



**Naturalis**

Repositorio Institucional

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata

Facultad de Ciencias Naturales y Museo



# **Los Megatheriinae [Xenarthra, Tardigrada, Megatheriidae] Terciarios de Argentina : Sistemática, evolución y biogeografía**

**Brandoni, Diego**

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Scillato-Yané, Gustavo Juan

Facultad de Ciencias Naturales y Museo  
2006

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20120126000041>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons  
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



**Naturalis**

Repositorio Institucional  
FCNyM - UNLP

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

**Los Megatheriinae (Xenarthra, Tardigrada, Megatheriidae) Terciarios de Argentina.  
Sistemática, Evolución y Biogeografía**

**Diego Brandoni**

**Director: Gustavo J. Scillato-Yané**

**2006**

## Resumen

El objetivo de la presente Tesis Doctoral es realizar un estudio sistemático, filogenético y biogeográfico de los Megatheriinae registrados en el Terciario de la República Argentina.

En la Argentina, la subfamilia Megatheriinae se registra desde el Colloncurensense (Mioceno medio) de Patagonia, hasta el Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano) estando representada fundamentalmente por *Megatherium americanum* Cuvier, 1796, de amplia distribución en nuestro territorio. A pesar de la realización de varios trabajos recientes (e. g. Carlini et al., 2002; De Iuliis et al., 2004), los Megatheriinae terciarios (Mioceno medio-Plioceno) ofrecen un campo en buena parte inexplorado. Es evidente la existencia de una gran incertidumbre acerca de la validez de los taxones originalmente descritos, su caracterización anatómica y las relaciones filogenéticas entre éstos.

Los megaterinos están bien representados en el registro paleontológico argentino, fundamentalmente en lo que respecta a taxones cuaternarios (i. e. *Megatherium*), pero medianamente en cuanto a aquéllos terciarios. Los principales afloramientos que han provisto restos de esta antigüedad se hallan en Patagonia (Santa Cruz, Chubut, Neuquén), Buenos Aires, Mendoza, Entre Ríos y en el Noroeste (Catamarca, La Rioja y probablemente Jujuy). También se han exhumado en sedimentitas terciarias en otras provincias (Río Negro, Santiago del Estero, Tucumán), pero en general los materiales corresponden a restos incompletos.

Durante el desarrollo de la Tesis se procedió a leer la literatura referida a megaterinos, en especial aquella relativa a taxones terciarios, en las que se refleja una gran cantidad de errores respecto de las procedencias geográficas y estratigráficas; por otra parte, se constató una serie de desaciertos sistemáticos y nomenclaturales.

Se examinaron los materiales tipo de todas las especies de interés. Además, se refirieron nuevos materiales depositados en distintos museos de Argentina; así como también se realizaron trabajos de campo en los que se obtuvieron nuevos restos que fueron incluidos en el estudio.

Dado que la gran mayoría de las especies estaban escuetamente descritas, se procedió a un nuevo tratamiento de ellas: diagnóstico, descripción, ilustración.

Se realizó un análisis utilizando herramientas de la sistemática filogenética; se utilizaron ocho especies de megaterinos terciarios y tres cuaternarios; además, se usaron trece caracteres esqueléticos, de los cuales seis son craneodentarios y siete postcraneales.

Como resultado del análisis filogenético se obtuvieron tres árboles de máxima parsimonia. Por otra parte, se realizó una comparación con análisis filogenéticos propuestos por otros autores; y se procedió a la implementación de un segundo análisis incorporando

un mayor número de taxones y de caracteres, con el fin de evaluar el grado de resolución cuando se incorporan un alto número de "entradas faltantes".

El resultado final del desarrollo de la presente Tesis permite tener una idea más precisa sobre la diversidad de los Megatheriinae en territorio argentino. Así, se concluye que:

1) En Argentina el género *Megathericulus* Ameghino, 1904, cuenta sólo con dos especies, *Megathericulus patagonicus* Ameghino, 1904 y *Megathericulus primaevus* Kraglievich, 1939. Asimismo, *Megathericulus friasensis* Kraglievich, 1930, además de que probablemente no es un megaterino, procede de territorio chileno.

2) "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* Cabrera, 1928, está incorrectamente ubicado en cuanto al género, y es necesaria la determinación de uno nuevo cuya especie tipo es "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*.

3) Para el "Conglomerado osífero" de la Formación Ituzaingó (Mioceno Superior-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos, la diversidad de megaterinos es menor a la planteada por estudios previos. No obstante, es la mayor para la Argentina.

4) *Pliomegatherium* Kraglievich, 1930, está representado por una única especie, *Pliomegatherium lelongi* Kraglievich, 1930, siendo *Pliomegatherium paranensis* Kraglievich, 1930, sinónimo junior de ésta.

5) El género *Pyramiodontherium* Rovereto, 1914, está representado por tres especies en el Noroeste de la Argentina: *Pyramiodontherium bergi* (Moreno y Mercerat, 1891) Cabrera, 1928, *Pyramiodontherium brevirostrum* Carlini, Brandoni, Scillato-Yané y Pujos, 2003) y *Pyramiodontherium scillatoyanei* De Iuliis, Ré y Vizcaíno, 2004, a las que debe sumársele una nueva procedente del Terciario de Entre Ríos.

6) Probablemente el género *Megatherium* no se registre durante el Mioceno tardío-Plioceno temprano, pues *Megatherium?* *uquiense* Kraglievich, 1930 y *Megatherium gaudryi* Moreno, 1888, originalmente considerados como taxones terciarios, proceden aparentemente de sedimentos cuaternarios; por su parte, aquellos restos sobre los cuales está basado *Megatherium istilarti* Kraglievich, 1925b, seguramente pertenecen a géneros más antiguos (e. g. *Pyramiodontherium*).

Respecto de las relaciones filogenéticas entre los miembros de subfamilia Megatheriinae, los resultados obtenidos se pueden resumir en las siguientes conclusiones:

1) *Megathericulus patagonicus* es el megaterino más primitivo.

2) *Plesiomegatherium* resulta parafilético; *Plesiomegatherium hansmeyeri* Roth, 1911 está cercanamente relacionado con el género *Megatherium*.

3) El clado (*Plesiomegatherium*-*Megatherium*) se sustenta en cinco sinapomorfías: el poco desarrollo de la porción predentaria de maxilar; una hipsodoncia media de los



molariformes; la faceta patelar está conectada únicamente al cóndilo lateral, y está muy reducida; entre el 33% y 0% de la faceta navicular es dorsal respecto del plano de la faceta discoidal; por último, las facetas ectal y discoidal están muy próximas entre si, casi en contacto.

4) Las relaciones entre las especies de *Pyramiodontherium* y *Megatheriops rectidens* (Rovereto, 1914) Ameghino y Kraglievich, 1921, son difíciles de establecer, debido fundamentalmente a la insuficiencia de datos para el análisis filogenético.

Respecto de las relaciones y distribuciones paleobiogeográficas, faltan datos para la resolución de una parte de éstas. En forma preliminar se propone que:

1) Para el "Friasense" s. lato de Patagonia existieron cuatro especies de megaterinos: *Megathericulus patagonicus*, *Megathericulus primaevus*, *Eomegatherium cabrerai* Kraglievich, 1930, y *Eomegatherium andinum* Kraglievich, 1930, relacionadas con algunas formas del Laventense de Colombia, lo que indicaría una amplia distribución de la subfamilia durante el Mioceno medio.

2) Durante el Chasiquense del suroeste de la provincia de Buenos Aires existió una única especie de megaterino "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*.

3) *Eomegatherium* Kraglievich, 1926, se distribuyó en Patagonia durante el "Friasense" y en Entre Ríos durante el Huayqueriense, y es un ejemplo típico de la persistencia de ciertos taxones "primitivos" en regiones subtropicales y tropicales.

4) El género *Pyramiodontherium* se distribuyó durante el Huayqueriense en las provincias de Catamarca y Entre Ríos.

5) En el "Conglomerado osífero" habrían coexistido taxones emparentados con los más antiguos megaterinos patagónicos (*Eomegatherium*), otros cercanos a las formas del Noroeste argentino (i. e. *Pyramiodontherium*), y algunos (*Pliomegatherium*) posiblemente relacionados con *Eremotherium* Spillman, 1948, de amplia distribución durante el Pleistoceno de América.

## Abstract

The scope of this thesis includes the systematics, phylogenetics and biogeography of the Tertiary Megatheriinae from Argentina.

The subfamily Megatheriinae has a known record in Argentina from the Colloncuran (Middle Miocene) of Patagonia to the Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene). Remains of *Megatherium americanum* Cuvier, 1796 are widely distributed throughout Argentina. Aside from several recent publications (Carlini et al., 2002; De Iuliis et al., 2004) Megatheriinae of Middle Miocene to Pliocene age are poorly known. There is considerable uncertainty regarding the validity of described taxa, their anatomical characterization and their phylogenetic relationships.

Megatheriines are abundantly represented in the Argentine fossil record, especially Quaternary taxa such as *Megatherium*, but Tertiary taxa are much more poorly known. The principal exposures yielding Tertiary material are in Patagonia (in Santa Cruz, Chubut and Neuquén provinces), Buenos Aires, Mendoza, Entre Ríos and the provinces of the northwest (Catamarca, La Rioja, and possibly Jujuy). Tertiary sediments in other provinces (Río Negro, Santiago del Estero, Tucumán) have also yielded megatheriine remains, but these records are generally less complete.

During the elaboration of this thesis, the relevant scientific literature bearing on the Tertiary megatheriines was consulted and numerous corrections and emendations of geographical and stratigraphic provenance, systematics and nomenclature have been made. The type material of all taxa has been examined. In addition, new material from several different museum collections in Argentina have been referred to these taxa. Fieldwork was conducted and new material collected and its description is included. Most species were originally only briefly described. These have been restudied and new diagnoses, descriptions and illustrations have been made.

An analysis of the phylogenetic systematics of the subfamily was made for eight species of Tertiary megatheres and three Quaternary taxa using a total of thirteen skeletal characters, including six craneo-dental and seven post-cranial characters. Three maximum parsimony trees were obtained and compared with published phylogenetic analyses. In order to evaluate the influence of "missing entries" on the degree of resolution, a second analysis was run.

The results of this analysis permit refinements to our knowledge of the diversity of Argentine megatheriines. The following may be concluded:

- 1) The genus *Megathericulus* Ameghino 1904 has only two species in Argentina, *M. patagonicus* Ameghino 1904 and *M. primaevus* Kraglievich 1939. *Megathericulus friasensis* Kraglievich 1930 from Chile is probably not a megatheriine.

2) "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* Cabrera 1928 is incorrect as to genus. A new genus must be erected whose type species would be "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*.

3) Concerning the "Conglomerado osífero" of the Itzaingó Formation (Late Miocene-Pliocene) of Entre Ríos Province, megatheriine diversity is less than previously thought. Nevertheless, this diversity remains the highest recorded for the Argentine Tertiary.

4) *Pliomegatherium* Kraglievich 1930 is represented by a single species, *Pliomegatherium lelongi* Kraglievich 1930. *Pliomegatherium paranensis* Kraglievich 1930 is a junior synonym.

5) The genus *Pyramiodontherium* Rovereto 1914 is represented by three species in northwest Argentina; *Pyramiodontherium bergi* (Moreno and Mercerat, 1891) Cabrera 1928, *Pyramiodontherium brevirostrum* Carlini, Brandoni, Scillato-Yané and Pujos 2002, and *Pyramiodontherium scillatoyanei* De Iuliis, Ré and Vizcaíno 2004. To these must be added a new one from the Tertiary of Entre Rios Province.

6) *Megatherium* is probably not recorded during the Late Miocene-Early Pliocene, as *Megatherium? uquiense* Kraglievich 1930 and *Megatherium gaudryi* Moreno 1888, originally considered to be of Tertiary age, likely come from sediments of Quaternary age. The remains described as *Megatherium istilarti* Kraglievich 1925 certainly belong to an older genus, possibly *Pyramiodontherium*.

Regarding the phylogenetic relationships among the taxa of the subfamily Megatheriinae, the following can be established:

1) *Megathericulus patagonicus* is the most morphologically primitive taxon of Megatheriinae.

2) *Plesiomegatherium* is paraphyletic; *Plesiomegatherium hansmeyeri* Roth 1911 is more closely related to *Megatherium*.

3) The clade (*Plesiomegatherium*-*Megatherium*) is supported by five synapomorphies; the weak development of the pre-dentary portion of the maxilla, a moderate degree of hypsodonty in the molariform teeth, a very reduced patellar facet contacting only the lateral condyle, less than a third of the navicular facet is dorsomedially oriented with respect to the plane of the discoidal facet, and ectal and discoidal facets very proximate and nearly in contact.

4) It is difficult to establish the phylogenetic relationships among the species of *Pyramiodontherium* and *Megatheriops rectidens* (Rovereto 1914) Ameghino and Kraglievich 1921, mainly because of insufficient morphological data.

With respect to phylogenetic relationships and paleobiogeographic distribution, the data are insufficient to resolve much of this history. Provisionally, the following may be offered.

1) During the Friasian (sensu lato) of Patagonia, there were four species of megatheriines; *Megathericulus patagonicus*, *Megathericulus primaevus*, *Eomegatherium cabrerai* Kraglievich 1930 and *Eomegatherium andinum* Kraglievich 1930, which are related to some Laventan forms from Colombia. This suggests a wide distribution of the subfamily during the Middle Miocene.

2) A single megatheriine species existed in the Chasicoan of southwestern Buenos Aires Province, "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*.

3) *Eomegatherium* Kraglievich 1926 inhabited Patagonia during the "Friasian" and the area of Entre Ríos during the Huayquerian, being an example of the persistence of primitive taxa in subtropical and tropical regions.

4) The genus *Pyramiodontherium* inhabited the area of the provinces of Catamarca and Entre Ríos during the Huayquerian.

5) In the "Conglomerado osífero" taxa related to the oldest Patagonian megatheriines (*Eomegatherium*) coexisted with other taxa more closely related to taxa from northwestern Argentina (*Pyramiodontherium*) and some probably related to *Eremotherium* Spillman 1948, widely distributed during the South American Pleistocene.

## **Agradecimientos**

Deseo expresar mi agradecimiento a Gustavo J. Scillato-Yané por su constante apoyo y dedicación; por las sugerencias y críticas realizadas que contribuyeron a mejorar sustancialmente este trabajo de tesis.

A Alfredo Carlini, por haberme entusiasmado con el estudio de los megaterios y por la disponibilidad para discutir aspectos anatómicos, evolutivos, biogeográficos, etc.

A Jorge Noriega, por abrirme las puertas del CICyTTP de Diamante, y las variadas charlas sobre estratigrafía de Entre Ríos.

A François Pujos y Gerardo De Iuliis, por diversas charlas personales y electrónicas referidas a la evolución de los tardígrados en general, y de los megaterinos en particular.

A Sergio Vizcaíno y Susana Bargo, por la disponibilidad para discutir aspectos sobre anatomía de xenartros y el préstamo de bibliografía.

A Eduardo Tonni y Alberto Cione, por la ayuda en relación a cuestiones estratigráficas.

A Guiomar Vucetich, por la ayuda en aspectos estratigráficos y el préstamo de bibliografía.

A Adriana Candela y Mariano Donato, por la ayuda brindada en temas relacionados con la cladística y la biogeografía.

A Marcelo Reguero y nuevamente, a Susana Bargo por facilitarme el acceso a las colecciones del Museo de La Plata.

A Jaime Powell y Ricardo Alonso por oportunas informaciones acerca de la estratigrafía del Noroeste argentino.

A Zulma Gasparini por su constante apoyo.

A Carolina Vieytes, Cecilia Deschamps, Cecilia Morgan, Itatí Olivares, Juan José Moly, Javier Posik, por colaborar en distintos aspectos que posibilitaron la realización de este trabajo.

A mis amigos y compañeros de trabajo: Brenda Ferrero, Cecilia Krmpotic, Carolina Acosta Hospitaleche, Alejo Scarano, Esteban Soibelzon, Martín Ciano, Germán Gasparini, Alfredo Zurita, Francisco Prevosti y Javier Gelfo.

A todos mis amigos y compañeros de facultad, en especial a Sebastián Poljak, Fernando Spaccesi, Ramiro Filiberto, Hernán Povedano, Mauricio Vinocur, Enrico Statuder y Pedrito.

## ÍNDICE

<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
<b>2. METODOLOGÍA</b>	<b>5</b>
<b>3. PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA</b>	<b>14</b>
<b>4. REVISIÓN SISTEMÁTICA</b>	<b>38</b>
Introducción	38
Revisión sistemática de los Megatheriinae	43
<i>Megathericulus</i> Ameghino, 1904	43
<i>Eomegatherium</i> Kraglievich, 1926	61
<i>Plesiomegatherium</i> Roth, 1911	73
<i>Megatheriops</i> C. Ameghino y Kraglievich, 1921	90
<i>Pliomegatherium</i> Kraglievich, 1930	95
<i>Pyramiodontherium</i> Rovereto, 1914	100
<i>Megatheridium</i> Cabrera, 1928	131
Los Megatheriinae del "Conglomerado osífero"	136
<b>5. FILOGENIA</b>	<b>145</b>
Introducción	145
La Familia Megatheriidae	145
La Subfamilia Megatheriinae	148
Hipótesis filogenéticas previas	151
Análisis filogenético	157
Caracteres utilizados	159
Matriz utilizada	181
Procedimiento	181
Resultados	182
Discusión	185
<b>6. PALEOBIOGEOGRAFÍA</b>	<b>205</b>
<b>7. CONCLUSIONES</b>	<b>211</b>
<b>8. BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>215</b>
<b>9. TABLAS y LÁMINAS</b>	<b>239</b>

## 1. INTRODUCCIÓN

Los xenartros o edentados (Superorden Xenarthra fide Scillato-Yané y Pascual, 1985; Scillato-Yané, 1986) constituyen un grupo cuya distribución actual es casi exclusivamente neotropical. Están caracterizados por una arquitectura esquelética particularmente distinta a la de los demás mamíferos placentarios. Comprenden tres órdenes: 1) los Cingulata o acorazados, provistos de una coraza o armadura dérmica ósea; 2) los Vermilingua u osos hormigueros, marcadamente adaptados a la mirmecofagia; y 3) los Tardigrada o perezosos, terrestres y arborícolas, con el cuerpo cubierto de espeso pelo y de los cuales sólo algunas formas fósiles presentaban el tegumento reforzado por osteodermos subcutáneos.

El primer registro del Orden Tardigrada corresponde a una falange ungueal y un caniniforme incompleto, no asociados, del Eoceno medio de Antártida (Carlini et al., 1990; Vizcaíno y Scillato-Yané, 1995); por otra parte, Simpson (1948) reporta la presencia de un probable Tardigrada en el Eoceno Medio de Patagonia. A partir del Deseadense (Oligoceno tardío) se hacen abundantes y están representados por varias líneas de Megatherioidea y Mylodontoidea, notablemente diversificadas. Los Megatherioidea comprenden tradicionalmente dos familias: Megatheriidae (tipificada por el conocido *Megatherium*) y Megalonychidae.

Los Megatheriinae (familia Megatheriidae) han sido estudiados intensamente desde la segunda mitad del siglo XIX, aunque los primeros antecedentes de un representante de esta subfamilia datan de fines del siglo XVIII, cuando es establecido *Megatherium americanum* Cuvier, 1796, sobre la base de un ejemplar hallado en 1785. Estos primeros restos proceden de las barrancas del río Lujan, cerca de la ciudad homónima (provincia de Buenos Aires, Argentina). Hoffstetter (1952) indica que con *Megatherium americanum* queda nominado formalmente el primer mamífero fósil de América del Sur. Posteriormente, Owen (1851, 1855, 1856, 1858, 1860) describe los restos de *Megatherium americanum* exhumados por Darwin cerca de Bahía Blanca, Argentina, en 1833.

Durante fines del siglo XIX y la primera parte del siglo XX, fueron fundados numerosos géneros y especies referidos a esta subfamilia, pero los taxones en cuestión muchas veces estaban basados en materiales fragmentarios o mal preservados, con lo cual se ha sobredimensionado la diversidad. Por otra parte, la información estratigráfica provista es generalmente errónea, o al menos no se corresponde con la visión actual de la estratigrafía. En general estos estudios comprendían sólo la descripción de nuevos taxones, siendo las mismas muy generales, a tal punto que en algunos casos sólo se mencionan unos pocos caracteres; algunas veces las descripciones resultan confusas y muchas veces faltan ilustraciones de los restos descritos. Los primeros intentos por realizar un estudio sistemático más complejo, procurando establecer relaciones entre los taxones se deben a Cabrera (1928) y Kraglievich (1930).

