae utilizando el método de agrupamiento UPGMA (Rohlf, 2000) / phenogram based on standardized cranial measurements (see Table 1) of specimens of Sclerocalyptinae using the UPGMA clustering method (Rohlf, 2000). Ep1: *Eosclerocalyptus planus* (holotipo / holotype, MACN-4853); Ep2: *E. planus* (MLP 29-X-10-24); Hp: *Hoplophractus proximus* (holotipo / holotype, MLP 31-XI-12-19); Ht: *H. tapinocephalus* (holotipo / holotype, MLP 37-III-7-7); Pab: *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. (holotipo / holotype, FCDPV-475 y 595); Pb: *P. benvenutii* (holotipo / holotype, MMC-888); Plf: *Plohophorus figuratus* (MACN-7844); Ppa: *Phlyctaenopyga ameghini* (holotipo / holotype, MLP 29-X-10-1); Stc: *Stromaphorus compressidens* (MLP 29-X-8-1).

(Kraglievich), *Pliomorphus ameghinoi* Kraglievich, *Ranculus*, *Anchimys*, *Isostilomys intermedius* Mones y Castiglioni, *Lagostomopsis* Kraglievich, *Dinotoxodon paranensis* (d'Orbigny y Laurillard), *Toxodontherium*, *Xotodon*, *Scalabrinitherium* y *Saurocetes argentinus* Ameghino.

Estratotipo y perfil tipo. Miembro San Pedro de la Fm. Camacho, a 50 cm de la plataforma de abrasión, en la localidad de Arazatí, Departamento de San José. **Edad.** Mioceno tardío, Huayqueriense (Tortoniano). La cronozona de *Pseudoplohophorus absolutus*-*Kiyutherium orientalis* se extendería a la totalidad del nivel de pelitas inferiores de la Fm. Camacho (*sensu* Goso y Bossi, 1966), correspondientes a su Miembro San Pedro (*sensu* Perea y Martínez, 2004) y a la Fm Kiyú (*sensu* Francis y Mones, 1965), aflorantes en las costas de los Departamentos de Colonia y San José.

Observaciones. *Pronothrotherium mirabilis*, *Scalabrinitherium* y *Toxodontherium* también se registran en en el "Conglomerado osífero" de la Fm. Ituzaingó y en la Fm. Andalhualá (Argentina) (Perea *et al.*, 1994). *Proeuphractus limpidus*, *Kraglievichia paranensis*, *Pliomorphus ameghinoi*, *Dinotoxodon paranensis* y *Saurocetes argentinus* en la Fm. Ituzaingó, y *Ranculus* en esta última y dudosamente en sedimentos asignados al "Huayqueriense-Montehermosense" de Brasil (Rancy *et al.* 1989; Perea y Scillato-Yané, 1990). Por lo tanto se sugiere la correlación temporal con estas unidades.

Pseudoplohophorus, como ya se observó, sinónimo en parte de *Stromaphoropsis* y de *Teisseiria*, se reconoce hasta el momento como endémico del Uruguay,

aunque muestra afinidades con el material muy fragmentario que tipifica a *Coscinocercus* de la Formación Epecuén (de "Edad-mamífero" Huayqueriense) de Argentina (Cabrera, 1939; Zetti, 1972), el cual según Castellanos (1939) es sinónimo de *Teisseiria*. Entre estas similitudes este autor destaca la abundante presencia de poros y las figuritas periféricas estrechas. Lamentablemente, la información que se tiene de éstos es hasta el momento muy escasa como para adelantar hipótesis de sinonimia con los restos de Uruguay. Entre los mamíferos registrados en esta biozona, *Kiyutherium orientalis* Francis y Mones constituye un argumento para proponer su correspondencia con el Huayqueriense (Mioceno tardío). Fuera del Uruguay este taxón o una forma muy afín ha sido descrito para el Huayqueriense de Argentina (Pascual y Bondesio, 1982; 1985; Dozo *et al.*, 2002) y la "Fauna Local" Río Acre, Huayqueriense de Perú y Brasil (Frailey, 1986).