Durante la segunda parte del siglo XX se erigieron varios géneros y especies procedentes de sedimentos cuaternarios, pero en general estos no se hallan en Argentina.

Cartelle (1992), en su trabajo de tesis, describe, compara e ilustra restos de *Eremotherium laurillardii* (Lund, 1842). Finalmente, De Iuliis (1996) realiza el primer estudio de la subfamilia Megatheriinae utilizando metodologías de la sistemática filogenética. De Iuliis describe minuciosamente la anatomía esquelética de *Megatherium americanum* y *Eremotherium laurillardii*, así como de otras especies, principalmente cuaternarias. Otro de los aspectos importantes de los trabajos de Cartelle (1992) y De Iuliis (1996) radica en que no sólo ahora se cuenta con mejores descripciones de la anatomía de los megaterios cuaternarios, sino que dichos estudios resultan un punto de partida para comprender la variabilidad intraespecífica que presentan los integrantes de la subfamilia. Estas contribuciones, sumadas a las realizadas por Cartelle y De Iuliis (1995), De Iuliis y Cartelle (1999), Saint-André y De Iuliis (2001), Carlini et al. (2002), De Iuliis et al. (2004), Pujos y Salas (2004a, 2004b), son las últimas relacionadas con la sistemática y las relaciones entre taxones para la subfamilia, pero en general se ha hecho más hincapié en el estudio de taxones cuaternarios distribuidos fundamentalmente en América del Sur.

En lo que respecta a estudios referidos a *Megatherium americanum*, éstos son de lo más diversos, además de los trabajos referidos a anatomía realizados por Cuvier y Owen, y sistemática (e. g. Ameghino, 1883, 1885, 1889, 1891, 1904; Kraglievich, 1926a, 1930, 1934, 1940), pueden citarse trabajos más modernos, referidos a cuestiones sistemáticas y evolutivas (De Iuliis 1994, 1996; Saint-André y De Iuliis 2001; Pujos y Salas 2004a), fisiológicas (Fariña, 2002), biomecánicas y paleoecológicas (Fariña, 1996; Fariña y Vizcaíno, 1999; Bargo et al., 2000; Bargo, 2001a y 2001b; Blanco y Czerwonogora, 2003); es decir, que esta especie ha recibido y recibe la atención de los investigadores que desde diversas disciplinas procuran dilucidar distintos aspectos de uno de los mamíferos fósiles más llamativos de la región Neotropical.

Aunque son tratadas por De Iuliis (1996), las especies terciarias (Mioceno medio-Plioceno) de megaterinos han sido objeto de un estudio mucho menos intenso que las cuaternarias. Recientemente se ha producido un incremento del interés por los megaterinos terciarios (ver Carlini et al., 2002; De Iuliis et al., 2004; Brandoni et al., 2004; Brandoni, 2005); algunos de estos avances son el resultado del desarrollo de la presente Tesis.

La necesidad de realizar una revisión de los representantes de la subfamilia Megatheriinae del Terciario de la República Argentina se sustenta en lo antedicho. La presente es la primera revisión intensiva de la sistemática, evolución y biogeografía de los megaterinos registrados en territorio argentino durante el lapso Mioceno medio-Plioceno. En particular, este trabajo de Tesis encara aquellos Megatheriinae registrados en Terciario



Argentina; no obstante, se incluyen comparaciones con algunos taxones cuaternarios, incluso no procedentes de la Argentina.

A pesar de que el género *Megatherium* tiene su primera aparición en el Marplatense (Plioceno Tardío) (Cione y Tonni, 2001), este taxón no será incluido en el presente estudio. Dicha exclusión se debe a que el género *Megatherium* es fundamentalmente cuaternario y consecuentemente excede los objetivos de este trabajo de tesis. Creo, asimismo, que es necesaria una nueva revisión de las especies que incluye, revisión que por sí sola implicaría -dada su envergadura- la realización de otra Tesis Doctoral.

Una detenida revisión de colecciones de museos de la Argentina (e. g. MLP, MACN, MASP, CC) me ha permitido hallar restos que oportunamente no habían sido encontrados por otros revisores, así como material aún inédito, que ha facilitado los estudios cladísticos. Sin embargo, debe aclararse que, a pesar de contar con nuevos materiales, éstos siguen siendo fragmentarios y que en muchos casos se carece de la información geográfica y estratigráfica precisa, fundamentalmente de los restos pertenecientes a antiguas colecciones.

Por otra parte, durante la segunda mitad del siglo XX, diferentes autores (e. g. Marshall et al., 1982, 1983, 1983; Flynn y Swisher, 1995; Cione y Tonni, 1995a, 1999) han realizado nuevos estudios estratigráficos y se ha ajustado mucho mejor la geocronología de los depósitos terciarios, permitiendo así proponer nuevas escalas temporales, muy diferentes de aquéllas aparecidas en la literatura de principio del siglo XX. Además, durante el desarrollo del presente trabajo de Tesis, se han realizado nuevas recolecciones, en diferentes localidades fosilíferas, con lo cual se ha alcanzado mayor precisión en este sentido.

## **Objetivos**

El objetivo es realizar un estudio sistemático, filogenético y biogeográfico de los Megatheriinae registrados en el Terciario de la República Argentina. En este contexto, se procurará:

1. Aclarar el panorama sistemático: géneros y especies presentes. Sinonimia. Reconocimiento eventual de nuevos taxones.
2. Realizar un análisis filogenético que incluya distintas especies registradas en el Terciario de la Argentina
3. Analizar el origen y la evolución de los taxones en el marco de la problemática de los Megatheriinae del resto de América del Sur.

De los objetivos antes planteados, se cumplió satisfactoriamente con el punto 1, dado que el panorama sistemático ha sido parcialmente aclarado. El origen de la subfamilia y su evolución en territorio argentino han sido precisados, aunque restan algunas cuestiones referidas con la posición sistemática de restos fragmentarios procedentes del Mioceno medio de La Venta (Colombia).

### **Repositorios**

**AMNH:** American Museum of Natural History, New York, USA.

**CC:** Museo Universitario "Florentino y Carlos Ameghino", Universidad Nacional de Rosario (Rosario, Santa Fe).

**CICyTTP:** Centro de Investigaciones Científicas y de Transferencia de Tecnología a la Producción, Diamante, Argentina.

**FMNH:** Field Museum of Natural History of Chicago, USA.

**LACM:** Los Angeles Country Museum of Natural History, Los Angeles, U.S.A.

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

**MASP:** Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas "Profesor Antonio Serrano" de Paraná, Paraná, Argentina.

**MLP:** Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, La Plata, Argentina.

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

**PVL:** Instituto "Miguel Lillo", Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.

**ROM:** Royal Ontario Museum. Ontario, Canadá.

**UCMP:** Museum of Paleontology, University of California, Berkeley, USA.

**UNA:** Universidad Nacional Agraria, Lima, Perú.

**ZMUC:** Zoologisk Museum Universitat Copenhagen, Copenhagen, Dinamarca.

## 2. METODOLOGÍA

### Etapas

1. Recopilación bibliográfica.
2. Consulta de colecciones públicas oficiales de restos fósiles en los museos y otras instituciones de la República Argentina (MACN, MLP; MMP, CC, MRVU, MASP, CICyTTP, PVL).
3. Realización de campañas paleontológicas a las provincias de Santa Cruz, Chubut y Entre Ríos en búsqueda de nuevos restos.
4. Realización de estudios anatómicos de los diferentes taxones involucrados.
5. Formación de un criterio propio para agrupar los restos estudiados en especies.
6. Contrastación y comprensión de los esquemas sistemáticos previos.
7. Interpretación y presentación de los resultados.

Para el presente trabajo de tesis se utiliza la nomenclatura anatómica frecuentemente usada en la descripción de los diferentes representantes de la subfamilia Megatheriinae. Fundamentalmente se utilizan términos usados por Cartelle (1992), De Iuliis (1994, 1996, 2003), Saint-André y De Iuliis (2001), Carlini et al. (2002), Pujos y Salas (2004a), De Iuliis et al. (2004) y Brandoni et al. (2004).

### Medidas utilizadas

Diferentes medidas fueron obtenidas en los ejemplares estudiados, de aquellas las que se presentan a continuación son las que considero de mayor importancia. La importancia de éstas radica en que en muchos casos están íntimamente ligadas a los caracteres utilizados en el análisis filogenético. Fueron obtenidas mediante la utilización de calibres apropiados y están expresadas en milímetros. Las principales medidas tomadas son las siguientes:

1) Distancia Cóndilo Maxilar (C. max): distancia desde el punto más posterior del cóndilo occipital hasta el punto más anterior del maxilar del mismo lado. En la mayoría de los restos medidos no se conservan los premaxilares, por lo tanto el punto más anterior corresponde al maxilar. Sin embargo, hay que destacar que no han sido muchos los casos donde pudo obtenerse esta medida, dado que en general los materiales encontrados son fragmentarios. (Fig. 2.1; Tabla 1).

2) "Pre-Molariform Maxillary Lenght" (PMML) de De Iuliis (1996): De Iuliis (1996) define el PMML como la distancia entre el punto más anterior del M1 (o su alvéolo) y el límite en forma de "V" del contacto entre premaxilar y maxilar. (Fig. 2.1; Tabla 1)

En los restos de megaterinos aquí estudiados no se han conservado los premaxilares; por lo tanto, resulta dificultoso determinar exactamente el límite en forma de "V" entre maxilar y premaxilar. Dado que se pretende evaluar el grado de desarrollo de la porción predentaria de maxilar, se utilizara como valor de PMML la distancia entre el punto más anterior del M1 (o su alvéolo) y el punto más anterior del maxilar.

3) Largo de la serie dentaria: en el maxilar (LSS), distancia entre el punto más anterior del M1 (o su alvéolo) y el punto más posterior del M5 (o su alvéolo) (Fig. 2.1; Tabla 1) En la mandíbula (LSI): distancia entre el punto más anterior del m1 (o su alvéolo) y el punto más posterior del m4 (o su alvéolo) (Fig. 2.2; Tabla 2).

4) Altura a la que se inserta el arco cigomático (AAC): distancia entre el plano alveolar de la serie dentaria superior y el borde inferior del foramen infraorbitario (Fig. 2.1; Tabla 1).

5) Ancho del paladar a nivel del M3 (I M3): distancia mínima entre los bordes internos del 3.º molariforme de cada serie (Fig. 2.1; Tabla 1).

6) Ancho del paladar a nivel de la parte media los M1 (I M1): mínima distancia entre las puntos medios de cada 1.º molariforme de cada serie (Fig. 2.1; Tabla 1).

7) "Occipital Condyles Height" (OCH) de De Iuliis (1996): distancia entre el plano alveolar y la parte media de los cóndilos occipitales (Fig. 2.1).

8) Altura de la rama mandibular (ARM): distancia entre el límite alveolar de la serie dentaria inferior y el punto más inferior de la rama mandibular (fig. 2.2; Tabla 2).

9) Largo del húmero: Distancia entre la cabeza humeral y las superficies de articulación distales (Tabla 3).

10) Ancho distal del húmero: distancia máxima entre los epicóndilos interno y externo (Tabla 3).

11) Largo del fémur: distancia entre el punto más proximal del fémur (generalmente la cabeza) y el punto más distal (Tabla 4).

12) Ancho proximal del fémur: distancia entre el punto más interno de la cabeza femoral y el punto más externo del trocánter mayor (Tabla 4).

13) Ancho medio del fémur: menor distancia entre los márgenes lateral y medial (Tabla 4).

14) Ancho distal del fémur: distancia entre el ectepicóndilo (externo) y el entepicóndilo (interno) (Tabla 4).

15) Largo de la tibia: distancia entre el punto más proximal de la tibia, muchas veces coincidente con la meseta tibial, y el punto más distal de la tibia (Tabla 5).

16) Ancho proximal de la tibia: distancia entre el punto más interno del cóndilo interno y el punto más externo del cóndilo externo (Tabla 5). Dado que la tibia está fusionada a la fíbula en esta parte, el ancho exacto de la tibia no es de fácil medición.

17) Ancho distal de la tibia: distancia entre la faceta de articulación fibular y el margen interno de la tibia (Tabla 5).

18) Ancho del astrágalo: distancia entre el punto más externo de la faceta ectal y la punta del proceso odontoideo (Tabla 6).

19) Largo del astrágalo: distancia entre la faceta navicular y el límite posterior de la faceta discoidal (Tabla 6).

20) En el astrágalo se midieron largos y anchos de la faceta odontoidea y altura de la faceta navicular (Tabla 6).

21) En el calcáneo se midió el largo, ancho y alto (Tabla 7).

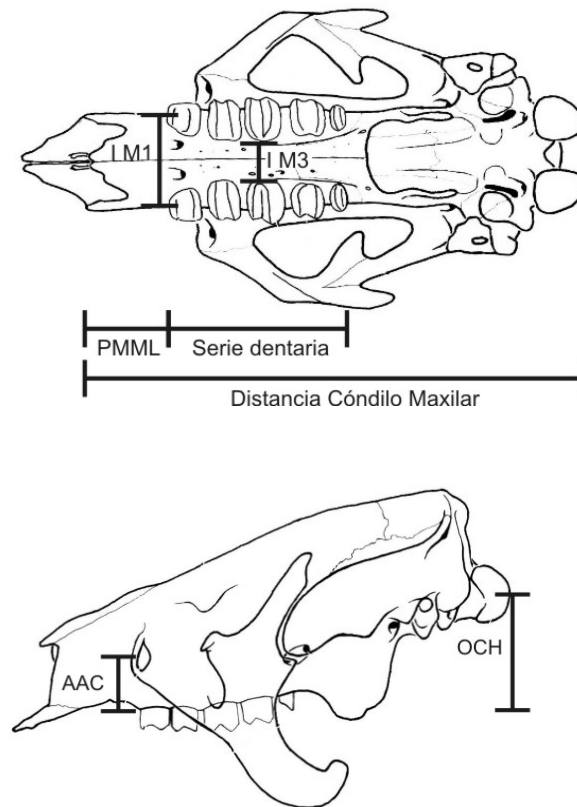


Fig. 2.1: Medidas craneanas utilizadas. Los segmentos indican las distancias medidas. AAC, altura del arco cigomático; I M1, ancho del paladar a nivel de la parte media de los M1; I M3, ancho del paladar a nivel de la cara interna de los M3; OCH, "Occipital Condyles Height" (De Iuliis, 1996).

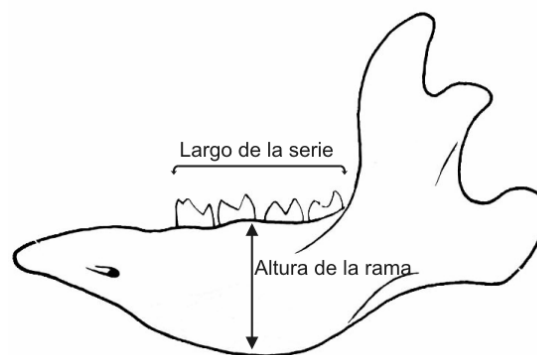


Fig. 2.2: Medidas mandibulares utilizadas.

## Índices utilizados

1) “Pre-Molariform Maxillary Lenght Index” (PMMLI) de De Iuliis (1996): De Iuliis (1996) utiliza este índice como una medida del largo del maxilar por delante del M1, respecto de la longitud total de la serie dentaria superior (LSS). Consiste en:  $PMMLI = (PMML/LSS, \times 100)$  cociente entre PMML y el largo de la serie dentaria superior, multiplicado por 100. Como fuera indicado, en este trabajo el PMML quedo definido como la distancia entre el borde anterior del M1 o su alvéolo y la porción más anterior del maxilar. Así, los valores de PMMLI obtenidos por De Iuliis (1996) y los aquí presentados (Tabla 1) no difieren sustancialmente, resultando estos últimos igualmente informativos acerca del grado en que se desarrolla el maxilar por delante del M1 o su alvéolo.

2) Índice de hipsodoncia (IH): (ver Zetti, 1964; McDonald, 1995; De Iuliis, 1996; Bargo, 2001b; Saint-André y De Iuliis, 2001). Este índice es comúnmente utilizado como indicador del grado de hipsodoncia. Se calcula como el cociente entre el alto de la rama horizontal y el largo de la serie dentaria inferior, multiplicado por 100 (Tabla 2). Cuanto mayor es el valor obtenido, mayor es el grado de hipsodoncia que presenta el espécimen. Es importante destacar que en algunos taxones (e. g. “*Plesiomegatherium*” *halmyronomum*) los valores obtenidos son altos, debido a que los molariformes están comprimidos anteroposteriormente, por lo cual se obtiene un valor del largo de la serie dentaria (inferior) bajo y por consiguiente un alto índice de hipsodoncia.

Otra forma de calcular el grado de hipsodoncia de los representantes de un taxón es: teniendo en cuenta la altura a la que se disponen los cóndilos occipitales, respecto del plano palatal del cráneo, y obtener el “Occipital Condyles Height” (OCH) de De Iuliis (1996). Lamentablemente sólo se conoce el cráneo completo de pocos taxones terciarios (“*Plesiomegatherium*” *halmyronomum*, *Pyramiodontherium bergi*, *Megatheriops rectidens*).

3) Índice de robustez del húmero (A/L): A/L es calculado mediante el cociente del ancho máximo distal del húmero y el largo total, multiplicado por 100 (Tabla 3).

## Análisis filogenético

La metodología denominada sistemática filogenética permite obtener una jerarquía de grupos naturales sobre la base de las relaciones de parentesco, que quedan establecidas

por el uso de caracteres derivados o apomórficos para agrupar los diferentes taxa sobre la base de ancestralidad común (Hennig, 1950, 1965, 1966).

La cladística parte de la premisa de que la similitud global entre los taxones no necesariamente indica relaciones de parentesco, ya que éstos pueden asemejarse entre sí y no compartir un ancestro común más próximo. El objetivo primario de realizar un análisis usando parsimonia es obtener un set de relaciones que expliquen de la manera más económica posible la distribución de los caracteres entre los taxa (Farris, 1983). Por su parte, Janvier (1984:55) considera: "The principle of parsimony, or simplicity, implies that, among several hypotheses of phylogenetic relationship, one chooses that which explains the data (distribution of homologies) in the most simple, or economical manner".

Los pasos seguidos en el análisis cladístico son:

1. Selección de los taxones
2. Selección de los caracteres
3. Construcción de la matriz
4. Obtención de cladogramas
5. Evaluación del soporte de los clados del árbol.

En este análisis se utilizaron 12 taxones: uno constituye el grupo externo ("outgroup") y los otros once constituyen el grupo interno ("ingroup"). Siguiendo a De Iuliis (1996) y Gaudin (2004) como grupo externo se utilizó *Planops*. El grupo interno está formado por los siguientes taxones: *Megathericulus patagonicus*, "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*, *Eomegatherium nanum*, *Megatheriops rectidens*, *Pyramiodontherium bergi*, *Pyramiodontherium brevirostrum*, *Pyramiodontherium scillatoyanei*, *Eremotherium laurillardi*, *Plesiomegatherium hansmeyeri*, *Megatherium tarijense* H. Gervais y Ameghino, 1880, y *Megatherium americanum*.

Se utilizaron trece caracteres esqueléticos, de los cuales seis son craneodentarios y siete postcraneales. La definición de los caracteres y sus respectivos estados son discutidos en el capítulo de filogenia.

Los caracteres utilizados fueron los siguientes:

Carácter 1: Compresión de los molariformes (De Iuliis, 1996, carácter 3).

- a) Molariformes comprimidos anteroposteriormente: 0.
- b) Molariformes no comprimidos (isodiamétricos): 1.



Carácter 2: Largo de la porción prementaria del maxilar.

- a) Porción prementaria del maxilar alargada: 0.
- b) Porción prementaria del maxilar corta: 1.

Carácter 3: Posición del m4 respecto del margen anterior del proceso coronario (modificado de De Luliis, 1996, carácter 4).

- a) Margen posterior del m4 delante del margen anterior del proceso coronario: 0.
- b) Margen posterior del m4 por detrás del margen anterior del proceso coronario: 1.

Carácter 4: Posición del borde posterior de la sínfisis mandibular respecto de la serie de molariformes inferiores (modificado de De Luliis, 1996, carácter 5).

- a) Margen posterior de la sínfisis mandibular por delante del m1: 0.
- b) Margen posterior de la sínfisis mandibular detrás de la cara anterior del m1: 1.

Carácter 5: Posición de la abertura posterior del canal mandibular (modificado de De Luliis, 1996, carácter 6).

- a) Abertura posterior del canal mandibular de posición lateral: 0.
- b) Abertura posterior del canal mandibular ubicada sobre el margen anterior de la base del proceso coronario: 1.
- c) Abertura posterior del canal mandibular de ubicación medial respecto de la base del proceso coronario: 2.

Carácter 6: Grado de hipsodoncia (modificado de De Luliis, 1996, carácter 7).

- a) Hipsodoncia baja: 0.
- b) Hipsodoncia media: 1
- c) Hipsodoncia alta: 2.

Carácter 7: En el húmero, desarrollo de la cresta deltopectoral (De Luliis, 1996, carácter 8).

- a) Húmero con cresta deltopectoral desarrollada: 0.
- b) Húmero con cresta deltopectoral reducida o ausente: 1.

Carácter 8: Robustez del húmero.

- a) Húmero grácil: 0.
- b) Húmero robusto: 1.

Carácter 9: En el fémur, desarrollo de la faceta patelar (modificado de De Iuliis, 1996, carácter 10).

- a) Faceta patelar desarrollada, central y conectada con ambos cóndilos: 0.
- b) Faceta patelar conectada sólo con el cóndilo lateral y desarrollada: 1.
- c) Faceta patelar conectada únicamente con el cóndilo lateral y muy reducida: 2.

Carácter 10: Forma de los márgenes medial y lateral del fémur (Saint-André y De Iuliis, 2001, carácter 5).

- a) Fémur con márgenes paralelos: 0.
- b) Fémur con márgenes cóncavos: 1.

Carácter 11: En el astrágalo ubicación de la faceta navicular (modificado de De Iuliis, 1996, carácter 11).

- a) 50% de la faceta navicular dorsal respecto del plano discoidal: 0.
- b) 33% de la faceta navicular dorsal respecto del plano discoidal: 1.
- c) Entre 33% y 0% de la faceta navicular dorsal respecto del plano discoidal: 2
- d) Parte dorsomedial de la faceta navicular en la misma línea (0%) que el plano discoidal: 3.

Carácter 12: En el astrágalo, ubicación de la porción ventral de la faceta fibular respecto de la faceta ectal (De Iuliis, 1996, carácter 12).

- a) Porción ventral de la faceta fibular en contacto con la faceta ectal: 0.
- b) Porción ventral de la faceta fibular no contacta la faceta ectal: 1.

Carácter 13: En el astrágalo, distancia entre la faceta ectal y la discoidal.

- a) Faceta ectal y discoidal separadas: 0.
- b) Faceta ectal y discoidal casi en contacto: 1.

El análisis de la matriz de datos se realizó mediante la aplicación de un algoritmo de simplicidad ("parsimony") (Crisci, 1982). Se utilizó el programa Tree Analysis Using New Technology (TNT), versión 1.0 (Goloboff et al., 2000). Para el análisis de la matriz de datos, se realizó una búsqueda exacta bajo pesos iguales, la regla de colapsamiento utilizada fue la de "minimun lenght". Los caracteres: grado de hipsodoncia (carácter 6) y en el astrágalo ubicación de la faceta navicular respecto del plano de la faceta discoidal (carácter 11) se analizaron como aditivos.

### Polarización

Por polarización se entiende la imposición de una dirección de cambio a los estados de los caracteres. Un carácter se considera polarizado cuando se ha establecido el estado plesiomórfico del mismo (Kitching et al., 1998). En su forma más simple, el criterio del “outgroup” para la determinación de la polaridad puede definirse de la siguiente manera: para un carácter dado con dos o más estado dentro de un grupo, el estado presente en grupos relacionados es el que es considerado como plesiomórfico (Watrous y Wheeler, 1981).

### Estimación del nivel de confianza de los clados

La estimación de confianza de los clados se realizó aplicando la técnica de “Bremer support” relativo. El “Bremer support” relativo (Goloboff y Farris, 2001) considera que no sólo deben tenerse en cuenta los caracteres que reafirman el árbol inicial (como es el caso en el “Bremer support” absoluto) sino que también deben considerarse aquéllos en contra de los grupos presentes. Los valores de “Bremer support” relativo varían entre 0 y 100, cuanto mayor es el valor de “Bremer support” relativo, mayor es el soporte que presenta el clado.

### 3. PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA

En este capítulo se da a conocer sintéticamente la procedencia geográfica y estratigráfica de los restos más importantes de megaterinos hallados en yacimientos asignables al Terciario de la Argentina. Fundamentalmente, se indica la procedencia geográfica y estratigráfica de los ejemplares tipo de cada taxón; lamentablemente, en muchos casos estos ejemplares pertenecen a colecciones antiguas, donde tales procedencias son, en general imprecisas. Además de aquéllas de los ejemplares tipo, se mencionan otras localidades donde también fueron hallados restos de ejemplares referidos a megaterinos.

Las formaciones geológicas representan unidades básicas de estudio, que se definen como un cuerpo de roca identificado por presentar ciertos rasgos litológicos y una posición estratigráfica determinada; además deben diferenciarse de los estratos supra e infrayacentes y ser mapeables (Código Argentino de Estratigrafía, 1992). Es de destacar que estas unidades son independientes de la variable temporal. Ameghino (1889) utilizó el término "Formación" asignándole, además del valor como unidad litoestratigráfica, un valor temporal, dado que en ellas incluyó sus "étages" (=Pisos), siguiendo la práctica dominante entonces en Francia.

El concepto de "South American Land Mammal Age" (SALMA) ha sido frecuentemente utilizado y discutido, (ver Pascual et al., 1965a; Marshall et al., 1983, 1984; Flynn y Swisher, 1995; Cione y Tonni, 1995a, 1995b, 1995c, 1996, 1999, 2001, 2005); sin embargo, no todos los afloramientos terciarios están bien estudiados y las relaciones bioestratigráficas y geocronológicas resultan sólo parcialmente conocidas. Por otra parte, como ya se adelantara, muchos de los materiales tipo de Megatheriinae tienen una información inadecuada acerca de su procedencia geográfica y los datos estratigráficos con los que se cuenta son igualmente vagos o erróneos.

La subfamilia Megatheriinae está bien representada en el registro paleontológico argentino, fundamentalmente en lo que respecta a taxones cuaternarios (i. e. *Megatherium*), pero medianamente en cuanto a aquéllos terciarios. Para la Argentina, los Megatheriinae tienen un biocrón que abarca el lapso entre la Edad Colloncurensis ("Friasense" sensu lato) de Patagonia (Mioceno medio) y la Edad Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano) durante la cual aún vivió *Megatherium americanum*.

En territorio argentino, los principales afloramientos terciarios portadores de restos de megaterinos se hallan en Patagonia (Santa Cruz, Chubut, Neuquén), Buenos Aires, Mendoza, Entre Ríos y en el Noroeste (Catamarca, La Rioja y probablemente Jujuy) (Fig. 3.1). También se han exhumado restos de megaterinos en sedimentos terciarios de otras

provincias (Río Negro, Santiago del Estero, Tucumán), pero en general son parciales y/o fragmentarios.

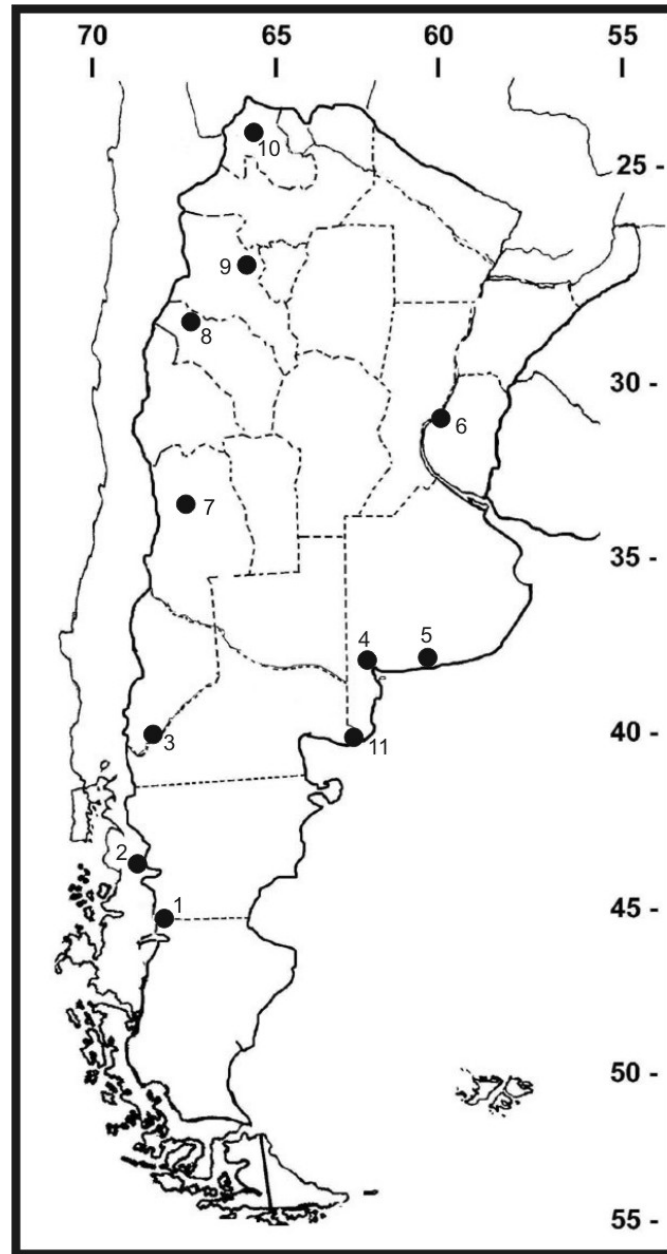


Fig. 3.1: principales localidades con restos de Megatheriinae terciarios: 1) Cerro Guenguel, río Fénix, Laguna Blanca, arroyo Pedregoso; 2) río Frías=Alto Río Cisnes (Chile); 3) Paso Flores; 4) Arroyo Chasicó; 5) río Quequén Salado; 6) "Conglomerado osífero"; 7) Huayquerías de San Carlos; 8) Sierra de Los Colorados; 9) Valle de Santa María; 10) Uquía; 11) Fm. Río Negro.

## Patagonia

Como fuera mencionado, los registros más antiguos de Megatheriinae se retrotraen al Mioceno medio de Patagonia, e incluyen los géneros del lapso "Friasense" (en sentido amplio), el cual estaría representado en América del Sur por tres faunas sucesivas, Colloncurense, Laventense y Mayoense (Flynn y Swisher, 1995). La fauna tipo y localidad tipo del Friasense (sensu estricto) se halla en la Formación Río Frías, a lo largo del Alto Río Cisnes, en el sur de Chile. Santiago Roth, entre 1897 y 1899, exploró el área en cuestión, que en aquel momento pertenecía a la República Argentina; los fósiles colectados se encontraban en el denominado río Frías; algunos años más tarde (1902) debido a cambios en los límites (relacionados con las cuencas hidrográficas de la región) entre estos países, el área del río Frías fue, y actualmente es, considerada como cabecera del Río Cisnes, en territorio chileno. En la Patagonia argentina, se han hallado restos de megaterinos en varias localidades ubicadas al norte del lago Buenos Aires (noroeste de la provincia de Santa Cruz); las unidades en cuestión han sido asignadas al "Friasense" (en sentido amplio); las localidades son: Cerro Guenguel, río Fénix (Santa Cruz); Laguna Blanca, arroyo Pedregoso, río Huemules, río Senguerr, río Mayo (Chubut); Paso Flores (Neuquén), entre otras (Fig. 3.2).



Fig. 3.2: Mapa con las principales localidades donde se colectaron megaterinos de Edad "Friasense" (sensu lato).

Roth, entre 1895-1896, colecta fósiles en las, por él denominadas, "Tobas de Collón Curá" (=Formación Collón Curá), cerca del arroyo Pichipicúm-Leufú en la provincia Neuquén. La fauna colectada es descrita por Roth (1898) y representa la primera procedente del "Friasense" (en sentido amplio) de la Argentina.

Ameghino (1904) describe restos colectados por Carlos Ameghino procedentes de Laguna Blanca (Lago Blanco) y río Fénix; y en 1906 da a conocer una lista de esta fauna, además de la encontrada por Roth en río Frías (Ameghino, 1906).

Poco después, Roth (1908) describe brevemente la geología de la región y Rovereto (1914) ilustra parte de los fósiles colectados.

Desde un principio se plantearon dudas y variantes en cuanto a las relaciones estratigráficas y nomenclaturales de las unidades “friasenses”. Ameghino (1906) utiliza el termino “Étage Friaseén” dentro de la “Formation Magellanienne” para la fauna colectada por Roth en 1897-1899 procedente de Alto Río Cisnes (Chile) (=Formación Río Frías); además, atribuye erróneamente las capas de Laguna Blanca y río Fénix al “Étage Rionégréen” de la “Formation araucanienne”, error que sería detectado más tarde por Kraglievich (v. infra).

Roth (1920) propone el termino Mayoense para los niveles fosilíferos de la cabecera de río Mayo (localidad tipo de la edad) y Laguna Blanca; también reconoce el “Piso Friasense” e incluye en él las faunas de las localidades de Alto Río Cisnes (Chile), río Guenguel, río Fénix y río Senguerr (Argentina).

Groeber (1929) utiliza el termino Colloncurense para las “Tobas de Collón Curá” descritas por Roth (1898).

Kraglievich (1930), a la vez que describe los fósiles procedentes de Alto Río Cisnes, río Huemules, río Senguerr, río Guenguel, Laguna Blanca y río Fénix, realiza los aportes más importantes hasta ese momento para la comprensión del lapso “Friasense” (posteriormente Edad Mamífero Friasense); cabe destacar que en el trabajo de Kraglievich (1930) el área explorada por Roth entre 1897 y 1899 (hoy Río Cisnes) sigue siendo denominada río Frías.

Kraglievich (1930) reconoce la “formación Friaseana” con tres horizontes sucesivos, desde el más antiguo al más moderno: Colloncurense de Groeber (1929), Friasense de Ameghino (1906) y Mayoense de Roth (1920), considerando que éstos representan estadios sucesivos que se interponen entre el Santacrucense (hoy Mioceno temprano) y el Chasiquense (hoy Mioceno tardío). Aunque el esquema original de Kraglievich ha sufrido cambios formales, el Colloncurense y el Mayoense son entendidos como representantes más temprano y más tardío del “Friasense” (en sentido amplio) (Bondesio et al., 1980a; Marshall et al., 1983).

Kraglievich (1930) incluye como representativos del Colloncurense los elementos faunísticos procedentes de la Formación Collón Curá; los del Friasense de Ameghino (1906) son aquéllos que proceden de Alto Río Cisnes (Chile) y los niveles fosilíferos inferiores de Laguna Blanca; para el Mayoense incluye los fósiles procedentes de los niveles superiores

de Laguna Blanca y parte de los afloramientos de río Senguerr, río Huemules, río Fénix y río Guenguel.

Cabrera (1939) describe un *Megatheriinae* procedente de Paso Flores, provincia de Neuquén, a la vez que menciona otros taxones procedentes de la misma unidad, que erróneamente correlaciona con el Santacrucense y que hoy se considera Colloncurense (Pascual et al., 1978; Bondesio et al., 1980a; Scillato-Yané y Carlini, 1998).

Pascual et al. (1978) incluyen una lista de vertebrados fósiles procedentes de la provincia de Neuquén, donde mencionan taxones hallados en la Formación Collón Curá.

Scillato-Yané (1978) reconoce un *Mylodontinae* de Edad Colloncurense, en la provincia de Río Negro.

Bondesio et al. (1980a) realizan un estudio de la Formación Collón Curá, donde señalan los fósiles hallados y mencionan sintéticamente las características de la formación en el área de Pilcaniyeu Viejo, provincia de Río Negro. En este trabajo se intentó una síntesis con listas faunísticas completas.

Vucetich (1984) realiza un estudio sobre los roedores del "Friasense", procurando dilucidar las relaciones existentes entre la diversidad de roedores de la Formación Santa Cruz, Formación Collón Curá y Formación Río Frías. Este trabajo y el de Bondesio et al. (1980a) son los primeros referidos a fauna del "Friasense" desde el de Kraglievich (1930).

Vucetich et al. (1993) debaten aspectos referidos a la fauna de roedores de la Formación Collón Curá, las relaciones de esta fauna de roedores con otras del lapso "Friasense"; asimismo discuten la antigüedad de la formación y aspectos paleoambientales relacionados.

Scillato-Yané y Carlini (1998) realizan aportes al conocimiento de la fauna de Xenartros del "Friasense" de Argentina; en lo que respecta a los Tardigrada, los autores consideran que se observa un cambio importante en su composición respecto del Santacrucense típico, por la diferenciación de los principales tipos "arauco-pampeanos" durante el transcurso del Colloncurense.

En lo que respecta a la antigüedad de los depósitos portadores de la fauna del "Friasense", Marshall et al. (1977) indican una antigüedad entre 14 y 15,4 Ma, calculada sobre la base de dataciones (K-Ar) hechas sobre concentrados de biotita y plagioclasas de una ignimbrita subyacente al horizonte portador de mamíferos de antigüedad Colloncurense en la Formación Collón Curá (a lo largo del río Collón Curá, en la provincia de Neuquén). Estos permitirían una correlación con la Edad Mamífero (Land Mammal Age) Barstovian en América del Norte (Marshall et al., 1977). Marshall et al. (1977, fig. 1) datan el "Friasense" (en sentido amplio) entre los 16 Ma y los 12 Ma. Por su parte, Rabassa (1979) indica una edad radimétrica de 15 Ma para la Formación Collón Curá.



Marshall y Salinas (1990) indican que la Formación Río Frías a lo largo de Alto Río Cisnes (Chile) es equivalente a la Formación Santa Cruz (Argentina), ambas de antigüedad Santacrucense (Fig. 3.3), basándose en tres hechos: 1) observaciones de la geología regional, 2) el grado de similitud de la fauna de marsupiales entre ambas (ver Marshall, 1990), 3) dataciones  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  en la base de la Formación dan una edad de 17 Ma, correlacionable con la Edad Santacrucense (15-18 Ma) según Marshall et al. (1986, fig. 5). Como resultado de lo expresado, Marshall y Salinas (1990) concluyen que el Friasense de Ameghino (1906) es, en realidad, más antiguo y no más moderno que el Colloncurensense, representando un sinónimo junior del Santacrucense, que tiene prioridad basándose en la fecha de publicación.

EDAD (Ma)	PERIODO	EPOCA	Edades Mamífero de Sudamérica			
			Patterson y Pascual (1972); Pascual y Odreman Rivas (1971, 1973)	Marshall et al. (1983)	Marshall (1985); Marshall et al. (1986)	Marshall y Salinas (1990)
-10  -15  -20  -25	TERCIARIO	MIOCENO	Tardío	Friasense	Montehermosense	Montehermosense
					Huayqueriense	Huayqueriense
				Chasiquense	Chasiquense	Chasiquense
			Medio	Santacrucense	Friasense	Colloncurensense
					Santacrucense	Santacrucense (=Friasense)
			Temprano	Santacrucense	Colhuehuapense	Colhuehuapense
				Colhuehuapense	Deseadense	Deseadense
				Colhuehuapense		

Fig. 3.3: Cronología del Mioceno de América del Sur. Modificado de Marshall y Salinas (1990, fig. 4).

Sin embargo, Vucetich et al. (1993) y Flynn y Swisher (1995) no creen que el Friasense de Ameghino (1906) se correlacione temporalmente con la parte más temprana del Santacrucense. Flynn y Swisher (1995:324) sobre un nuevo análisis realizado por Swisher de la muestra que para Marshall y Salinas (1990) indicaba una antigüedad de 17 Ma, obtienen ahora una edad de 16,5 Ma. Por otra parte, los autores, a base de resultados preliminares sobre secuencias en Estancia de Felton, Monte León y Monte Observación, señalan para el Santacrucense una rango de edad entre 16 y 17,5 Ma (Flynn y Swisher, 1995:325) (Fig. 3.4).