De acuerdo a la información general recabada en trabajos de síntesis sobre fauna terciaria (Pascual *et al.*, 1996; Marshall *et al.*, 1983; Bondesio, 1986; Flynn y Swisher, 1995; Cione *et al.*, 2000), mas los datos que surgen de bibliografía más específica, comentada para cada taxón particular, se desprende una afinidad Huayqueriense-"Mesopotamiense" de los mamíferos registrados en la Formación Camacho (Perea *et al.*, 1994, 1996). Los datos son aún insuficientes y no se han hallado fósiles guía del Huayqueriense en esta formación, a no ser por la ya comentada probable relación de *Coscinocercus* con *Pseudoplohophorus* (Cabrera, 1939; Castellanos, 1939). *Lagostomopsis*, por su amplia distribución estratigráfica, no aporta datos importantes a los efectos de la cronoestratigrafía de la Formación Camacho. *Lagostomopsis* es un taxón representado en el Montehermosense y Chapadmalalense de Argentina y *L. petrichodactyla* (Rovereto) corresponde a los depósitos del "Araucanense s. str." (Pascual *et al.*, 1966; Marshall *et al.*, 1983). Muchos de los taxones son exclusivos o casi exclusivos de la Formación Camacho y del "Mesopotamiense" argentino, unidad informal que se corresponde con la base de la Fm. Ituzaingó según Aceñolaza (1976) y Cione *et al.* (2000). Entre ellos se destacan *Pliomorphus ameghinoi*, *Proeuphractus limpidus*, *Kraglievichia paranensis*, *Anchimys* cf. *marshi* (Ameghino), *Dinotoxodon paranensis* y *Saurocetes argentinus* (*vide* Mones y Castiglioni, 1979; Perea *et al.* 1994; Perea y Scillato-Yané, 1995). Otros taxones registrados en la Formación Camacho son *Pronothrotherium mirabilis*, *Scalabrinitherium* y ?*Toxodontherium* (*vide* Mones, 1976; Perea, 1988; Verde y Perea, 1992). Estos están citados además de la Formación Ituzaingó, para depósitos "Araucanenses" equivalentes a las Formaciones Andalhualá (Huayqueriense) y Chiquimil (?Chasi-quense) (Kraglievich, 1931; Riggs y Patterson, 1939; Simpson, 1974; Marshall y Patterson, 1981; Butler *et al.*,

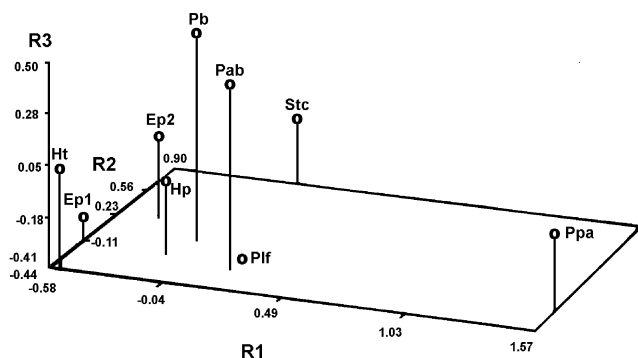


Figura 7. Gráfico mostrando los resultados del análisis de componentes principales basado en una matriz de medidas craneanas (ver Cuadro 1) estandarizadas de algunos ejemplares de Sclerocalyptinae / graphic showing the results of the principal component analysis based on standardized cranial measurements of some Sclerocalyptinae specimens. Ep1: *Eosclerocalyptus planus* (holotipo / holotype, MACN-4853); Ep2: *E. planus* (MLP 29-X-10-24); Hp: *Hoplophractus proximus* (holotipo / holotype, MLP 31-XI-12-19); Ht: *H. tapinocephalus* (holotipo / holotype, MLP 37-III-7-7); Pab: *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. (holotipo / holotype, FCDPV-475 y 595); Pb: *P. benvenuttii* (holotipo / holotype, MMC-888); Plf: *Plohophorus figuratus* (MACN-7844); Ppa: *Phlyctaenopyga ameghini* (holotipo / holotype, MLP 29-X-10-1); Stc: *Stromaphorus compressidens* (MLP 29-X-8-1).