EDAD (Ma)	Periodo	Época	Edades mamífero de Sudamérica Flynn y Swisher (1995)
<div> --5           --10           --15           --20 </div>	TERCIARIO	PLIOCENO	Uquiense
			Chapadmalalense
			Montehermosense
		TARDÍO	Huayqueriense
			Chasicuense
			Laventense
		MEDIO	Mayoense
			Colloncureense
			Friasense
		TEMPRANO	Santacrucense
			Colhuehuapense

Fig. 3.4: Cronología del Terciario de América del Sur. Modificado de Flynn y Swisher (1995, fig. 3).

De lo antes expuesto se deduce que la asociación faunística procedente de Alto Río Cisnes (Chile) sería inmediatamente posterior a la asociación representativa de la Edad Santacrucense, o bien apenas existiría una superposición de 0,5 Ma entre ambas.

Scillato-Yané y Carlini (1998) consideran los fósiles exhumados en la Formación Santa Cruz de Edad Santacrucense y los exhumados en la Formación Río Frías de Edad Friasense. Por otra parte, mencionan que algunos xenartros de la Formación Cerro Boleadoras (NO de Santa Cruz) indicarían una antigüedad ligeramente menor a la Santacrucense.

Pascual y Odreman Rivas (1971) postulan un cambio sensible a nivel climático entre la Edad Mamífero Santacrucense y la Edad Mamífero Friasense, dado que disminuye el número de elementos indicadores de clima cálido. Por otra parte, Vucetich et al. (1993) indican condiciones húmedas y cálidas, similares a los de la Formación Santa Cruz, para el

momento de la sedimentación de la Formación Collón Curá basándose en la diversidad de micromamíferos y la presencia de nidos de insectos.

Los materiales tipo de la subfamilia Megatheriinae, procedentes del oeste de Patagonia son: *Megathericulus patagonicus* Ameghino, 1904, procedente de los niveles inferiores de Laguna Blanca, provincia de Chubut; *Megathericulus friasensis* Kraglievich, 1930, procedente, según este autor, de Río Frías, provincia de Chubut, hoy Alto Río Cisnes (Chile); *Megathericulus primaevus* Cabrera, 1939, procedente de Cañadon Ftamichi, a 5 km de Paso Flores, provincia de Neuquén; *Eomegatherium andinum* Kraglievich, 1930, procedente de Río Huemules y *Eomegatherium cabrerai* Kraglievich, 1930, ambos del Mayoense (Mioceno medio) de Patagonia; de la lectura del trabajo de Kraglievich (1930), surge que no es posible identificar la procedencia geográfica precisa de este último taxón, ya que es mencionado como procedente del "yacimiento de Laguna Blanca y río Fénix".

Bondesio et al. (1980a) indican que restos de *Megathericulus* se hallaron en río Fénix, Laguna Blanca, río Frías, en la localidad tipo de la Formación Collón Curá; y que restos de *Eomegatherium* se hallaron en río Huemules, Laguna Blanca y río Fénix.

Hirschfeld (1985) señala que la especie *Megathericulus primaevus* descrita por Cabrera (1939), que según dicho autor provenía de sedimentos santacruceses (Mioceno temprano), constituye el registro más antiguo de la subfamilia Megatheriinae; sin embargo, las sedimentitas de los que proviene el resto son en realidad colloncurenses (Mioceno medio) (Pascual et al., 1978; Bondesio et al., 1980a; Scillato-Yané y Carlini, 1998). Es evidente que la autora estadounidense desconoce toda la bibliografía posterior a Cabrera, en la que este error ya estaba corregido; pero la ocasión es buena para remarcar que hasta el momento no se han registrado Megatheriinae santacruceses ni en Argentina ni en el resto de América del Sur. Por su parte, Carlini et al., (2002, cuadro 1) señalan que tanto *Megathericulus patagonicus* como *Megathericulus primaevus* son de Edad Colloncureense.

Durante exploraciones y recolecciones paleontológicas producto de expediciones por parte del MLP-Duke University en los años 1990, 1992 y 2004 a los afloramientos de Cerro Guenguel (noroeste de la provincia de Santa Cruz) y arroyo Pedregoso (suroeste de la provincia de Chubut) se hallaron restos que fueron asignados a *Megathericulus patagonicus* (Scillato-Yané et al., 1993) y *Eomegatherium* sp. (Brandoni y Carlini, 2004). Éstos fueron hallados en capas de la Formación Río Mayo, que se ubica por encima de niveles conglomerádicos de la Formación Arroyo Pedregoso y por debajo de niveles conglomerádicos de la Formación Chalía. Dataciones de una toba por debajo de los niveles fosilíferos, indican una edad Ar39/Ar40 cercana a 11,5 Ma, esto es, coincidente con el Mayoense (Brandoni y Carlini, 2004).

Fuera de territorio argentino, se menciona un *Megatheriinae* indeterminado del Laventense (Mioceno Medio) de Colombia (Hirschfeld, 1985:47-49), que la autora considera próximo a *Eomegatherium nanum* (Burmeister, 1891) Kraglievich, 1926 (= *Promegatherium* para Hirschfeld, 1985); a éstos debe sumarse *Megathericulus friasensis* que está en Chile y que en mi opinión no es un megaterino (v. infra).

### **Región Chaco-Bonaerense**

En el sudoeste de la provincia de Buenos Aires afloramientos asignables al Mioceno tardío afloran en la región del arroyo Chasicó. En esta localidad, tipo de la Edad Chasiquense, se encuentra la Formación Arroyo Chasicó, dividida en dos miembros: el Miembro Vivero y el Miembro Las Barrancas (Fidalgo et al., 1979). Particularmente los afloramientos se observan en el curso inferior del Arroyo Chasicó y sus tributarios, en la laguna Chasicó, en las Salinas Chicas, la laguna El Salitral, etc. (Fidalgo et al., 1979; Fidalgo y Porro, 1980). Las primeras informaciones sobre este yacimiento se deben a Cabrera (1928); unos años más tarde, la formación recibió el nombre de “Horizonte chasicoense” (Kraglievich, 1930, 1934). Luego Reig (1957) la denominó “formación Chasicó”; finalmente, Pascual (1961, 1965), Pascual et al. (1965a), Fidalgo y Porro (1980), la denominan de acuerdo a las reglas del Código de Nomenclatura Estratigráfica (1992) como Formación Arroyo Chasicó.

El miembro Vivero está constituido por limolitas arcillosas de color amarillo a castaño rojizo y se distribuye en la parte inferior de las barrancas del Arroyo Chasicó; el Miembro Las Barrancas se ubica por encima del anterior en transición y está conformado por depósitos limoarenosos a arena limosas, poco compactados, de color amarillento a grisáceo. (Fidalgo y Porro, 1980). En el Miembro Vivero se reconoce la biozona de *Chasicotherium rothi* Cabrera y Kraglievich; y en el Miembro Las Barrancas la biozona de *Chasicotatus ameghinoides* Scillato-Yané. Sobre éstas se fundan las bases estratigráficas de la Unidad Viverense (Chasiquense inferior) y la Unidad Barranquense (Chasiquense superior) respectivamente, que se depositaron durante la parte más temprana del Mioceno tardío (Tonni et al., 1998).

Bondesio et al. (1980b) y Marshall et al. (1983) refieren a la Edad Chasiquense varias formaciones ubicadas fuera de la provincia de Buenos Aires, entre las cuales se destaca la Formación Chiquimil, en Puerta de Corral Quemado y en el Valle de Santa María, provincia de Catamarca, la Formación Huachipampa (partim) de la provincia de San Juan y la Formación Las Mulitas de la provincia de San Luis.

Cione et al. (2000) consideran que parte de los restos de vertebrados encontrados en el “Conglomerado osífero”, de la Formación Ituzaingó, provincia de Entre Ríos, podrían ser referidos a la Edad Chasicuense.

Schultz et al. (1998, 2002, 2004) datan “escorias” de la Formación Arroyo Chasicó en alrededor de 10 Ma; por otra parte, se han estimado distintas edades similares basadas en la secuencia estratigráfica. Marshall et al. (1977, fig. 1) indican una antigüedad entre 8 y 10 Ma; Marshall et al. (1983:74) señalan entre 9 y 10,5 Ma; Marshall y Salinas (1990, fig. 4), teniendo en cuenta las dataciones para los niveles superiores del Mayoense e inferiores del Huayqueriense, estiman entre los 9 y los 12 Ma; Flynn y Swisher (1995, fig. 3) se inclinan por una antigüedad entre 9 y 10 Ma (Fig. 3.4).

Zarate et al. (2003) indican que ciertos aspectos litológicos observados no avalan los criterios empleados hasta ahora para definir e identificar los miembros Vivero y Las Barrancas de la Formación Arroyo Chasicó. Lo cual plantea dudas sobre la procedencia estratigráfica exacta de los fósiles exhumados y la necesidad de ajustar el significado de las unidades bioestratigráficas establecidas.

Cabrera (1928) describe el ejemplar tipo de “*Plesiomegatherium*” *halmyronomum*, cuyos restos probablemente provengan del Miembro Vivero, pero la exacta procedencia no se conoce; no obstante, Cattoi (1966) refiere a esta especie material hallado en el Miembro Vivero.

También en la provincia de Buenos Aires, en la zona del bajo curso y desembocadura del Río Quequén Salado, se han hallado restos asignados a un megaterino: *Megatherium istilarti* Kraglievich, 1925b, procedente de la barranca izquierda del citado río, aguas arriba del pueblo de Oriente. Frenguelli (1928) es el primer autor que menciona la existencia de sedimentos referidos al Plioceno en la mencionada región. Kraglievich (1934) designa el conjunto de mamíferos exhumados en las barrancas de río Quequén Salado como “Fáunula Irenense”; los restos colectados, proceden de las cercanías de la localidad de Irene, en el partido de Coronel Dorrego. Reig (1955) denomina los sedimentos portadores de la “Fáunula Irenense” Kraglievich (1934) como “Formación Irene”.

Con respecto a la antigüedad de la “Formación” Irene, las primeras hipótesis corresponden a Frenguelli (1928); Kraglievich (1934) la considera un poco más antigua que el Chapadmalalense; Reig (1955:66) la refiere a una edad “Montehermosiana, Plioceno superior”. Por su parte, Pascual et al. (1965b) correlacionan el “Irenense” con la Formación Montehermoso; aunque en otra oportunidad, uno de los autores, la correlaciona con la Formación Chapadmalal (Pascual, 1965; Pascual et al., 1965a). Por su parte, Goin et al. (1994) sugieren que, del análisis de vertebrados recuperados de la “Formación” Irene, resulta imposible una asignación cronológica exacta, dado que el registro de algunos

mamíferos sugeriría su correlación con la Formación Montehermoso, pero existen otros que indicarían una correlación más directa con la Formación Chapadmalal (sensu Kraglievich, 1952). Por otra parte, Verzi et al. (2003:236) señalan: "De acuerdo a estos resultados, los niveles de la "Formación" Irene portadores de *X. ellipticus* (en las localidades de Irene, Arroyo Indio Rico, Paso del Médano, Oriente) no podrían ser más modernos que el Mioceno tardío".

### Región Mesopotámica

En los afloramientos asignados al Terciario de la provincia de Entre Ríos, los restos de Megatheriinae son frecuentemente hallados en el denominado "Conglomerado osífero" de la Formación Ituzaingó. Los afloramientos de la Formación Ituzaingó se extienden desde la ciudad homónima (provincia de Corrientes) hasta el norte de la ciudad de Paraná (Provincia de Entre Ríos), aflorando a lo largo de las barrancas del río Paraná y en diversos ríos y arroyos de las provincias de Corrientes y Entre Ríos. De Alba (1953) establece la localidad tipo de la Formación Ituzaingó en la cercanía de la ciudad de Ituzaingó, provincia de Corrientes, donde el afloramiento, aunque pequeño, es representativo.

Los fósiles no son frecuentes en la Formación Ituzaingó de la provincia de Corrientes; principalmente se han hallado restos de plantas, invertebrados dulceacuícolas y palinomorfos (Herbst, 2000). En lo que respecta a restos de vertebrados fósiles, éstos proceden de los niveles inferiores de la Formación Ituzaingó, en particular del estrato basal informalmente conocido como "Mesopotamiense" o "Conglomerado osífero" (Frenguelli, 1920a); el cual aflora de manera discontinua a lo largo de las barrancas del río Paraná, desde las proximidades de la ciudad homónima al sur y hasta la localidad de Pueblo Brugo al norte. Entre las localidades más prospectadas se encuentran Bajada La Celina, Toma Vieja y Villa Urquiza (Fig. 3.5).

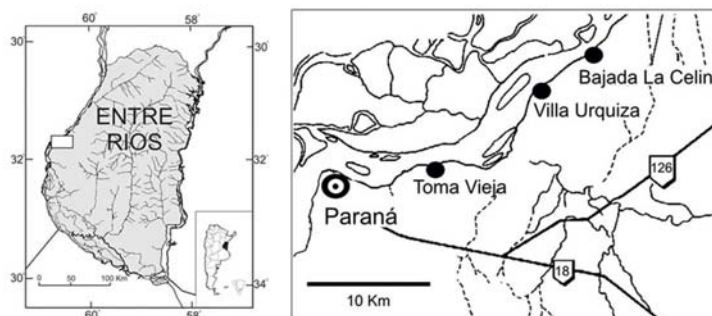


Fig. 3.5. Principales localidades donde aflora el "Conglomerado osífero".

El “Conglomerado osífero” es claramente visible en aquellos lugares en los que se observa la discordancia que separa la Formación Paraná, infrayacente y de origen marino (Bravard, 1858), de los niveles areno-arcillosos y conglomerádicos de la Formación Ituzaingó (Fig. 3.6). Presenta un espesor variable y está caracterizado por contener niveles de gravillas cuarzosas, clastos de arcilla y calcedonia, así como numerosos huesos y dientes a menudo fragmentados y disociados, pertenecientes en su mayoría a vertebrados continentales y marinos; el material que los cementa es una arcilla arenosa impregnada de óxido de hierro y manganeso, que le otorga un color amarillento a ocráceo (Frenguelli, 1920a). El estado de fosilización es muy característico: los restos son pesados, duros, están impregnados por infiltraciones síliceas y ferruginosas; además, se encuentran manchados por el óxido de manganeso. Las características mencionadas permiten diferenciarlos de los restos procedentes de formaciones superiores y facilitan su reconocimiento aun cuando no se encuentren “in situ” sino mezclados al pie de la barranca.

Carlini et al. (2000), señalan que la base de la Formación Ituzaingó está normalmente vinculada con el desarrollo de una costra ferruginosa y manganesífera que se considera implicó exposición subaérea en un determinado lapso del Mioceno tardío. Esta etapa es posterior a la fase regresiva del mar “Paranense” y estuvo vinculada al desarrollo de sistemas fluviales que, bajo condiciones climáticas cálidas, drenaban la región.

El término ya en desuso de “Piso Mesopotamiense” o simplemente “Mesopotamiense” estuvo ampliamente generalizado en la literatura de la paleontología de vertebrados para denominar la Formación Ituzaingó; fue utilizado por primera vez por Doering (1882). (Frenguelli 1920a:83) emplea el término “Mesopotamiense” para designar únicamente los por él denominados “Conglomerados osíferos” (sic). Cozzuol (1993) propone definir el “Mesopotamiense” como una unidad formal correlacionada con el Mioceno tardío, proponiendo como área tipo las barrancas orientales del río Paraná, entre Pueblo Brugo y Arroyo Antoñico.

Aceñolaza (1976) asigna el conjunto de la Formación Ituzaingó al Plioceno, incluyendo el “Mesopotamiense”. Pascual y Odreman Rivas (1971, 1973) lo consideraron así, con la importante salvedad de que estos autores utilizaban entonces el concepto de “Plioceno largo”, con base en 10 Ma. Pascual (1970) y Pascual y Odreman Rivas (1971) indican que la fauna del “Mesopotamiense” tiene afinidades con aquella de Edades Mamífero Chasiyuense, Huayqueriense y Montehermosense; e inclusive consideran que habría formas, que interpretan como removidas de su lecho original y redepositadas, de Edad Mamífero Santacruceño. Por su parte, Bondesio et al. (1980b) y Scillato-Yané (1980, 1981), entre otros, han reconocido (sobre la base de los mamíferos fósiles) afinidades de los taxones del “Conglomerado osífero” con aquéllos de los pisos/edades Chasiyuense,

Huayqueriense y Montehermosense, hoy referidas al lapso Mioceno tardío-Plioceno temprano. Sin embargo, todos los autores, han coincidido en señalar que la mayor cantidad de formas se vinculan con aquéllas propias del piso Huayqueriense (Mioceno tardío).

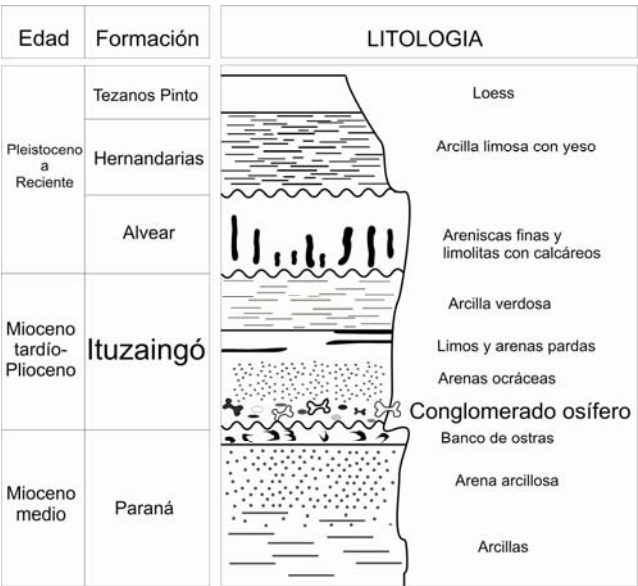


Fig. 3.6: Perfil estratigráfico de los alrededores de la ciudad de Paraná (modificado de Aceñolaza, 1976).

Cione et al. (2000), de acuerdo a los restos de vertebrados hallados en el “Conglomerado osífero” y las relaciones estratigráficas existentes, proponen una mayor afinidad con el Huayqueriense y lo consideran correlacionable con el Tortoniano de la escala internacional. Por otra parte, en la mencionada publicación se encuentra una lista completa y actualizada de vertebrados fósiles registrados en el “Conglomerado osífero” de la Formación Ituzaingó.

Bidegain (1993, 1999), sobre la base de estudios paleomagnéticos, indica una antigüedad plioleistocena para la Formación Ituzaingó. Herbst (2000) considera que la base de la Formación Ituzaingó tiene una antigüedad Plioceno Medio-Superior. Sin embargo, cabe señalar que las hipótesis cronológicas de estos dos autores no responden en absoluto a toda la evidencia paleontológica conocida.

En lo que respecta a las especies de megaterinos hallados en estos sedimentos, la validez de varias de ellas es discutida; hasta el momento se han reconocido los siguientes géneros: *Pliomegatherium*, *Promegatherium*, *Eomegatherium*, *Pyramiodontherium* y *Megatherium*. Fuera de territorio argentino, Kraglievich (1932:289) erige *Eomegatherium*



*nanum uruguayense*, procedente de las barrancas de San Gregorio en el Departamento de San José, República Oriental del Uruguay, en sedimentos "mesopotamienses" (ver Kraglievich, 1932:274). También procedentes de las barrancas de San Gregorio, Mones (1988) describe restos que atribuye a *Pliomegatherium* y *Plesiomegatherium*.

### **Región Subandina**

Las denominadas Huayquerías de San Carlos de la provincia de Mendoza representan una de las áreas de las que la información con que se cuenta es vaga, a pesar de recientes contribuciones (Yrigoyen, 1994). En las primeras décadas del siglo XX, De Carles (1911) realiza colecciones en dicha región; estudios posteriores se deben a Rovereto (1914). El término "huayqueriense" lo utiliza por primera vez Kraglievich (1934) para referirse al material procedente de las Huayquerías de Mendoza; Simpson (1940) sugiere que el término "Huayquerian" sea utilizado en reemplazo del Araucanense de Riggs y Patterson (1939). Sin embargo, Simpson (1974:4) considera que los estratos mendocinos son distintos de aquéllos de Edad Huayqueriense aflorantes en el valle de Santa María, provincia de Catamarca.