1984; Bondesio, 1986; Verde y Perea, 1992; Perea *et al.*, 1994). *Ranculcus*, descrito para la Formación Camacho por Perea y Scillato-Yané (1990), se halló además en la Formación Ituzaingó y con dudas en depósitos miopliocénicos de Acre en Brasil (Rancy *et al.*, 1989). Los demás taxones de mamíferos claramente procedentes de la Formación Camacho, son exclusivos del Uruguay. Tales los casos de *Pseudoplohophorus*, *Stromaphoropsis*, *Berthawyeria gracilis*, *Prodoedicurus wyleri*, *Isostilomys intermedius* y *Xotodon cf. smaltatus* (vide Kraglievich, 1932; Castellanos, 1939, 1954; Mones, 1976; Mones y Castiglioni, 1979). Muchos fósiles hallados rodados en la plataforma de abrasión aledaña a las barrancas costeras del Departamento de San José (figuras 1 y 2) probablemente representen una mezcla de elementos de la Formación Camacho con otros procedentes de depósitos suprayacentes. Entre ellos se destacan *Pseudoplohophorus berroi* (Kraglievich) (véase Sistemática), *Castellanosia establei* Kraglievich, *Eomegatherium nanum uruguayense* Kraglievich, *Pliomorphus* aff. *robustus* Ameghino, *Menilaus berroi* Kraglievich, *Toxodontherium listai* Kraglievich, *Palaeotoxodon parnensis* (d'Orbigny y Laurillart), *Xotodon smaltatus* Kraglievich, *Berroia gregoriense* Kraglievich, *Scalabrinitherium ferrerai* Kraglievich, *Oxyodontherium zeballosi* Ameghino (vide Kraglievich, 1932), *Trigodon* aff. *gaudryi* Ameghino, *Pseudoplohophorus francisi* Mones (vide Mones, 1967; 1970). Dados el gran endemismo y el estado fragmentario de gran parte de estos restos, junto a la imprecisa procedencia estratigráfica más arriba señalada, resulta poco conveniente tener en cuenta este

conjunto al momento de establecer inferencias bioestratigráficas. Globalmente y considerando en los casos de las especies exclusivas del Uruguay sólo los biocronos genéricos, se observa una mezcla de formas huayquerienses y montehermosenses.

Varios taxones supuestamente provenientes de niveles de la Fm. Camacho en la Bahía de Colonia del Sacramento como *Scelidodon corderoi* Kraglievich, *Prolestodon atavus* Kraglievich, *Eleutherocercus vilardeboidi* Kraglievich, *Pseudoplohophorus coloniense* y *Gyriabrus teisseirei* (Kraglievich, 1932) también se encontraron removidos y algunos (e.g. *S. corderoi*) son de dudosa asignación a los sedimentos en cuestión. Todos ellos son especies exclusivas del Uruguay pero considerados a nivel genérico, la mayoría tiene un registro bastante amplio que va del Chasiyuense al Montehermosense (Bondesio, 1986, Pascual *et al.*, 1996), estando *Prolestodon* también representado en la Formación Ituzaingó (Calcaterra, 1977) y *Pseudoplohophorus* en los citados depósitos más sudorientales de la Formación Camacho.

El "Mesopotamiense", o más propiamente el "Conglomerado osífero" de la Formación Ituzaingó (Cione *et al.*, 2000), es una unidad informal cuya geocronología generó cierta confusión. Su fauna se asimiló a aquéllas de las Edades Chasiyuense, Huayqueriense y Montehermosense (Pascual, 1970). Pascual y Bondesio (1982) la asocian a la "Edad de las Planicies Australes" (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). Cozzuol (1993), plantea que su fauna se puede interpretar como el producto de un área de contacto entre regiones con historias evolutivas disyuntas. Actualmente se opina que su fauna terrestre representa una edad Huayqueriense (Cione *et al.*, 2000).