El único Megatheriinae conocido procedente de esta región es *Megatheriops rectidens* (Rovereto, 1914).

### **Región del Noroeste**

En sedimentitas asignables al Terciario del Noroeste de la República Argentina, se han hallado restos de Megatheriinae en las provincias de La Rioja, Catamarca, Tucumán y Jujuy; sin embargo la exacta procedencia de muchos restos es incierta.

#### La Rioja

En la provincia de La Rioja, en sedimentos asignables al Plioceno, se han encontrado restos de Megatheriinae en la Formación Toro Negro, que aflora en el borde occidental de la Sierra de Los Colorados, en el noroeste de la provincia de La Rioja. Esta formación se apoya sobre el Miembro superior de la Formación Vinchina (Turner, 1964) y está compuesta por areniscas de grano fino, conglomerados, arcilitas y tobas de variados colores. No se observa discordancia angular entre esta unidad y la Formación Vinchina,

pero sí existiría una discordancia erosiva en la base de la Formación Toro Negro (Ramos, 1970). La Sierra de Los Colorados es atravesada por varias quebradas: quebrada de La Troya, quebrada de Las Torrecitas, quebrada del Yeso y quebrada de Los Pozuelos (Fig. 3.7).

Los restos asignados a *Pyramiodontherium scillatoyanei* De Iuliis, Ré y Vizcaíno, 2004 (Fig. 3.8), fueron hallados en la parte más alta del miembro inferior, en una pequeña quebrada que desemboca en la quebrada de Las Torrecitas, a 5 km de la confluencia de ésta con la quebrada de La Troya; otros restos asignados a un megaterino provienen del Km 20,400 del camino entre Vinchina y Jagüel (Ramos, 1970).

Ramos (1970) divide la Formación Toro Negro en dos miembros, uno inferior cuyo espesor varía entre los 1.800 y 3.700 metros, caracterizado por el predominio de areniscas limosas; y otro superior, cuyo espesor varía entre los 750 y 1.600 metros, caracterizado por la presencia de conglomerados. En lo que respecta a la edad de la formación, Ramos (1970) la correlaciona con la Edad Huayqueriense; según Rodríguez Brizuela (2003), el registro paleontológico sugiere una Edad Monterhemosense-Chapadmalalense. Por su parte, De Iuliis et al. (2004) indican que los restos de *Pyramiodontherium scillatoyanei* se ubican entre los 3,11 y 3,04 Ma (Fig. 3.9).

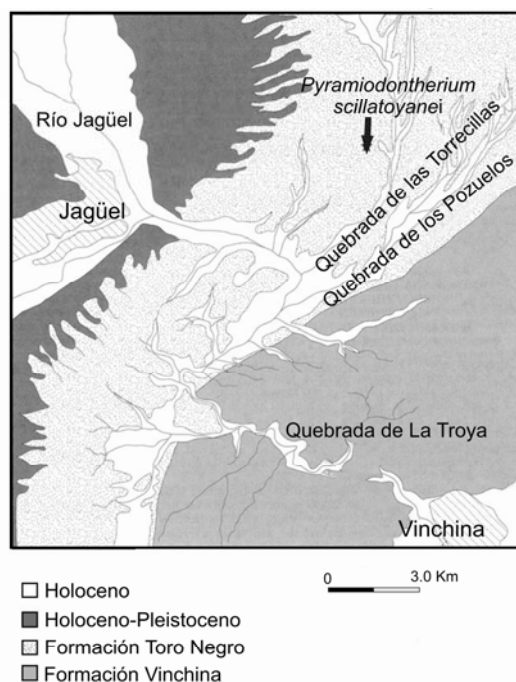


Fig. 3.7: Mapa de ubicación de la Formación Toro Negro (provincia de La Rioja) (Modificado de De Iuliis et al., 2004, fig. 1).



Fig. 3.8: Restos fósiles de *Pyramiodontherium scillatoyanei* antes de su exhumación en las cercanías de la Quebrada de Las Torrecitas. Imagen obtenida de Ramos (1970:373).

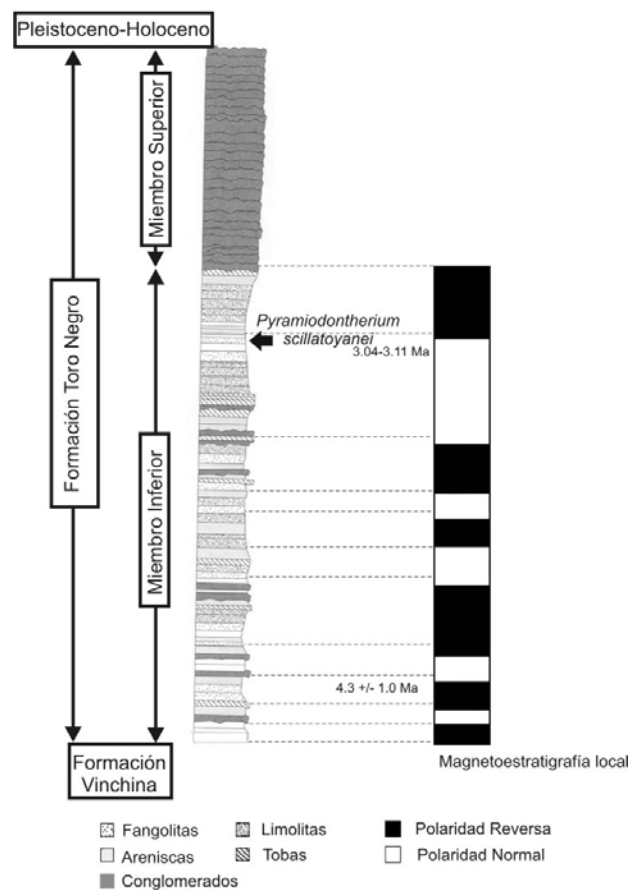


Fig. 3.9: Perfil estratigráfico y columna de polaridad magnética de la Formación Toro Negro (modificado de De Iuliis et al., 2004: fig. 2).

Finalmente, Rodríguez Brizuela (2003) infiere para el lapso de depositación de la unidad, condiciones climáticas árido-secas que cambian a templado-cálidas; áreas de vegetación herbácea y arbustiva y formaciones más o menos cerradas.

### Catamarca

Pese a la existencia de importantes contribuciones (Riggs y Patterson, 1939; Cabrera, 1944; Peirano, 1956; Marshall y Patterson, 1981; Bossi y Palma, 1982, etc.), restan algunas dudas acerca de la bioestratigrafía y cronología de los sedimentos neógenos de los valles intermontanos de la provincia de Catamarca, especialmente referidas a la procedencia precisa de los fósiles de antiguas colecciones, su distribución cronológica y la correcta identificación de numerosos taxones allí representados.

En 1889, Adolfo Methfessel realiza una colección de vertebrados fósiles en el bajo de Andalhuala y adyacencias en el Valle de Santa María, localidad ubicada al suroeste de Chiquimil, provincia de Catamarca. Los fósiles colectados por Methfessel fueron estudiados por Moreno y Mercerat (1891). Algunos años más tarde, Rovereto (1914) describe otros especímenes colectados en años anteriores. En 1926 una expedición del Field Museum of Natural History de Chicago realiza una importante colección de fósiles en el Valle de Santa María y en la zona de Puerta de Corral Quemado, ubicada a 100 km al suroeste del Valle de Santa María; Rudolf Stahlecker realiza los estudios estratigráficos y los resultados de la expedición son publicados por Riggs y Patterson (1939). Cabrera (1928, 1937, 1944) describe material colectado por expediciones del Museo de La Plata en Puerta de Corral Quemado, La Ciénaga, Las Juntas y Loma Negra, provincia de Catamarca. Una importante colección de fósiles y un estudio estratigráfico del área se deben a Peirano (1945, 1946, 1956). Marshall y Patterson (1981) proveen una lista de localidades donde fueron exhumados fósiles en parte del Noroeste de la Argentina.

Para la provincia de Catamarca, Riggs y Patterson (1939) reconocen una serie de unidades miopliocenas portadoras de diferentes faunas de mamíferos; identifican cinco unidades, desde la más antigua a la más moderna: Calchaquí, Chiquimil B, Chiquimil A, "Araucanense" y Corral Quemado (Fig. 3.10); de ellas nos interesan particularmente el "Araucanense" y Corral Quemado, por ser las que han provisto restos de Megatheriinae. Aunque las cinco unidades son registradas por Riggs y Patterson (1939) tanto en el área de Chiquimil como en el área de Puerta de Corral Quemado, las colecciones y estudios del "Araucanense" se realizaron fundamentalmente en el área de Chiquimil, donde la unidad tiene un mayor espesor; las colecciones y estudios de los niveles de Corral Quemado se

llevaron a cabo sólo en el área de Puerta de Corral Quemado (Riggs y Patterson, 1939). Sin embargo, Peirano (1956) no acepta la subdivisión y nomenclatura propuesta por Riggs y Patterson (1939) y considera que en el Valle de Santa María existe una única unidad denominada “Araucanense”, que podría ser dividida en un “Araucanense superior” y un “Araucanense inferior” (Fig. 3.10).

Los terminos “Araucanense”, “Araucano”, "Araucaniano", “estratos Araucanos” o similares, se ha aplicado a estratos ubicados en el Grupo Famatima, provincia de Río Negro, por otra parte, “Araucano” es el nombre de una tribu indígena y no de un área geográfica, por lo tanto es hoy formalmente inválido (Código Argentino de Estratigrafía, 1992). Estos “estratos Araucanos” (en Catamarca y Tucumán) son estudiados en casi todos los trabajos antiguos (e. g. Rovereto, 1914) como si se tratara de una única entidad estratigráfica y faunística, con el molusco bivalvo “*Corbicula*” *stelzneri* Doering, 1882, como fósil característico (Marshall y Patterson, 1981); sin embargo, el “Araucano” típico de Rovereto (1914) es más moderno que el “Araucano” original de Doering (1882), quien lo ubica entre el “Patagoniano” y el “Pampiano”.

Riggs y Patterson (1939) reconocen una diferencia en la composición faunística entre el “Araucanense” y Corral Quemado; sin embargo, Cabrera (1944:7) no acepta la existencia de dicha diferencia, argumentando que se reconocen las mismas especies de gliptodontes en los dos horizontes. Asimismo, indica que el 50% de los taxones enumerados por Riggs y Patterson (1939) se encuentran en ambos horizontes. Estudios posteriores (Pascual y Odreman Rivas, 1971; Marshall y Patterson, 1981) parecen confirmar parcialmente el esquema de Riggs y Patterson (1939) y no el de Cabrera (1944), pero prácticamente no incluyen ningún dato nuevo en cuanto a la distribución estratigráfica de especies de megaterinos.

Doering (1882)	F. Ameghino (1906), Rovereto (1914), L. Kraglievich (1934)	González Bonorino (1950)	Frenguelli (1930 a, b; 1937)	Riggs y Patterson (1939)	J. L. Kraglievich (1952)	Peirano (1956)	Galvan y Ruiz Huidobro (1965), Huidobro (1966, 1972)	Simpson (1974)
				Corral Quemado	Corral Quemado			Corral Quemado
	Araucanense (Araucanéen, Araucanian, Estratos Araucanos)	Araucano (Araucanense)	Araucaniano Superior Medio Inferior	Araucanense Chiquimil A Chiquimil B	Andalhualá Chiquimil	Araucanense Superior Araucanense Inferior	Andalhualá Superior Andalhualá Inferior Loro Huasi Las Arcas San José Saladillo	Andalgalá Chiquimil A Chiquimil B Calchaquí
Araucano (upper part only)		Calchaqueño (Calchaquense)	Santamariano (superior)	Calchaquí	Calchaquí	Calchaquense		

Fig. 3.10: Desarrollo histórico de la nomenclatura estratigráfica utilizada en el Terciario tardío del Valle de Santa María. Modificado de Marshall y Patterson (1981, fig. 5).

El nombre “piso de Andalhuala”, hoy Formación Andalhuala, fue utilizado por primera vez por Rassmus (1919:184) para designar a las rocas del “Araucanense” de Catamarca. Jorge Kraglievich (1952) utiliza el nombre “Andalhualá” restringiéndolo al “Araucanense” de Riggs y Patterson (1939); simultáneamente Reig (1952) utiliza, para los mismos estratos, el nombre “Formación Andalgalá”. Este hecho generó cierta confusión en varios trabajos posteriores, donde se utilizaron nombres semejantes (e. g. Andalhuala, Andalhualá, Andagualá, Andalgalá) para el “Araucanense” de Catamarca. La confusión es un tanto comprensible para quien no está familiarizado con el área, dado que los nombres responden a dos localidades existentes en la provincia de Catamarca: una, Andalhuala (no Andalhualá) en el departamento de Santa María; otra, Andalgalá en el departamento de Belén. Hoy sabemos que los estudios faunísticos se realizaron en la primera. Sin embargo, el perfil tipo de la formación aflora en la localidad de Entre Ríos (o Chiquimil) (Bossi y Palma, 1982).

La definición formal de la Formación Andalhuala fue realizada por Galván y Ruiz Huidobro (1965), quienes la dividen en dos miembros (Fig. 3.10): uno superior, compuesto por arenas y arcillas con niveles conglomerádicos y horizontes tobáceos en la parte superior; otro inferior, compuesto por arenas de grano fino y arcillas, presentando paquetes de yeso. Bossi y Palma (1982) y Bossi et al. (1987) redefinen la formación, precisan sus límites estratigráficos, extensión geográfica y contenido y distribución de vertebrados fósiles.

Según Bossi y Palma (1982) la Formación Andalhuala constituye la más importante y potente unidad del conjunto correspondiente al grupo Santa María, e incluye la mayor parte de los niveles tradicionalmente denominados “Araucanense”. Bossi et al. (1993), indican que la formación puede ser dividida en tres secciones a base de la litología y la dirección de paleocorrientes; además, mencionan que la sección superior incluye la toba de 3,53 Ma que se toma como límite superior de la formación.

Kleinert y Streckert (2001) realizan un estudio de paleosuelos y paleoambiente en el Noroeste argentino; respecto a la formación Andalhuala, indican que los paleosuelos están poco desarrollados y que se caracterizan por presentar rizolitos y nódulos de carbonatos.

Pascual y Odreman Rivas (1973) y Marshall et al. (1983) consideran los estratos “Araucanenses” como de Edad Mamífero Huayqueriense y los de Corral Quemado como de Edad Mamífero Montehermosense; Simpson (1974:5), opina que no existe diferencia entre ellos y que ambos son de antigüedad Huayqueriense.

La Formación Corral Quemado, tiene su perfil tipo en el área de Puerta de Corral Quemado, donde afloran aproximadamente 200 metros de conglomerados polimícticos. Las relaciones de contacto con la Formación Andalhuala son poco claras (Bossi y Palma, 1982). La formación constituye una secuencia conglomeradita, castaña clara, estratificada en capas

tabulares lenticulares con intercalaciones de areniscas finas y niveles tobáceos (Bossi et al., 1993).

En lo que atañe a los restos de megaterinos hallados en la provincia de Catamarca, pertenecientes a especies del género *Pyramiodontherium*, los restos de los ejemplares tipo proceden del Bajo de Andalhuala, cerca de la localidad homónima, ubicada en el Valle de Santa María, al sur de Chiquimil. Los materiales tipo de *Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium brevirostrum* están depositados en colecciones antiguas del Museo de La Plata, obtenidas cuando aún no se había planteado la distinción entre "Araucanense" (Formación Andalhuala) y Formación Corral Quemado. En consecuencia, las asignaciones se refieren inevitablemente a lo que podríamos denominar "Araucanense" sensu lato (= sensu Cabrera, 1944), es decir, Formación Andalhuala + Formación Corral Quemado. Sin embargo, teniendo en cuenta que Riggs y Patterson (1939, fig. 1) y Marshall y Patterson (1981, fig. 6) indican que el género *Pyramiodontherium* procede de la Formación Andalhuala en Chiquimil y de la Formación Corral Quemado en el área de Puerta de Corral Quemado. Teniendo en cuenta que en el Bajo de Andalhuala (Chiquimil) la unidad más importante es la Formación Andalhuala, es probable que en definitiva los materiales tipo de *Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium brevirostrum* procedan de ésta y no de la Formación Corral Quemado, también aflorante en el área, pero donde no se han hecho colecciones (Marshall y Patterson, 1981).

Por otra parte, Carlos Ameghino (1919:153) y Kraglievich (1934:118) señalan que restos de megaterinos, hoy atribuibles a *Pyramiodontherium bergi*, fueron hallados en el "Araucanense" de la región de Tiopunco, provincia de Tucumán. Por su parte, Kraglievich (1931b) señala que otros restos de *Pyramiodontherium bergi* fueron hallados en el Plioceno inferior de la provincia de Tucumán

### Jujuy

Para el Terciario de la provincia de Jujuy, se ha descrito *Plesiomegatherium hansmeyeri* (Roth, 1911); pero en el trabajo original no se indica la procedencia exacta del resto. Cabrera (1928:341) señala que se hallaron en la "Altiplanicie de Abra Pampa, Jujuy, formación casi seguramente Araucana".

Rovereto (1914) introduce una seria duda acerca de la procedencia precisa de los restos asignados a *Plesiomegatherium hansmeyeri*, duda que adquiere mayor fundamento si tenemos en cuenta que fueron recogidos por Hauthal en el curso de su viaje a Bolivia (Roth, 1911). Rovereto (1914:20) indica: "Otra localidad en que se hallaría el araucano fosilífero es

Abra Pampa, en la región de la Puna. Sobre unos restos fósiles, que se creyeron procedentes de esta localidad, estableció Roth su género *Plesiomegatherium* con la especie *P. Hans Meyeri*. Dado que el mismo género se encuentra en el araucanense típico con la especie *P. Burmeisteri*, el yacimiento de Abra Pampa podría atribuirse al mismo periodo; pero se me asegura que allí faltan en absoluto estratos fosilíferos y que el ejemplar de *Plesiomegatherium* que dicen haberse hallado ahí, procede en cambio de la base de la Formación Tarija". Ante esta afirmación, la procedencia exacta de los restos asignados a *Plesiomegatherium hansmeyeri* es al menos dudosa.

Para la región de Uquía, Castellanos (1923) definió el "Piso Uquiense" como aquél que incluía los sedimentos de fauna supuestamente "post-chapalmalense". Así, Castellanos creó el término que posteriormente fue incluido en la "Edad Uquiana" por Kraglievich (1930) y en la "Edad Mamífero Uquiense" por Pascual et al. (1965a).

Kraglievich (1930) consideraba que su "Uquiense" (Plioceno medio según Kraglievich, 1930) es posterior al "horizonte" Chapadmalalense (Plioceno inferior según Kraglievich, 1930) y anterior al Ensenadense (Plioceno Superior según Kraglievich, 1930).

Por otra parte, respecto de la ubicación temporal del "Uquiense", Kraglievich (1934:116) señala: "De los 15 géneros de mamíferos ya determinados, hay casi tantos comunes con el ensenadense, como con las faunas más antiguas, chapadmalense, hermosense y araucanense, de manera, pues, que la fauna ocupa realmente un lugar intermedio entre aquélla y éstas, pudiendo datar del plioceno medio y superior".

Marshall et al. (1982) calibran a la Formación Uquía entre los 2,5 Ma y 1,5 Ma; por su parte Orgeira y Valencio (1984) sugieren que en realidad se correlacionaría con el lapso 3,4-2,48 Ma.

Cione y Tonni (1995a, 1995c) discuten varios aspectos relacionados con la estratigrafía y la edad de los sedimentos portadores de la fauna de "Edad Uquiana" de Kraglievich (1930). Según estos autores los sedimentos de la Formación Uquía son inadecuados como estratotipo para su uso como unidad cronoestratigráfica, a la vez que señalan que las listas faunísticas de esta formación presentan elementos vinculados con taxones de las edades Chapadmalalense y Ensenadense.

Procedente de este "horizonte Uquiense", Kraglievich (1930), erige los nuevos taxones *Pyramiodontherium? carlesi* y *Megatherium? uquiense*; sin embargo, la estratigrafía en esta región es discutida y la real procedencia estratigráfica de los restos en que fueron basadas es desconocida.