La comentada similitud de la fauna proveniente de sedimentitas neógenas del Uruguay con el "Piso Mesopotamiense", ya observada por Kraglievich (1932), puede tener connotaciones paleozoogeográficas interesantes, relacionadas con el desarrollo de un paleodominio particular en la cuenca del Paraná (Zetti, 1972; Cozzuol, 1993). Parece haber existido durante el Neógeno una clara diferenciación biogeográfica entre las áreas pampeana y del noroeste argentino por un lado y de la mesopotamia por el otro, esta última más estrechamente vinculada a las áreas de Uruguay y de Acre en Brasil (Cione *et al.*, 2000; Candela y Morrone, 2003).

Esto puede estar estrechamente vinculado a la presencia de un brazo de mar que abarcó la Mesopotamia argentina y cuya extensión allende esta área es motivo de controversia (Räsänen *et al.*, 1995). Este puede haber actuado como barrera en estrecha relación con corredores zoogeográficos terrestres durante buena parte del Mioceno, lo que puede haber motivado la similitud de la mastofauna de la Formación

Camacho con otras más nortenas, en particular la señalada para la Formación Solimões en Acre (Rancy *et al.*, 1989, Latrubesse *et al.*, 1997).

Los datos paleoautoecológicos y tafonómicos que surgen de los depósitos en cuestión en el Departamento de San José concuerdan con una génesis sedimentaria de tipo llanura de inundación de un sistema fluvial (De Santa Ana *et al.*, 1988), asociado a lagos o lagunas someros y a ecosistemas terrestres con elevada productividad.

El grado de articulación y de asociación de los elementos óseos hallados permiten sugerir un transporte limitado y probable exposición subaérea previa al sepultamiento definitivo. Se hallaron fósiles con articulaciones muy móviles en posición, *v.gr.* huesos de las extremidades, y cráneo y mandíbula articulados (Perea, 1988; Perea *et al.*, 1994) o ejemplares, como el que motiva el estudio central de este trabajo, con huesos en franca asociación y con los elementos de la mano casi en posición original. Los restos de reptiles dulceacuícolas (Perea *et al.*, 1996), flamencos (Phoenicopteridae) (Ubilla *et al.*, 1990) y de mamíferos probablemente folívoros (Perea, 1988), permiten proponer los ecosistemas arriba mencionados asociados al sistema principal generador de los sedimentos. Los datos paleoecológicos y paleogeográficos de la región costera uruguaya y zonas aledañas durante el Neógeno (Sprechmann, 1978; Sprechmann *et al.*, 1994, Cione *et al.*, 2000) no son contradictorios con esta propuesta.

Agradecimientos

A G.J. Scillato-Yané, A. Carlini, G. McDonald y J.C. Fernicola por sus valiosos comentarios acerca del manuscrito. A M. Aznárez por facilitar el estudio del ejemplar neotipo de *Pseudoplohophorus orientalis*. A S. Vizcaino, por proporcionarme fotografías del ejemplar FMNH-P14501. A M. Ubilla, R. Fariña, G. Veroslavsky, S. Martínez y T. Olivera, por colaborar en la extracción de diferentes partes del holotipo de *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. Contribución al proyecto CSIC-UDELAR "Depósitos cenozoicos continentales y parálisis del Uruguay".