Además de las formaciones y localidades mencionadas, restos de megaterinos se han exhumado en otros niveles, pero la información con la que se cuenta es poco precisa. De estos niveles poco conocidos proceden *Plesiomegatherium triangulatum* Rusconi, 1944,



del "Puelchense" de la provincia de Buenos Aires (Rusconi, 1944) y *Megatheridium annectens* Cabrera, 1928, del "Rionegrense" de la provincia de Río Negro (Cabrera, 1928). Una síntesis de la geología regional del "Rionegrense" y la Formación Río Negro puede obtenerse en Scillato-Yané et al. (1976) y en Lizuain Fuentes y Sepúlveda (1979).

Por otra parte, restos atribuidos a *Megatherium americanum* y a varios taxones considerados sinónimos de éste (De Iuliis, 1996), han sido comúnmente exhumados en territorio argentino, fundamentalmente en la Región Pampeana. A pesar de que en varias contribuciones antiguas esta especie es citada en sedimentos más antiguos que el Pleistoceno, hoy sabemos que en Argentina, *Megatherium americanum* se restringe al Pleistoceno y, en particular, con algún grado de discusión entre los revisores, al Bonaerense-Lujanense (Pleistoceno medio a Holoceno temprano) (Fig. 3.11).

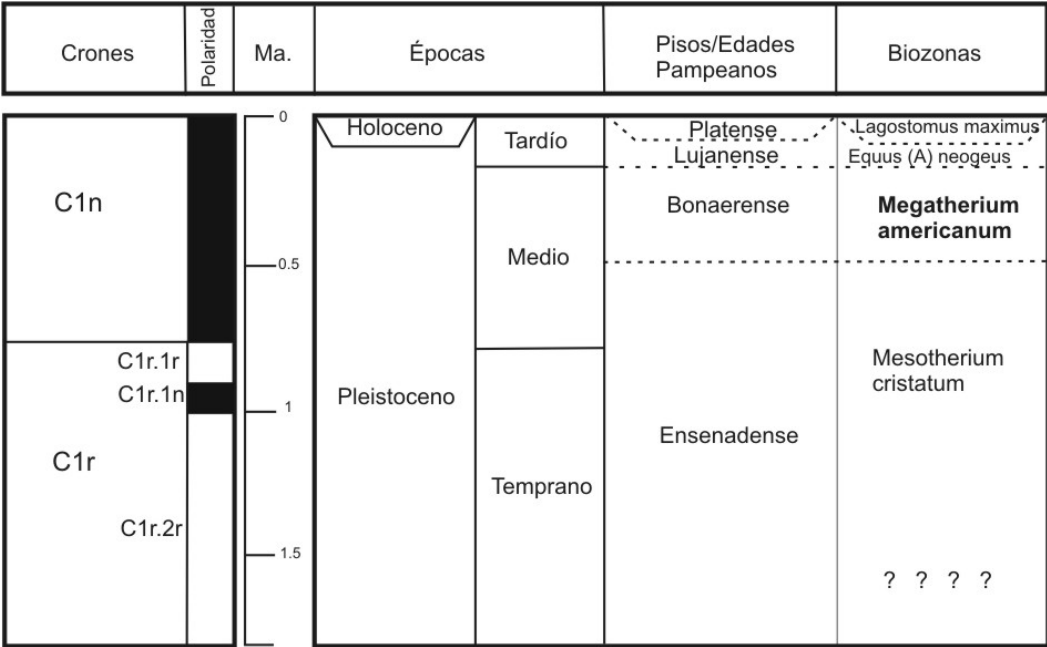


Fig. 3.11: Cronología del Pleistoceno y Holoceno (Modificado de Cione y Tonni, 2005)

La asignación de restos hallados en sedimentos terciarios de Argentina al género *Megatherium* se relaciona fundamentalmente con la visión que se tenía de la estratigráfica y la geocronología en épocas pasadas, ya que muchos de los sedimentos donde fuera hallado este taxón, considerados antiguamente como terciarios, son hoy atribuidos al Pleistoceno. Tal es el caso de *Megatherium gaudryi* Moreno, 1888 (basado en el ejemplar MLP 2-60); éste taxón procede de la zona de Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, de

sedimentos considerados antiguamente como del "Hermosense" (Mioceno tardío según Ameghino) y actualmente como de Edad Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano). Sin embargo, hoy sabemos que las rocas de donde proviene son aparentemente pleistocenas. Por otra parte, cabe destacar que en la literatura paleontológica el nombre genérico *Megatherium* se ha aplicado a taxones provenientes de sedimentos indiscutidamente terciarios (e. g. *M. burmeisteri*, *M. bergi*, *M. rectidens*, *M. antiquum*), pero en general estas especies han sido reasignadas a otros géneros (e. g. *Megatheriops*, *Pyramiodontherium*).

A continuación se presenta una síntesis de la distribución cronológica de los Megatheriinae terciarios (Fig. 3.12).

MA	Crones	Épocas	Pisos/Edades	Taxones
0		Holoceno	Platense Lujánense Bonaerense	
1	C 1	Pleistoceno	Ensenadense	
2	C 2		Marplatense	<i>Plesiomegatherium hansmeyeri</i> ?
3	C 2 A	Plioceno	Sanandresense Vorohuense Barrancalobense	<i>Pyramiodontherium scillatoyanei</i>
4			Chapadmalense	<i>Megatherium altiplanicum</i> (Bolivia) <i>Megatheridium annectens</i> ?
5	C 3		Superior Inferior	
6	C 3 A		Montehermosense	
7	C 3 B			" <i>Megatherium</i> " <i>istilarti</i> ?
8	C 4		Huayqueriense	<i>Pliomegatherium lelongi</i> <i>Promegatherium smaltatum</i> <i>Eomegatherium nanum</i> <i>Pyramiodontherium bergi</i> <i>Pyramiodontherium brevirostrum</i> <i>Pyramiodontherium</i> n. sp. <i>Megatheriops rectidens</i>
9	C 4 A		Chasiquense	" <i>Plesiomegatherium</i> " <i>halmyronomum</i>
10		Mioceno		
11	C 5		Mayoense	<i>Megathericulus patagonicus</i> <i>Eomegatherium andinum</i> <i>Eomegatherium cabrerai</i>
12	C 5 A			
13	C 5 AA		Laventense	<i>Megatheriinae</i> indet. (Colombia)
13	C 5 AB			
13	C 5 AC			
14	C 5 AD		Colloncureense	<i>Megathericulus patagonicus</i> <i>Megathericulus primaevus</i>
15	C 5 B			

Fig. 3.12: Cronología del Cenozoico Superior y distribución cronológica de los Megatheriinae terciarios.

## 4. REVISION SISTEMATICA

### Introducción

En este capítulo se describen los taxones de Megatheriinae registrados en el Terciario de la Argentina; se procura enmendar las diagnósis y volver a describir detalladamente aquellas partes óseas descritas de manera insuficiente, así como realizar las primeras descripciones de otros elementos.

Los primeros trabajos éditos referidos a megaterinos terciarios pertenecen a Ameghino (1883, 1885, 1886, 1889, 1891, 1904, 1906), Moreno y Mercerat (1891), Burmeister (1891), Roth (1911), Rovereto (1914), Kraglievich (1926a, 1930, 1940), Cabrera (1928), entre otros. En general estos trabajos (e. g. Ameghino 1883, 1885, 1886; Moreno y Mercerat, 1891; Burmeister, 1891) incluyen descripciones incompletas, o apenas menciones de taxones, a veces hallados tanto en sedimentos terciarios, como cuaternarios; por otra parte estos trabajos no están centrados en megaterinos, sino que tratan también otros grupos de mamíferos. En lo que respecta al estudio de la subfamilia Megatheriinae, estos primeros trabajos obviamente no cuentan con el tipo de descripción detallada que hoy se requiere. En general, no presentan datos comparativos con otros taxones y suelen carecer de ilustraciones o fotografías; por otra parte, la información acerca de la procedencia (principalmente de la estratigráfica) a menudo es errónea, o bien -naturalmente- no se ajusta a la visión actual de la estratigrafía del Terciario de la Argentina.

Cabe señalar que esta situación que se presenta al comenzar un estudio de los megaterinos resulta extensible a una gran cantidad de grupos de mamíferos fósiles de la Argentina. En la práctica, es evidente que los revisores modernos deben enfrentar, básicamente, problemas similares.

Estudios un poco más completos de megaterinos terciarios se deben a Santiago Roth (1911), quien describe *Plesiomegatherium hansmeyeri* y *Plesiomegatherium burmeisteri* Roth, 1911 y realiza comparaciones de estos taxones con *Megatherium americanum*. El trabajo de Roth (1911), además de los datos descriptivos y comparativos, incluye cuadros con medidas comparativas y fotografías. Rovereto (1914) realiza un análisis de los denominados "estratos araucanos", en el cual son muy brevemente comentados y figurados *Megatherium rectidens* Rovereto, 1914 y *Pyramiodontherium dubium* Rovereto, 1914.

Cabrera (1928) describe "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* y *Megatheridium annectens*, pero la importancia de su trabajo radica en que, además de las descripciones de las nuevas especies, procura aclarar la diversidad de megaterinos descritos hasta ese momento para la provincia de Catamarca; por otra parte, el trabajo de Cabrera (1928)

constituye el primer intento de comprensión de las relaciones interespecíficas entre los taxones referidos a la subfamilia.

Kraglievich (1930) emprende un estudio monográfico sobre los vertebrados del “Friasense” de Patagonia. Las consideraciones acerca de los megaterinos dadas por Kraglievich no son muy claras, muchos de los taxones erigidos no están descriptos suficientemente y, en general, faltan ilustraciones. Pero este trabajo aporta los primeros indicios acerca de la evolución morfológica de los megaterinos, dado que el autor realiza importantes avances en torno a la evolución de la morfología mandibular. Kraglievich (1930) funda: *Megathericulus friasensis*, *Eomegatherium cabrerai*, *Eomegatherium andinum*, *Pliomegatherium lelongi*, *Pliomegatherium paranensis*, *Pyramiodontherium? carlesi* y *Megatherium? uquiense*, aunque la validez de algunas de estas especies es cuestionable.

Las últimas especies de Megatheriinae procedente del Terciario de la Argentina, establecidas durante el siglo XX son *Megathericulus primaevus* Cabrera, 1939, que a pesar de estar basada en materiales parciales, no muy bien conservados, está descripta detalladamente e ilustrada; y *Plesiomegatherium triangulatum* Rusconi, 1944, sobre la base de un molariforme aislado. Desde estos trabajos, no se describe ninguna especie nueva de megaterino terciario para la Argentina, hasta el trabajo de Carlini et al. (2002) en el que se describe, compara e ilustra *Pyramiodontherium brevirostrum* y el trabajo en el cual De Iuliis et al. (2004) describen *Pyramiodontherium scillatoyanei* y aclaran parcialmente las relaciones existentes entre las especies del género *Plesiomegatherium*.

Cartelle (1992), en su Tesis Doctoral, realiza aportes importantes al entendimiento de la variación intraespecífica que él observa en *Eremotherium*; De Iuliis (1996) en su Tesis Doctoral, establece diagnosis y descripciones parciales de varios de los taxones de interés, aunque éstas no constituyen el punto focal de dicho trabajo, referido, principalmente, a los megaterinos cuaternarios (i. e. *Megatherium*, *Eremotherium*). El trabajo de De Iuliis (1996) permite acercarse fundadamente al tema de la variación intraespecífica, que este autor ha podido observar en los taxones cuaternarios; dichas observaciones han permitido comprender, en cierta medida, el grado de variación que cabría esperar en taxones terciarios. Sin embargo, como fuera mencionado, la pobre preservación de los restos de muchos de los megaterinos terciarios a menudo no permite establecer si las diferencias se deben a variación intraespecífica o a modificaciones durante el proceso de fosilización.

Como ya dije, las contribuciones de Cabrera (1928) y Kraglievich (1930) son los primeros intentos de comprender la evolución y las relaciones existentes entre los miembros de la subfamilia Megatheriinae. Exámenes más modernos en este aspecto se deben a De Iuliis (1994, 1996); Saint-André y De Iuliis (2001), Carlini et al. (2002), De Iuliis et al. (2004), Pujos y Salas (2004a) y Pujos (en prensa).

En el presente estudio se presenta, en primer lugar, una lista de todos los nombres de taxones terciarios de la Argentina que hayan sido incluidos en algún momento en la subfamilia Megatheriinae.

El listado incluye taxones que han sido descritos detalladamente, taxones que han sido pasados a la sinonimia y otros cuyo estatus taxonómico es dudoso.

Para cada género, se presenta una diagnosis, no necesariamente basada sólo en sinapomorfías, se mencionan las especies referidas a cada género y se desarrolla un ítem "Consideraciones sistemáticas" en el que se elabora una detallada historia en torno a las cuestiones nomenclaturales, acuerdos y desacuerdos entre los diferentes revisores con respecto a los taxones involucrados; además, este ítem incluye las referencias a registros novedosos.

Para cada especie, se presenta una diagnosis, no necesariamente basada únicamente en sinapomorfías; de cada material tipo, se indica el número de colección y el repositorio y se mencionan los elementos óseos que lo conforman. Se detalla la procedencia geográfica y estratigráfica de los ejemplares tipo y de aquéllos asignados a la especie en cuestión.

Como fuera mencionado, muchas veces el material tipo de los megaterinos terciarios es parcial y fragmentario; además no ha resultado sencilla la asignación de nuevo material a taxón determinado. Cada vez que esto a podido ser resuelto, los restos en cuestión son mencionados en "Material referido", con la procedencia geográfica y estratigráfica correspondiente.

Para cada especie se presenta una descripción de los restos; el orden de la descripción es el normalmente utilizado en este tipo de trabajo, es decir se comienza con la el cráneo y esqueleto axial, luego se describen cintura y miembros anteriores y finalmente cintura y miembros posteriores. Para cada elemento óseo se considera, en primer termino el correspondiente al material tipo y luego el material óseo asignado a la especie en cuestión.

Además de las descripciones del material perteneciente a cada especie, se desarrollan comparaciones con otros taxones representantes de la subfamilia; en los casos que se considera necesario se realizan comparaciones con representantes de otros grupos de tardígrados.

Para aquellos taxones que no han podido ser localizados en las diferentes colecciones, se presenta la información obtenida a partir de la bibliografía (descripciones originales, dibujos, cuadros de medidas).

Una vez terminada la descripción de todas las especies pertenecientes a un determinado género, se presenta una discusión que involucra aspectos sistemáticos, anatómicos y, cuando es necesario, nomenclaturales.

**Lista completa de los Megatheriinae terciarios de Argentina nominados**

- Megathericulus patagonicus* (ver Ameghino, 1904)  
*Megathericulus friasensis* (ver Kraglievich, 1930)  
*Megathericulus primaevus* (ver Cabrera, 1939)  
*Eomegatherium nanum* (ver Kraglievich, 1926a)  
*Eomegatherium andinum* (ver Kraglievich, 1930)  
*Eomegatherium cabrerai* ver Kraglievich, 1930)  
*Megatheriops rectidens* (ver C. Ameghino y Kraglievich, 1921)  
*Megatheridium annectens* (ver Cabrera, 1928)  
*Megatherium nanus* (ver Burmeister, 1891)  
*Megatherium antiquum* (ver Ameghino, 1885)  
*Megatherium rectidens* (ver Rovereto, 1914)  
*Megatherium burmeisteri* (ver Moreno y Mercerat, 1891)  
*Megatherium bergi* (ver Moreno y Mercerat, 1891)  
*Megatherium? uquiense* (ver Kraglievich, 1930)  
*Megatherium istilarti* (ver Kraglievich, 1925b)  
*Plesiomegatherium hansmeyeri* (ver Roth, 1911)  
*Plesiomegatherium burmeisteri* (ver Roth, 1911)  
*Plesiomegatherium halmyronomum* (ver Cabrera, 1928)  
*Plesiomegatherium triangulatum* (ver Rusconi, 1944)  
*Pliomegatherium lelongi* (ver Kraglievich, 1930)  
*Pliomegatherium paranensis* (ver Kraglievich, 1930)  
*Promegatherium smaltatum* (ver Ameghino, 1883)  
*Promegatherium remulsum* (ver Ameghino, 1886)  
*Promegatherium parvulum* (ver Ameghino, 1891)  
*Promegatherium insigne* (ver Frenguelli, 1920b)  
*Pyramiodontherium dubium* (ver Rovereto, 1914)  
*Pyramiodontherium bergi* (ver Cabrera, 1928)  
*Pyramiodontherium? carlesi* (ver Kraglievich, 1930)  
*Pyramiodontherium brevirostrum* (ver Carlini, Brandoni, Scillato-Yané y Pujos, 2002)  
*Pyramiodontherium scillatoyanei* (ver De Iuliis, Ré y Vizcaíno, 2004)

## Sistemática Paleontológica

Superorden XENARTHRA Cope, 1889

Orden TARDIGRADA Latham y Davies (en Forster) 1795

Superfamilia MEGATHERIOIDEA Gray, 1821

Familia MEGATHERIIDAE Gray, 1821

Subfamilia MEGATHERIINAE Gray, 1821

### Diagnosis de la Subfamilia Megatheriinae

Tardígrados con los mayores tamaños conocidos entre los Xenartros. Premaxilares y sínfisis mandibular proyectados hacia adelante, largos y estrechos (premaxilares cortos y triangulares en *Eremotherium* y en los ejemplares juveniles de *Megatherium americanum*). Yugal secundaria e imperfectamente soldado al arco cigomático, con una apófisis descendente muy robusta, que se extiende más abajo del plano oclusal. Series dentarias continuas y subparalelas (*Megatherium*, *Pyramiodontherium*, *Megatheriops*) o algo curvadas (*Eremotherium*). Fórmula dentaria 5/4, todos molariformes. Molariformes hipsodontes (extraordinariamente desarrollados en las formas avanzadas), largos, normalmente de sección subrectangular a subcuadrada. En la superficie oclusal, dos crestas transversales casi rectilíneas y paralelas, separadas por una cuenca abierta en sentido bucolingual. Sinsacro con cinco vértebras. Cola robusta; vértebras caudales con apófisis hemales muy desarrolladas. Húmero con cresta deltopectoral poco desarrollada en las formas más avanzadas (*Megatherium*, *Eremotherium*), en relación con otros tardígrados. Fémur aplanado y ensanchado, con diferentes grados de torsión sobre su eje mayor; con la faceta patelar unida únicamente al cóndilo externo, o unida a ambos cóndilos (*Megathericulus*). Tibia y fibula fusionadas proximalmente; fusionadas distalmente ocasionalmente en las formas más avanzadas (*Megatherium americanum*). Manos con cinco dedos, de los cuales tres o cuatro son funcionales y libres en las formas cuaternarias (en *Eremotherium eomigrans* De Iuliis y Cartelle, 1999, hay cinco dedos funcionales); pies con tres dedos, aunque no se conocen los de las formas primitivas. Garras fuertes y recurvadas en los dedos centrales de la mano y en el dedo 3 del pie.



## Revisión sistemática de los Megatheriinae del Terciario de la Argentina

### *Megathericulus* Ameghino, 1904

Diagnosis: megaterino de pequeño tamaño. Paladar se estrecha por delante de los M1, para luego expandirse hacia los laterales, lo que resulta en una región rostral predentaria expandida. Paladar muy alargado por delante de la serie de molariformes. Prominente hendidura medial en forma de V con vértice proximal a nivel del límite entre premaxilar y maxilar. Paredes laterales del maxilar convexas. Alvéolos de los molariformes superiores e inferiores comprimidos anteroposteriormente. Margen posterior de la sínfisis mandibular por delante del m1. Abertura posterior del canal mandibular sobre el margen anterior de la base del proceso coronoideo. m4 por delante del margen anterior del proceso coronoideo. Húmero elongado y grácil, con cresta deltopectoral desarrollada. Muesca musculoespiral a lo largo de la superficie lateral de la cresta deltopectoral. Radio grácil. Fémur con faceta patelar amplia y unida a ambos cóndilos. Astrágalo con proceso odontoideo desarrollado, faceta sesamoidal y fosa subodontoidea desarrolladas. Mitad de la faceta navicular por encima del plano de la faceta discoidal. Porción ventral de la faceta fibular en contacto con la faceta ectal.