Bibliografía

- Aceñolaza, F.G. 1976. Consideraciones bioestratigráficas sobre el Terciario marino de Paraná y alrededores. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 31: 61-62.
- Ameghino, F. 1887. Apuntes preliminares sobre algunos mamíferos extinguidos del yacimiento de "Monte Hermoso" existentes en el "Museo La Plata". *Boletín del Museo La Plata*, 1: 1-20, láms. 1-2. Buenos Aires
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias*, Córdoba, 6: 1-1027; Atlas.
- Ameghino, F. 1897. Mammifères crétacés de l'Argentine. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino* 18 (4-6): 406-429; (7-9): 431-521.
- Ameghino, F. 1902. Notices préliminaires sur des mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias*, Córdoba 17: 5-70.
- Alberch, P., Gould, S.J., Oster, G.F. y Wake, D.B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5: 296-317.
- Bondasio, P. 1986. Lista sistemática de los vertebrados terrestres del Cenozoico de Argentina. 4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), *Actas* 2: 187-190.
- Burmeister, G. 1879. *Description physique de la République Argentine d'après des observations personnelles et étrangères*. 3 (animaux vertébrés, 1: Mammifères vivants et éteints). P.E. Coni, Buenos Aires, 555 pp.
- Butler, R.F., Marshall, L.G., Drake, R.E y Curtis, G.H. 1984. Magnetic polarity stratigraphy and 40K-40 Ar dating of Late Miocene and Early Pliocene continental deposits, Catamarca Province, NW Argentina. *Journal of Geology* 92: 623-636.
- Cabrera, A. 1939. Sobre vertebrados fósiles del Plioceno de Adolfo Alsina. *Revista del Museo de La Plata* 2: 3-35.
- Cabrera, A. 1944. Los Gliptodontoides del Araucaniano de Catamarca. *Revista del Museo de La Plata* (N. Serie), *Paleontología* 3: 5-76.
- Calcaterra, A. 1977. El género *Lestodon* (Edentata-Mylodontidae). Estudio preliminar. *Comunicaciones Paleontológicas del Museo Municipal Real de San Carlos* 1: 1-30. Colonia.
- Candela, A.M. y Morrone, J.J. 2003. Biogeografía de puercoespinas neotropicales (Rodentia, Hystricognathi): Integrando datos fósiles y actuales a través de un enfoque panbiogeográfico. *Ameghiniana* 40: 361-378.
- Caorsi, J.H. y Goñi, J.C. 1958. Geología Uruguay. *Boletín del Instituto Geológico del Uruguay* 37: 1-73.
- Castellanos, A. 1926. Sobre un nuevo gliptodóntido chapadmalense *Urotherium simplex* n. gen. y n. sp. y las formas afines. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural Bernardino Rivadavia* 34, *Paleontología: Vertebrados* 60: 263-278.
- Castellanos, A. 1939. A propósito de los géneros *Plohophorus*, *Nopachthus* y *Panochthus*. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología* 18: 1-278.
- Castellanos, A. 1940. A propósito de los géneros *Plohophorus*, *Nopachthus* y *Panochthus*. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología* 20: 279-418.
- Castellanos, A. 1949. Nuevos restos de *Stromaphoropsis* Kragl. del Uruguay. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología* 37: 1-48.
- Castellanos, A. 1954. Determinación de las especies de *Stromaphoropsis* Kragl. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo* 2, 3: 1-23.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M. Bond, M., Carlini, A.A., Casciotta, J.R., Cozzuol, M.A., De la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F.J., Noriega, J., Scillato-Yané, G.J., Soibenzoin, L., Tonni, E.P., Verzi, D., Vucetich, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina. En: Aceñolaza, F.G. y Herbst, R. (eds.) *El Neógeno de Argentina*. INSUGEO, Serie Correlación Geológica, Tucumán. 14: 191-237.
- Comité Argentino de Estratigrafía. 1992. *Código Argentino de Estratigrafía*. Asociación Geológica Argentina, Serie B, Didáctica y Complementaria 20: 1-64.
- Cozzuol, M. A. 1993. El Mesopotamiense, "Mezcla Temporal o Vía de Dispersión?". *Ameghiniana* 30: 103.
- De Santa Ana, H., Veroslavsky, G., Martínez, S., Perea, D. y Ubilla, M. 1988. Estudio estratigráfico preliminar de la secuencia mio-pliocena del SW del Uruguay. *Actas del 6° Panel de Geología del Litoral y I Reunión de Geología del Uruguay*, *Actas*: 62-67, figs. 1-2.
- Dozo, M.T., Monti, A., Bouza, P., Vucetich, M.G., Cione A. L., Tonni, E.P. y Scillato-Yané, G.J. 2002. Geología y Vertebrados Continentales en cercanías de Punta Delgada (Neógeno de Península Valdés, Chubut, Argentina). *Actas 15° Congreso Geológico Argentino*, Santa Cruz.
- Fariña, R. 1981. Anatomía comparada de los tubos caudales de Plohophorini (Mammalia, Glyptodontidae), del Monteher-