Especie tipo: *Megathericulus patagonicus* Ameghino, 1904.

#### Especies referidas:

*Megathericulus patagonicus* Ameghino, 1904.

*Megathericulus friasensis* Kraglievich, 1930.

*Megathericulus primaevus* Cabrera, 1939.

Distribución geográfica y estratigráfica: Niveles inferiores de Laguna Blanca (provincia de Chubut), Friasense de Ameghino (1904) (de acuerdo con Kraglievich, 1930:151); Formación Collón Curá (provincia de Río Negro), Colloncureense (Bondesio et al., 1980a); Río Frías (Chile), Friasense de Ameghino (1904) (de acuerdo con Kraglievich, 1930; Marshall y Salinas (1990); arroyo Pedregoso (suroeste de la provincia de Chubut), Mayoense; "Estratos del Guenguel", Formación Río Mayo (noroeste de la provincia de Santa Cruz), Mayoense (Scillato-Yané et al., 1993; Brandoni y Carlini, 2004); Cañadon Ftamichi (provincia de Neuquén), Colloncureense (Bondesio et al., 1980a; Scillato-Yané y Carlini, 1998).

### Consideraciones sistemáticas

*Megathericulus patagonicus* fue descrita por Ameghino (1904) basándose en el ejemplar MACN A-11151 procedente de los niveles inferiores de Laguna Blanca, provincia de Chubut. Los restos sobre los que está basada esta primer especie de *Megathericulus* son: la porción rostral de un cráneo con el paladar completo, aunque sin molariformes y un astrágalo derecho.

Rovereto (1914, lamina I, fig. 3 y lamina II, figs. 1 y 1 a), Kraglievich (1926a, fig. 3) y Cabrera (1939, figs. 2 b y 3 b) ilustran los restos del material tipo de *Megathericulus patagonicus*.

Kraglievich (1930:136) erige una segunda especie: *Megathericulus friasensis* (MLP 2-203) procedente de Río Frías; los restos habían sido colectados por Roth a fines del siglo XIX, cuando el área pertenecía a la provincia de Chubut; sin embargo, a partir de 1902, la localidad exacta donde fue hallado este ejemplar pertenece a Chile (Marshall y Salinas, 1990). La especie esta basada en restos fragmentarios del cráneo, que originalmente fueran asignados a *Scelidotherium* por Roth y *Scelidodon* por Ameghino (ver Kraglievich, 1930). En su contribución el autor utiliza estas especies en sus comparaciones; sólo al final del trabajo hace referencia a especies de la familia Megatheriinae. Kraglievich (1930:132) menciona que Roth, en una nota publicada en 1924, acepta la pertenencia del ejemplar al género *Megathericulus*.

Cabrera (1939) describe *Megathericulus primaevus* (MLP 39-VI-24-1), procedente de las cercanías de Paso Flores, Neuquén, a base de varios restos fragmentarios y un astrágalo completo. Cabrera afirma que los restos pertenecen al megaterino más antiguo conocido hasta ese momento, dado que este autor considera que la asociación faunística indica una Edad Santacrucense (Mioceno temprano), es decir mayor que la de los sedimentos donde fuera hallado *Megathericulus patagonicus*. Hirschfeld (1985) también considera los restos como pertenecientes al megaterino más antiguo, pero en realidad los sedimentos portadores son de Edad Colloncureense (Pascual et al., 1978; Bondesio et al., 1980a; Scillato-Yané y Carlini, 1998).

Scillato-Yané et al. (1993) refieren tentativamente material (MLP 91-IX-7-18 y MLP 92-XI-15-2) procedente de Patagonia a *Megathericulus patagonicus*. De Iuliis (1994,1996) menciona brevemente los restos referidos por Scillato-Yané et al. (1993), asignándolos a *Megathericulus patagonicus*; el ejemplar MLP 91-IX-7-18 procede de Cerro Guenguel, provincia de Santa Cruz y el ejemplar MLP 92-XI-15-2 procede de arroyo Pedregoso, provincia de Chubut, ambos ejemplares fueron colectados por expediciones conjuntas del Museo de La Plata y Duke University (Northern Carolina, USA).

De Iuliis (2003) compara e ilustra restos de húmeros pertenecientes a *Megathericulus*.

De Iuliis (1996) considera a *Megathericulus* como el género más pequeño y primitivo de la subfamilia Megatheriinae y considera a *Megathericulus friasensis* como un scelidoterio (Tardigrada, Mylodontoidea).

***Megathericulus patagonicus* Ameghino, 1904**

Láminas 1, 2, 3.

Diagnosis: megaterino de pequeño tamaño. El paladar se estrecha por delante de los M1, para luego expandirse hacia los laterales, lo que resulta en una región rostral predentaria expandida. Paladar muy alargado por delante de la serie de molariformes. Prominente hendidura medial en forma de V con vértice proximal a nivel del límite entre premaxilar y maxilar. Paredes laterales del maxilar convexas. Alvéolos de los molariformes superiores comprimidos anteroposteriormente. Mandíbula con alvéolos naturalmente comprimidos anteroposteriormente. Abertura posterior del canal mandibular sobre el margen anterior de la base del proceso coronoideo. Margen posterior de la sínfisis mandibular por delante del m1. m4 por delante del margen anterior del proceso coronoideo. Húmero elongado y grácil, con marcada cresta deltopectoral. Muesca musculoespiral a lo largo de la superficie lateral de la cresta deltopectoral. Radio grácil. Fémur con faceta patelar unida a ambos cóndilos. Astrágalo con proceso el odontoideo, la tuberosidad odontoidea, la faceta sesamoidal y la fosa subodontoidea bien desarrollados. Mitad de la faceta navicular por encima de la faceta discoidal. Porción ventral de la faceta fibular en contacto con la faceta ectal.

Holotipo: MACN A-11151, porción anterior de cráneo sin molariformes, astrágalo derecho (Lámina 1, Figs. A y B; Lámina 3, Figs. A, B, C).

Localidad tipo: niveles basales de Laguna Blanca, provincia de Chubut, Argentina. Friasense (Mioceno medio) según Kraglievich (1930:151)

Distribución geográfica y estratigráfica: niveles basales de Laguna Blanca, suroeste de la provincia de Chubut, Argentina, Friasense de Ameghino (1904) de acuerdo a Kraglievich (1930:151), Carlini et al. (2002, cuadro 1) indican una Edad Colloncureense. Arroyo Pedregoso (suroeste de la provincia de Chubut) y "Estratos del Guenguel" (noroeste

de la provincia de Santa Cruz), Mayoense (Scillato-Yané et al., 1993; Brandoni y Carlini, 2004).

#### Material referido:

MLP 91-IX-7-18: fragmento de paladar, rama ascendente y rama horizontal de una hemimandíbula izquierda, húmero izquierdo incompleto, fragmento de diáfisis de húmero derecho, mitad proximal de ulna izquierda con parte del olécranon, parte proximal de radio, escafoides izquierdo, metacarpal II izquierdo, falange ungueal, tibia derecha incompleta, porción proximal de tibia izquierda, astrágalo derecho, ectocuneiforme. Además, pequeñas porciones de diferentes huesos.

MLP 92-XI-15-2: escafoides derecho, ectocuneiforme derecho, astrágalo derecho incompleto, fragmento de la faceta patelar de un fémur, porción distal de tibia derecha, una porción de metacarpal o metatarsal IV.

#### Descripción

*Megathericulus patagonicus* es un megaterino de talla pequeña, aunque mayor que *Megathericulus primaevus*. El tamaño es sin duda menor que el de otras especies de Megatheriinae.

#### Cráneo

El fragmento de cráneo tipo de *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151) presenta la región rostral completa a excepción de los premaxilares, la región palatal se conserva hasta el nivel de los pterigoides y el techo del cráneo hasta la parte posterior de los frontales (Lámina 1, Figs. A, B). Una característica particular del cráneo de *Megathericulus patagonicus* es la gran longitud de la porción predentaria del maxilar (PMMLI= 108): la distancia entre el M1 y la porción más anterior conservada del rostro es de 78 mm. En vista palatal (Lámina 1, Fig. B) el rostro tiene forma de espátula, ya que presenta una constricción por delante de los M1, para luego expandirse anteriormente; esta conformación espátular de la porción predentaria está presente en *Hapalops* (Nothrotheriinae) y en *Planops* (Prepotheriinae) (ver Scott, 1903-04), *Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium brevirostrum*. Así, la parte más anterior del rostro es muy ancha; esta amplitud que se verifica proyectando una línea tangente al borde externo de la serie dentaria, la cual intersecta el borde externo del rostro, también se presenta en *Pyramiodontherium brevirostrum*; en otros megaterinos (e. g. *Megatheriops rectidens*, *Pyramiodontherium bergi*) la proyección de esta línea no intersecta el borde externo del rostro. El paladar, en especial la porción predentaria, es marcadamente plano; además, el

techo del paladar y el borde de la serie alveolar se encuentran en el mismo plano como en "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*, *Eomegatherium andinum* y *Eremotherium laurillardi* y en contraste con otros megaterinos (*Megatheriops rectidens*, *Pyramiodontherium bergi*, *Megatherium americanum*), en los cuales el techo del paladar es cóncavo y los planos mencionados no son coincidentes. En *Plesiomegatherium hansmeyeri* no se conserva el techo del paladar, pero en vista medial puede verse que los planos alveolar y palatal no son coincidentes.

En *Megathericulus patagonicus*, a nivel del límite entre premaxilares y maxilares se presenta una prominente muesca medial en forma de V, con vértice proximal (Lámina 1, Fig. B).

En vista frontal, el rostro es de contorno suboval a subtrapezoidal.

En vista lateral (Lámina 1, Fig. A) se observa que por delante de la apófisis cigomática el techo del cráneo va ascendiendo suavemente, es decir la porción nasal está más elevada que la porción frontal, a diferencia de lo que ocurre en otros megaterinos (*Megatheriops*, *Pyramiodontherium*, *Eremotherium*, *Megatherium*) en los que la parte nasal es más baja y en general el límite entre ambas porciones es bien notorio. La porción dorsal del rostro es de contorno convexo según el eje sagital y el eje transversal.

La raíz anterior del arco cigomático no se conserva en su totalidad. Es grácil y se implanta en una posición baja y a nivel de la parte media del M2 y la mitad posterior del M3 (Lámina 1, Fig. B); la pared alveolar, expuesta lateralmente por debajo del foramen infraorbitario, es relativamente pequeña (12 mm de alto). Esta ubicación de la raíz anterior del arco cigomático, es relativamente posterior si se la compara con la ubicación que se observa en otros Megatheriinae (*Pyramiodontherium*, *Megatherium*), en los que suele ubicarse entre el límite M1-M2 y la parte media del M3.

La pared lateral del maxilar, a nivel de las series dentarias, es convexa, aunque no en el grado observado en *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66).

En la subfamilia Megatheriinae las series dentarias superiores están compuestas por cinco molariformes y las series inferiores por cuatro. En ambas series los molariformes se disponen en una serie continua (sin diastema), separados uno de otros por una distancia similar; a diferencia de lo que ocurre en otros perezosos (e. g. algunos Nothrotheriinae, Planopinae, Megalonychidae) en los cuales puede existir un diastema entre el primer diente (generalmente denominado caniniforme) y el resto de los molariformes. Por otra parte, los molariformes de los megaterinos se caracterizan por presentar una sección cuadrada, rectangular, o bien relativamente trapezoidal, o en forma de paralelogramo; pero independiente de la forma que pueda tener la sección, la arista entre dos caras contiguas es bien marcada; en otros tardígrados (e. g. algunos Nothrotheriinae, Planopinae, Megalonychidae, Mylodontidae), los molariformes presentan una sección circular a

subelíptica, o son elíptico-rectangulares, o lobulados; en cualquiera de estos casos no quedan definidas aristas muy marcadas entre dos caras contiguas. Otra característica de los molariformes de los megaterinos es la presencia, en la cara oclusal de cada diente, de dos crestas transversales separadas por un valle en "V"; una estructura comparable se observa en el notroterio *Thalassocnus* (De Muizon et al, 2003, figs. 1 b, c, d y 2 a, b), pero en éste se desarrollan mucho menos las carillas de desgaste típicas de los megaterinos.

En el ejemplar MACN A-11151 no se preservan los molariformes, sino sólo los alvéolos, pero la disposición de éstos indica que las series dentarias se disponía de forma idéntica a los demás miembros de la subfamilia (Lámina 1, Fig. B).

Una característica significativa de los alvéolos de *Megathericulus patagonicus* es que éstos están marcadamente comprimidos en sentido anteroposterior; son rectangulares, con el eje mayor dirigido en sentido perpendicular al eje longitudinal (Lámina 1, Fig. B). Esta situación también se presenta en los molariformes inferiores de "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* (MLP 30-XII-10-1) y *Eomegatherium andinum* (MLP 2-204), a diferencia de lo que ocurre en otros megaterinos (e. g. *Megatherium americanum*, *Megatheriops rectidens*, *Pyramiodontherium bergi*) donde los molariformes y los alvéolos son isodiamétricos, independientemente del contorno preciso que éstos puedan tener. Los alvéolos correspondientes a los M1-M4 presentan la cara posterior recta y la cara anterior levemente convexa. El alvéolo del M5, el más pequeño, es subrectangular a suboval, con los ángulos posteriores más redondeados; al compararlo con el alvéolo del M5 de otros megaterinos se ve que el de *Megathericulus patagonicus* es relativamente más grande.

Las series alveolares superiores tienen una longitud total de 72 mm; al igual que *Pyramiodontherium bergi* son ligeramente convergentes hacia delante, lingualmente son casi rectas y labialmente son convexas. Esta convexidad labial de las series dentarias está determinada por la disposición y forma de la serie alveolar, en especial en la forma del alvéolo del M1, que es de sección trapezoidal con la cara menor dirigida hacia delante.

El ancho del paladar a nivel de las series dentarias es apenas menor que el ancho del mayor de los alvéolos (Lámina 1, Fig. B), a diferencia de lo que se observa en "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* (MLP 26-IV-10-1) y *Megatheridium annectens* (Cabrera, 1928, lamina 1 b) en los que el ancho del paladar es un poco mayor al ancho del alvéolo más grande. En *Megatherium americanum*, *Megatherium altiplanicum* Saint-André y De Iuliis, 2001 (Saint-André y De Iuliis, 2001, fig. 3 d), *Pyramiodontherium bergi*, *Pyramiodontherium brevirostrum* y *Megatheriops rectidens*, la distancia entre las series dentarias es menor que el ancho del mayor de los molariformes.

La porción preservada de paladar MLP 91-XI-7-18 es muy similar a la parte correspondiente del ejemplar tipo de *Megathericulus patagonicus*, difiriendo solamente por el menor tamaño. La porción posterior del paladar es similar en todos los megaterinos, es

semejante a la observada en perezosos santacruceses; y difiere de los Mylodontinae, en los cuales se observa una mayor proyección posterior de los pterigoideos.

El dentario MLP 91-IX-7-18 (Lámina 1, Figs. C y D) tiene la forma característica de los Megatheriinae. Sólo se preservan parcialmente los alvéolos, pero su disposición indica que, al igual que en otros miembros de la subfamilia, las series dentarias están compuestas por cuatro molariformes dispuestos en una serie continua, separados uno de otros por una distancia similar (Lámina 1, Fig. D).

A pesar que la rama mandibular no está completa, a partir de la observación de los alvéolos, se puede inferir que los molariformes eran naturalmente comprimidos anteroposteriormente como ocurre en la porción de paladar del ejemplar tipo, en contraste con la mayoría de las especies de megaterinos (e. g. *Megatherium americanum*, *Eremotherium laurillardi*, *Pyramiodontherium bergi*), en los cuales los molariformes son más isodiamétricos. Esta compresión anteroposterior de los molariformes (m1, m2 y m3) también se observa en "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* (MLP 30-XII-10-1) y en *Eomegatherium andinum* (MLP 2-204); la compresión anteroposterior de cada molariforme se traduce en una menor longitud relativa de la serie dentaria. El m4 es algo más alargado tal como en otras especies de la subfamilia.

El margen ventral de la rama mandibular, por detrás del m4, forma la raíz del proceso angular, que se dispone de manera horizontal como en otros megaterinos (*Eomegatherium*, *Pliomegatherium*, *Eremotherium*); en *Megatherium americanum*, el proceso angular está marcadamente elevado. El índice de hipsodoncia (Zetti, 1964; McDonald, 1995; De Iuliis, 1996; Bargo, 2001b; Saint-André y De Iuliis, 2001) no puede ser calculado pues la porción ventral de la rama mandibular está rota y no se puede precisar su altura.

La abertura posterolateral del canal mandibular se ubica en el borde anterior de la base del proceso coronoideo, levemente desplazada hacia la cara lateral, siendo claramente visible en vista lateral (Lámina 1, Figs. C y D); la situación descrita también se presenta en *Eomegatherium andinum*. Lo antedicho contrasta con lo observado en otros megaterinos (*Pyramiodontherium bergi*, *Pyramiodontherium brevirostrum*, *Megatheriops rectidens*, *Megatherium americanum*), en los que el foramen se ubica medialmente con respecto al proceso coronoideo y queda oculto por éste en vista lateral. En los Planopinae (=Prepotheriinae) y en el ejemplar MACN A-11560 perteneciente a material que presuntamente puede asignarse a *Promegatherium smaltatum*, puede observarse una situación particular, dado que la abertura posterior del canal mandibular se ubica sobre la cara externa de la rama mandibular, siendo visible en vista lateral. Cabe destacar que para describir la posición en la que se ubica la abertura posterior del canal mandibular, usualmente se utiliza como punto de referencia el margen anterior del proceso coronoideo;

no obstante, este margen corresponde al margen anterior de la rama ascendente. Por tal motivo, es común hallar en la literatura referida a la anatomía de megaterinos la mención de que la abertura posterior del canal mandibular se dispone de distintas maneras respecto del margen anterior del proceso coronoideo, o del margen anterior de la rama ascendente.

La rama ascendente comienza a elevarse aproximadamente a nivel de la pared posterior del alvéolo del m4; si el m4 se hubiera preservado seguramente sería bien visible en vista lateral, tal como ocurre en "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* y *Eomegatherium andinum*; en otros megaterinos (*Plesiomegatherium hansmeyer*, *Pyramiodontherium* y *Megatheriops*) la parte posterior de m4 no es visible en vista lateral, dado que se interpone el borde anterior de la rama ascendente, e incluso en algunos ejemplares de *Megatherium americanum* el m4 se ubica posteriormente respecto del margen anterior del proceso coronoideo, no siendo visible en vista lateral. En las mandíbulas referidas a *Pliomegatherium lelongi* (MACN Pv-13213, MACN Pv-5269) se observa que el límite posterior del m4 y el margen anterior de la rama ascendente se encuentran prácticamente en el mismo plano, por lo que la mayor parte del m4 es visible en vista lateral. Aquí cabe la misma aclaración que para el caso de la descripción de la ubicación de la abertura posterior del canal mandibular; es decir, suele mencionarse como punto de referencia tanto el margen anterior del proceso coronoideo como el margen anterior de la rama ascendente y, dado que en definitiva el margen es el mismo, cualquiera de las dos opciones es correcta en este sentido.

En la porción anterior de la mandíbula de *Megathericulus patagonicus* se destaca que el límite posterior de la sínfisis se ubica por delante del m1 (Lámina 1, Fig. D), situación similar a la que presentan "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*, *Eomegatherium andinum* y *Eomegatherium nanum* (Kraglievich, 1930, fig. 5 a); en *Pliomegatherium lelongi* el margen posterior se ubica por delante de la parte media del m1; en *Pyramiodontherium bergi* en la parte media del m1 o un poco posterior; en *Pyramiodontherium brevirostrum* y *Megatherium altiplanicum* (Saint-André y De Iuliis, 2001, fig. 4 b) el límite posterior se ubica a nivel del límite posterior del m1; en *Eremotherium* en general se observa una situación como la descrita para *Pyramiodontherium bergi*. En *Megatherium americanum* ocasionalmente este borde se ubica cerca del límite m1-m2, pero con más frecuencia está a nivel del m2.