- mosense del Uruguay. 2º Congreso Latino-Americano de Paleontología (Porto Alegre, 1981), *Anais* 2: 779-793.
- Flynn, J.J. y Swisher, C.C. 1995. Cenozoic South American land mammal ages: correlation to global geochronologies. *Society for Sedimentary Geology Special Publication* 54: 317-333.
- Frailey, C.D. 1986. Late Miocene and Holocene mammals, exclusive of the Notoungulata, of the Rio Acre Region, Western Amazonia. *Contributions in Science* 374: 1-46.
- Francis, J.C. y Mones, A. 1965. Contribución a la Geología y Paleontología de las Barrancas de San Gregorio, Departamento de San José, República Oriental del Uruguay. *Kraglieviana* 1: 55-85.
- Gillette, D. y Ray, C. 1981. Glyptodonts of North America. *Smithsonian Contributions in Paleobiology* 40: 1-255.
- Goso, H. y Bossi, J. 1966. Cenozoico. En: J. Bossi (ed.), *Geología del Uruguay*, Universidad de la República, Montevideo, pp. 259-301.
- Gould, S.J. 1980. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, 501 pp.
- Hedberg, H.D. 1994. *International Stratigraphic Guide*. International Union of Geological Sciences, Amos Salvador, Thondheim, 213 pp.
- Hoffstetter, R. 1958. Xenarthra. En: J. Piveteau (ed.), *Traité de Paléontologie*, Masson et Cie. Paris, 2: 535-636.
- Kraglievich, L. 1931. Sobre la presencia de Toxodontes "Haplodontotéridos" en el Piso Araucanense de Catamarca (*Toxodontotherium andinum* n. sp.). *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 3: 93-96.
- Kraglievich, L. 1932. Nuevos apuntes para la Geología y Paleontología del Uruguay. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo* 2: 1-65.
- Latrubesse, E.M., Bocquentin, J., Santos, J.C.R. y Ramonell, C.G. 1997. Paleoenvironmental Model for the Late Cenozoic of Southwestern Amazonia: Paleontology and Geology. *Acta Amazonica* 27: 103-118.
- Marshall, L.G. y Cifelli, R. 1991. Analysis of changing diversity patterns in cenozoic Land Mammal Age Faunas, South America. *Palaeovertebrata* 19: 169-210.
- Marshall, L.G. y Patterson, B. 1981. Geology and Geochronology of the mammal-bearing Tertiary of the Valle de Santa María and río Corral Quemado, Catamarca province, Argentina. *Fieldiana Geology* 9: 1-80.
- Marshall, L.G., Hoffstetter, R. y Pascual, R. 1983. Mammals and Stratigraphy: Geochronology of the Continental Mammal-bearing: Tertiary of South America. *Palaeovertebrata, Memoire. Extraordinaire* 1-90.
- Martínez, S. 1994. [Bioestratigrafía (invertebrados) de la Formación Camacho (Mioceno, Uruguay)]. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 346 pp. inédito]
- McBee, K. y Baker, R.J. 1982. *Dasyus novemcinctus*. *Mammalian Species* 162: 1-9.
- McDonald, H. G. y Perea, D. 2002. The large Scelidotherium *Catonyx tarijensis* (Xenarthra, Mylodontidae) from the Pleistocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 677- 683.
- McNamara, K.J. 1988. Patterns of Heterochrony in the Fossil Record. *Tree* 3: 176-180.
- McKinney, M. L. y Gittleman, J.L. 1995. Ontogeny and Phylogeny: tinkering with Covariation in Life History, Morphology and Behaviour. En: K.J. McNamara (ed.), *Evolutionary Change and Heterochrony*, John Wiley & Sons. Pp. 21-47.
- Mones, A. 1967. Notas paleontológicas uruguayas, 1. *Trigodon* Ameghino, 1882 (Toxodonta, Notoungulata) en la fauna pliocena superior de las barrancas de San Gregorio, Dpto. de San José, Uruguay. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 9: 1-4.
- Mones, A. 1970. Notas paleontológicas uruguayas, 2. Un nuevo *Pseudoplohophorus* Castellanos, 1926 (Hoplophorinae, Edentata) de la R. O. del Uruguay. *Pseudoplohophorus francisi* n. sp. *Comunicaciones Paleontológicas del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo* 1: 1-9.
- Mones, A. 1976. Notas paleontológicas uruguayas, III. Vertebrados fósiles nuevos o poco conocidos (Chondrichthyes, Osteichthyes, Amphibia, Mammalia). *Ameghiniana* 12: 343-349.
- Mones, A. 1986. *Palaeovertebrata Sudamericana*. Catálogo Sistemático de los Vertebrados Fósiles de América del Sur. Parte I. Lista Preliminar y Bibliografía. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 82 Frankfurt a.M.: 1-625.
- Mones, A. 1987. Sobre tres especies de Gliptodontes del Uruguay: Cingulata: Glyptodontidae. 4º Congreso Latinoamericano de Paleontología (Bolivia, 1987), *Memoria* 1: 500-515.
- Mones, A. y Castiglioni, L.R. 1979. Additions to the knowledge on fossil Rodents of Uruguay (Mammalia: Rodentia). *Paläontologische Zeitschrift* 53: 77-87.
- Pascual, R. 1970. Evolución de las comunidades, cambios faunísticos e integraciones biocenóticas de los vertebrados cenozoicos de Argentina. 4º Congreso Latinoamericano de Zoología (Caracas, 1970), *Actas* 2: 991-1088.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E.J., Gondar D. y Tonni. E. 1966. Las Edades del Cenozoico mamífero de la Argentina con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. *Paleontografía Bonaerense*, 4 Vertebrata. Comisión de Investigación Científica, Buenos Aires: 3-27.
- Pascual, R. y Bondesio, P. 1982. Un roedor Cardiatheriinae (Hydrochoeridae) de la Edad Huayqueriense (Mioceno Tardío) de la Pampa. Sumario de los ambientes terrestres en la Argentina durante el Mioceno. *Ameghiniana* 19: 19-35.
- Pascual, R. y Bondesio, P. 1985. Mamíferos terrestres del Mioceno Medio-Tardío de las cuencas de los Ríos Colorado y Negro (Argentina): evolución ambiental. *Ameghiniana* 22: 133-145.
- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E. y Prado, J.L. 1996. Land Mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)* 30: 265-319.
- Paula Couto, C. de. 1979. *Tratado de Paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciencias, Rio de Janeiro, 590 pp.
- Perea, D. 1988. Dos Nothrotheriinae (Tardigrada, Megatheriidae) del Mio-Plioceno de Uruguay. *Ameghiniana* 25: 381-388.
- Perea, D. 1993. [Xenarthra del Neógeno del Uruguay: La biozona de Stromaphoropsis Kragl. (Glyptodontidae), Edad-Mamífero Huayqueriense. Tesis de maestría, Universidad de la República, Uruguay. 139 pp. Inédito].
- Perea, D. y Martínez, S. 2004. Estratigrafía del Mioceno-Pleistoceno en el Litoral Sur-Oeste de Uruguay. En: G. Veroslavsky, M. Ubilla y S. Martínez (eds.), *Cuencas sedimentarias de Uruguay, geología, paleontología y recursos minerales*, DI-RAC, Montevideo, pp. 105-124.
- Perea, D. y Scillato-Yané, G.J. 1990. *Ranculus* Ameghino (Xenarthra: Mylodontinae) en el Mioceno superior del Uruguay. 1º Congreso Uruguayo de Geología (Montevideo, 1990), *Resúmenes Ampliados* 2: 1-4.
- Perea, D. y Scillato-Yané, G.J. 1995. *Proeuphractus limpidus* Ameghino, 1886 (Xenarthra, Dasypodidae, Euphractini): Osteología comparada del cráneo y elementos de la coraza asociados (Neógeno del Uruguay). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geología)* 90: 125-130.
- Perea, D., Ubilla, M., Martínez, S., Piñeiro, G. y Verde, M. 1994. La Edad-Mamífero Huayqueriense (Mioceno Superior) en el Uruguay. *Acta Geologica Leopoldensia* 17: 375-389.
- Perea, D., Ubilla, M. y Piñeiro, G. 1996. First fossil record (Late Miocene) of *Phrynos* (*P. geoffroanus* complex; Chelidae) from Uruguay; biostratigraphical and paleoenvironmental context. *Copeia* 2: 445-451.
- Rancy, A., Villanueva, J.B., Souza Filho, J.P., Santos, J. C.R. y Negri, F.R. 1989. Lista preliminar da fauna de vertebrados do Neogeno da Regiao oriental do Estado do Acre, Brasil (material depositado em Rio Branco). *Ameghiniana* 26: 249.
- Räsänen, M.E., Linna, A.M., Santos, J.C.R. y Negri, F.R. 1995. Late Miocene Tidal Deposits in the Amazonian Foreland Basin. *Science* 269: 386-390.
- Riggs, E.S. y Patterson, B. 1939. Stratigraphy of Late Miocene and

- Pliocene deposits of the Province of Catamarca (Argentina) with notes on the fauna. *Physis* 14: 143-162.
- Rohlf, F.J. 2000. NTSYS-pc *Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System Version 2.1*. Exeter software. New York.
- Scillato-Yané, G.J. 1977. Sur quelques Glyptodontidae nouveaux (Mammalia, Edentata) du Déséadien (Oligocène inférieur) de Patagonie (Argentine). *Bulletin du Muséum National d' Histoire Naturelle* (3) 487 (*Sciences de la Terre*, 64): 249-259.
- Serra, N. 1943. Memoria explicativa del mapa geológico del Departamento de Colonia. *Boletín del Instituto Geológico del Uruguay* 30: 1-50.
- Simpson, G.G. 1974. Notes on Didelphidae (Mammalia, Marsupialia) from the Huayquerian (Pliocene) of Argentina. *American Museum Novitates* 2559: 1-15.
- Sneath, P.H.A. y R. Sokal. 1973. *Numerical Taxonomy*. W.H. Freeman and Company, San Francisco, 573 pp.
- Sprechmann, P. 1978. The paleoecology and paleogeography of the Uruguayan coastal area during the Neogene and Quaternary. *Zitteliana* 4: 3-72.
- Sprechmann, P., Martínez S. y Gaucher, C. 1994. Paleoeología y sedimentología de la Formación Camacho en el Departamento de Colonia (Mioceno Medio-Superior, Uruguay). *1ª Jornada de Paleontología del Uruguay* (Montevideo, 1994), *Resúmenes. Ampliados*, 21-24.
- Tambussi, C., M. Ubilla y Perea, D. 1999. The Youngest Large Carnassial Bird (Phorusrhacidae, Phorusrhacinae) from South America (Pliocene-Early Pleistocene of Uruguay). *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 406-408.
- Ubilla, M., Perea, D., Tambussi, C. y Tonni, E.P. 1990. Primer registro fósil de Phoenicopteridae (Aves: Charadriiformes) para el Uruguay (Mio-Plioceno). *Anais da Academia Brasileira de Ciencias* 62: 61-68.
- Verde, M. y Perea, D. 1992. Mamíferos "Mesopotamienses" (Xenarthra, Litopterna y Cetacea) (Mioceno Superior) de la Bahía de Colonia, Uruguay. *Boletín de la Sociedad. Zoológica del Uruguay* (2da. Epoca) 7: 31-32.
- Yepes, J. 1931. El escudete cefálico del pichi ciego menor (*Chlamyphorus truncatus* Harl.). *Revista Chilena de Historia Natural* 35: 107-112.
- Zelditch, M. L. y Fink, W. L. 1996. Heterochrony and heterotopy: stability and innovation in the evolution of form. *Paleobiology* 22: 241-254.
- Zetti, J. 1972. [Los Mamíferos fósiles de edad Huayqueriense (Plioceno Medio) de la Región Pampeana. Tesis Universidad Nacional de La Plata, 86 pp., Inédito].

Recibido: 12 de setiembre de 2003.

Aceptado: 10 de junio de 2004.