### Húmero

El húmero de *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18) presenta la forma general de otros megaterinos (Lámina 2, Figs. A, B, C), así como la de megaloníquidos y planopinos; es relativamente alargado y grácil. Al igual que en otros Megatheriinae el foramen entepicondilar está ausente, foramen presente en los megaloníquidos. Distalmente, se comprime anteroposteriormente a la vez que se ensancha, la superficie posterior es plana y la fosa olecraneana poco profunda. La característica más notable del húmero de



*Megathericulus patagonicus* es la presencia de una prominente cresta deltopectoral (Lámina 2, Figs. A y C), que también se halla en otros megaterinos terciarios (e. g. *Megatheriops rectidens*, *Pyramiodontherium scillatoyanei*). La mencionada cresta se conforma medialmente por la cresta pectoral y lateralmente por la cresta deltoidea, las cuales se ponen en contacto aproximadamente en el tercio distal de la diáfisis. En los megaterinos plioleistocenos (*Megatherium* y *Eremotherium*), la cresta deltopectoral está poco desarrollada, reduciéndose a una prominencia triangular (De Iuliis, 2003). En *Megathericulus patagonicus*, la cresta deltopectoral está levemente desplazada lateralmente como tiende a presentarse en los scelidoterinos (e. g. *Catonyx tarijensis*, MMP 1266M y *Catonix cuvieri*, ZMUC 3214, ver McDonald, 1987, figs. 30 b y c) y milodontinos (e. g., *Paramylodon harlani*, LACM 1712-R-1, ver Stock, 1925, lamina 32, fig. 2 a). En megaloníquidos (sensu lato) y planopinos la cresta tiene una posición más central (e. g. *Hapalops longiceps*, AMNH 155223, ver Scott, 1903-04, lamina 32, fig. 2; *Hapalops ruetimeyeri*, AMNH 9250 y *Pelecypodon arcuatus*, AMNH 9240, ver Scott, 1903-04, laminas 42, fig. 4 y 53, fig. 3, respectivamente; *Nothrotheriops shastense*, LACM 1874-R-1, ver Stock, 1925, lamina. 8, fig. 1; *Megalonyx jeffersonii*, LACM 21003, ver Stock, 1925, lamina 19, fig. 1; *Megalocnus rodens*, AMNH 49969, ver Matthew y Paula Couto, 1959, lamina 14, fig. 1; *Planops martini*, ver Hoffstetter, 1961, fig. 6). En *Megathericulus patagonicus*, al igual que en otros tardígrados, la muesca musculoespiral, para el pasaje del músculo braquial (De Iuliis, 2003), se curva a lo largo de la superficie lateral de la cresta deltoidea, llegando a la superficie posterior del húmero; en esta parte la muesca es muy profunda.

La porción conservada indica que proximalmente el radio de *Megathericulus patagonicus* era relativamente más delgado que en otros Megatheriinae.

Con respecto a la morfología de la ulna (Lámina 2, Fig. D), existen dos diferencias importantes entre *Megathericulus patagonicus* y los megaterinos más avanzados. La primera: en *M. patagonicus* las facetas laterales de la superficie articular proximal (para el radio y la tróclea del húmero) están reducidas lateralmente; en los megaterinos más avanzados ellas están más extendidas y recurvadas lateralmente. La segunda: en *Megathericulus patagonicus*, el proceso olecraneano está comprimido lateralmente, en tanto que está expandido transversalmente en Megatheriinae más avanzados. En *Megathericulus patagonicus*, al igual que en *Megatherium*, el proceso olecraneano está desarrollado, en tanto que en *Eremotherium laurillardi* está poco desarrollado. En *Megathericulus patagonicus*, en vista anterior, se observa que el proceso se ubica inmediatamente posterior a la faceta troclear del húmero, mientras que se extiende hacia el margen lateral en *Megatherium americanum* y un poco menos en *Eremotherium laurillardi*.

El escafoides de *Megathericulus patagonicus* es similar al de *Megatherium americanum* y *Eremotherium laurillardi*, entre otros; sin embargo, difiere de éstos en que

presenta una única faceta para el lunar que incorpora las facetas proximal y dorsal presentes en otros megaterinos.

El Metacarpal II de *Megathericulus patagonicus* tiene la forma general y la disposición de facetas similar a la que se presenta en otros Megatheriinae que presentan el trapecoides sin fusionar (De Iuliis y Cartelle, 1993, 1999).

### Fémur

Del fémur de *Megathericulus patagonicus*, sólo se conserva la superficie articular distal (Lámina 2, Fig. E); la característica más notoria es que la faceta patelar es continua con ambos cóndilos (Lámina 2, Fig. E), a diferencia de lo que ocurre en la mayoría de los miembros de la subfamilia Megatheriinae, en los cuales la faceta contacta únicamente con el cóndilo lateral formando una superficie continua y está separada del cóndilo medial por una porción de hueso no articular. La faceta patelar también es continua con ambos cóndilos en *Megathericulus primaevus* (MLP 39-VI-24-1). La misma situación que se observa en *Megathericulus patagonicus* y *M. primaevus*, se verifica en: la superfamilia Mylodontoidea, en la subfamilia Planopsinae (Planopinae según Hoffstetter, 1982) y en muchos Megalonychidae (e. g. *Megalocnus rodens* (ver Mathew y Paula Couto, 1959, Plate 14, figs. 1 y 2); *Amphiocnus paranense*, MLP 54-X-11-2, ver Kraglievich, 1922, figs. 1 y 2). Por otra parte, en los Megalonychidae *Protomegalonyx doellojuradoi*, MACN Pv-4949 y *Protomegalonyx praecursor*, MACN Pv-4970 (ver Kraglievich, 1926b, figs. 6 y 8 respectivamente); *Torcellia paranense*, MLP 56-IV-26-1 (ver Kraglievich, 1923, fig. 2), *Megalonyx* y la subfamilia Nothrotheriinae (Familia Nothrotheriidae de acuerdo a Gaudin, 2004), la faceta patelar está separada de ambos cóndilos por franjas de hueso no articular.

En *Megatherium americanum*, la faceta patelar está reducida y se une al cóndilo lateral, formando una especie de prolongación de este.

### Tibia

La tibia es elongada y grácil (Lámina 2, Figs. F y G), similar a la de *Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium scillatoyanei* entre los megaterinos; es más robusta que la tibia de *Planops martini* (Hoffstetter, 1961) y *Nothrotheriops shastense* (Stock, 1925), aunque menos que la de la mayoría de los Milodontinos.

La porción posterolateral de la tibia-fíbula indica que estos huesos estaban fusionados proximalmente, al igual que en el resto de los megaterinos; McDonald (1997) indica que esta fusión ya se había producido en los Megatheriinae de La Venta, Colombia.

Proximalmente, la faceta medial es oval y cóncava, su eje mayor está levemente inclinado con respecto al eje transversal, formando un ángulo de 35°; una condición similar la presenta *Plesiomegatherium hansmeyeri* (MACN Pv-2895); en *Pyramiodontherium bergi*

(MLP 2-66) y *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25), el ángulo que se forma es de 55°, pero en la mayoría de los megaterinos más avanzados la faceta se alinea anteroposteriormente formando un ángulo cercano a 90° con el eje transversal y su ancho es mayor que el largo anteroposterior.

Distalmente, existen dos superficies articulares; una, que articula con el astrágalo, y otra con la fíbula; la primera está formada por una parte medial que articula con la faceta odontoidea del astrágalo y una faceta mayor que lo hace con la faceta discoidal del astrágalo; el ángulo que se forma entre ambas superficies articulares es cercano a 90°.

En *Megathericulus patagonicus*, la faceta odontoidea es posterior respecto de la faceta discoidal, mientras que en otros megaterinos ambas se ubican al mismo nivel sobre el eje transversal. La faceta donde articula la fíbula es continua medialmente con la faceta discoidal, como ocurre en otros tardígrados.

Sólo se conserva una porción distal de fíbula, cuya diáfisis es delgada, comprimida y de sección oval, a diferencia de lo que ocurre en otros Megatheriinae donde es más robusta y de sección subtriangular. La faceta tibial semeja la de otros Megatheriinae pero es más amplia, particularmente en la parte posterior. La faceta astragalar presenta dos superficies, una parte proximal cercanamente rectangular, algo cóncava anteroposteriormente y otra parte de forma triangular con base proximal, marcadamente cóncava. En los demás megaterinos existe una única faceta que en general es plana, en *Megatherium* esta faceta está poco desarrollada, en *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66) está desarrollada y mucho más en *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1).

#### Astrágalo

El astrágalo de *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151) tiene la forma típica para la subfamilia Megatheriinae (Lámina 3, Figs. A, B, C). Es masivo, presenta en vista dorsomedial un proceso odontoideo bien extendido y localizado en el centro de la faceta discoidal (Lámina 3, Fig. C). En vista anterior aparece una proyección central, donde articulan el navicular y el cuboides (Lámina 3, Fig. B). La faceta fibular está dividida en dos porciones (Lámina 3, Fig. A); una dorsal alargada en sentido anteroposterior que se reúne con la faceta discoidal, y una porción ventral que presenta una superficie más o menos oval, que se proyecta de manera perpendicular respecto de la porción dorsal, y que se pone en contacto en un ángulo recto con la faceta ectal.

El proceso odontoideo tiene forma de “clavija” semejante a la de *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66); aunque, en vista dorsal, se nota que está levemente inclinado hacia delante, como en *Eomegatherium nanum* (MACN Pv-4992). Sobre el proceso odontoideo se desarrolla la faceta odontoidea, algo comprimida en el lugar de contacto con la faceta discoidal. En vista distal, el ángulo que se forma entre las dos facetas es cercanamente

recto, al igual que en *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66) y *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1), siendo obtuso en la mayoría de los miembros de la subfamilia.

El proceso odontoideo presenta una extensión no articular denominada por De Iuliis (1996) como "odontoid tuberosity". Esta tuberosidad también se presenta en *Pyramiodontherium scillatoyanei* y *Eomegatherium nanum* (MACN Pv-4992), en *Pyramiodontherium bergi* la tuberosidad odontoidea está muy desarrollada; en algunos Mylodontinae (e. g. *Glossotherium*) también se manifiesta, aunque en menor grado.

*Megathericulus patagonicus* presenta una pequeña faceta oval, que articula con un sesamoideo, ubicada entre la tuberosidad odontoidea y la porción posteromedial de la faceta odontoidea.

La faceta para el navicular, situada en la parte más anterior del astrágalo (Lámina 3, Fig. B), es aproximadamente oval, con el eje principal dirigido en sentido dorsolateral a ventromedial; el plano de la faceta para el navicular está inclinado respecto al plano de la faceta discoidal, en tanto que en otros megaterinos ambos planos son cercanamente perpendiculares entre sí. La faceta para el navicular presenta una porción dorsolateral cóncava denominada depresión astragalar y otra convexa de posición ventromedial. En *Megathericulus patagonicus*, la mitad dorsomedial de la faceta para el navicular se ubica dorsal con respecto al plano de la faceta discoidal (Lámina 3, Fig. B); en *Pyramiodontherium bergi*, *Pyramiodontherium scillatoyanei* y *Eomegatherium nanum*, un poco más del tercio dorsomedial de la faceta para el navicular está por encima del plano de la faceta discoidal; en *Megatherium americanum* la parte dorsomedial de la faceta para el navicular se encuentra al mismo nivel que el plano de la faceta discoidal. En *Eremotherium laurillardi* y *Megatherium urbinai* la situación es similar a la de las especies de *Pyramiodontherium* y *Eomegatherium*. En *Megatherium tarijense* la condición es intermedia entre *Megatherium americanum* y *Eremotherium laurillardi*.

En la porción lateral externa de la parte más anterior del astrágalo y apenas diferenciada de la porción convexa de la faceta para el navicular, se encuentra la faceta convexa para el cuboides, que tiene forma subtriangular a piriforme.

Existen dos facetas de articulación para el calcáneo: la faceta sustentacular, que es más pequeña, y la faceta ectal. Ambas están separadas por el profundo y ancho sulcus tali. Este sulcus se encuentra en la mayoría de los megaterinos, excepto en un espécimen de *Megatherium americanum* (MACN Pv-10106, ver Kraglievich, 1926a), uno de *Eremotherium laurillardi* (ROM 22006, ver De Iuliis, 1996) y uno de *Megatherium urbinai* Pujos y Salas, 2004a (UNA V2642, ver Pujos y Salas, 2004a), en los cuales ambas están fusionadas; en *Megatherium tarijense* (MNHN TAR 1269, ver Pujos y Salas, 2004a) están parcialmente

fusionadas. En *Pyramiodontherium scillatoyanei*, el canal, aunque profundo, es angosto a causa del gran tamaño de la faceta ectal.

La faceta sustentacular es continua con aquélla para el cuboides y está separada de la porción ventral de la faceta para el navicular. Dicha faceta es casi plana y tiene forma subtriangular.

La faceta ectal es muy amplia y de forma oval, con su eje principal extendido en el sentido anterolateral a posteromedial paralelo al sulcus tali. Esta faceta es cóncava según el eje principal y convexa según el otro eje (perpendicular al primero).

Los ejemplares procedentes del Mayoense de Patagonia (MLP 91-IX-7-18 y MLP 92-XI-15-2) presentan las características antes mencionadas en sus respectivos astrágalos (Lámina 3, Figs. A, B, C, D). No obstante, cabe destacar que en MACN A-11151 el proceso odontoideo y la faceta odontoidea están más desarrollados; la faceta fibular es muy similar en MACN A-11151 y MLP 92-XI-15-2; en MLP 91-IX-7-18 dicha faceta está mal preservada, únicamente se conserva parte de la porción ventral. La faceta navicular es similar en MACN A-11151 y en MLP 91-IX-7-18 (Lámina 3, Fig. E); en MLP 92-XI-15-2 es un poco más alta (Lámina 3, Fig. G). En los tres ejemplares la faceta navicular se orienta de manera oblicua respecto del margen dorsal de la faceta discoidal (Lámina 3, Figs. A, D, F).

En *Megathericulus patagonicus* (MLP 92-XI-15-2), el ectocuneiforme es grueso y robusto, de contorno subtriangular, a diferencia de otros taxones (e. g. *Megatherium*, *Pyramiodontherium*) donde es más grácil, ahusado, comprimido anteroposteriormente y de contorno triangular. Proximalmente se desarrolla la faceta que articula con el navicular; ésta es de contorno triangular y relativamente plana. Dorsomedialmente se encuentra una faceta que articula con el mesocuneiforme, o bien con el complejo meso-entocuneiforme, pero estos elementos no se conocen en *Megathericulus patagonicus* como para saber si el mesocuneiforme ha estado fusionado con el entocuneiforme. Dorsolateralmente se halla una faceta que articula con el cuboides. Distalmente aparece la faceta de contorno triangular que articula con el metatarsal III.

***Megathericulus primaevus* Cabrera, 1939**

Lámina 4, Figs. A-D

Diagnosis: megaterino de menor tamaño conocido. Fémur con faceta patelar conectada con ambos cóndilos. Astrágalo con faceta odontoidea desarrollada, tuberosidad odontoidea poco prominente y gran faceta sesamoidal; porción ventral de la faceta fibular de contorno subtriangular y en contacto con la faceta ectal.

Holotipo: MLP 39-VI-24-1, Fragmento de costilla, fragmento de radio derecho, metacarpiano III de la mano derecha, parte distal del fémur, parte de la tibia, calcáneo parcial y astrágalo derecho (Lámina 4, Figs. A-D).

Localidad tipo: Cañadón Ftamichi, a 5 km de Paso Flores, provincia de Neuquén. Argentina. Colloncurensis (Mioceno medio).

Descripción

*Megathericulus primaevus* es el megaterino conocido de menor tamaño, su tamaño es levemente menor que el de *Megathericulus patagonicus*.

Únicamente se conserva parte de la porción distal de un fémur derecho; la faceta patelar es amplia y está conectada con ambos cóndilos como en *Megathericulus patagonicus*, en los otros megaterinos el cóndilo medial se encuentra desconectado de la faceta patelar (Lámina 4, Fig. A).

El astrágalo de *Megathericulus primaevus* (MLP 39-VI-24-1) (Lámina 4, Figs. B, C, D), aunque menor en tamaño, es morfológicamente similar al de *Megathericulus patagonicus*. El proceso odontoideo está levemente orientado hacia delante (Lámina 4, Fig. C) como en *Eomegatherium nanum* (MACN Pv-4992); la tuberosidad odontoidea es menos prominente que en *Megathericulus patagonicus*; la faceta sesamoidal es relativamente más grande en *Megathericulus patagonicus*. La porción ventral de la faceta fibular es de contorno subtriangular y, al igual que en *Megathericulus patagonicus*, está en contacto con la faceta ectal (Lámina 4, Fig. C). La mayor parte (más del 50%) de la faceta navicular se dispone por encima del plano de la faceta discoidal (Lámina 4, Fig. B); además, la primera se posiciona de manera oblicua respecto del margen dorsal de la última.

Sólo se conservan las carillas articulares de un calcáneo derecho; en ellas se observa que la faceta para el cuboides tiene un tamaño similar al de la faceta sustentacular.

Por otra parte, existe una pequeña faceta dorsomedial que articularía con la fíbula, es decir que la fíbula articularía tanto con el astrágalo como con el calcáneo.

## Discusión

*Megathericulus patagonicus* Ameghino, 1904, es la primer especie conocida del género y a la que se le puede atribuir la mayor cantidad de materiales. *Megathericulus friasensis* Kraglievich, 1930, se creó a base de una porción de cráneo que no presenta ninguna característica particular que permita asegurar que pertenece a la subfamilia Megatheriinae. *Megathericulus primaevus* Cabrera, 1939 es un poco menor en tamaño y conocida fundamentalmente a base de un astrágalo; esta especie ha sido considerada como el megaterino más antiguo y primitivo (Cabrera, 1939; Hirschfeld, 1985).

Las características observadas en *Megathericulus* permiten identificarlo como el más primitivo de los géneros de Megatheriinae descritos. Los caracteres presentes en el material tipo de *Megathericulus patagonicus* y en los materiales asignados a éste son intermedios entre los presentes en *Planops* y los megaterinos más modernos.

Entre las características primitivas de *Megathericulus patagonicus* se encuentra la compresión de los molariformes o al menos de los alvéolos correspondientes, compresión que también se observa también en *Eomegatherium andinum* y "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*.

De Iuliis (1996) utiliza el "Pre-Molariform Maxillary Length Index" (PMMLI) para comparar los largos relativos de la región palatal por delante del primer molariforme y la sutura en forma de V entre el premaxilar y maxilar. Así, obtiene para *Eremotherium laurillardi* valores entre 22 y 27; 9 y 16 para *Megatherium americanum*; entre 19 y 23 para *Megatherium medinae* y *Megatherium tarijense*; 45 en *Pyramiodontherium bergi*, 48 en *Megatheriops rectidens*. En el presente trabajo se utilizó el PMMLI, pero con la salvedad de que el largo predentario se midió entre el borde anterior del primer molariforme y la porción más anterior de maxilar, modificación debida a que en varios de los cráneos estudiados resultaba difícil establecer el límite entre premaxilar y maxilar, fundamentalmente a causa que el primero no se conservó en ninguno de los ejemplares analizados. El valor de PMMLI obtenido para *Megathericulus patagonicus* fue de 108, valor que representa el mayor valor entre los megaterinos; este valor tan alto se ve sobrestimado debido al acortamiento relativo de la serie dentaria, acortamiento que se produce a causa de la compresión de los molariformes; sin embargo, de la observación de las dimensiones generales del cráneo de *Megathericulus patagonicus*, resulta claro que presenta una región predentaria elongada, similar a la de *Planops*.

El PMMLI para otros grupos de megaterioideos no es directamente comparable, pues en general se obtienen valores mayores a los de la subfamilia Megatheriinae. Esto se debe fundamentalmente a la presencia frecuente de un diastema entre el primer diente (usualmente denominado caniniforme) y el resto de los molariformes, lo que determina una región larga por delante del primer molariforme (segundo diente). En *Planops martini* (Hoffstetter, 1961, fig. 2), *Planops magnus* y *Planops longirostris* (Scott, 1903-04, lamina 58, fig. 3 y lamina 59, fig. 1 a) entre otros, el caniniforme se ubica a una distancia intermedia entre el borde anterior del M1 y el margen anterior del maxilar.

En *Megathericulus patagonicus*, *Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium brevirostrum* puede observarse que inmediatamente por delante del M1 el rostro se angosta, para luego expandirse distalmente a modo de espátula. En otros megaterinos (*Megatherium*, *Eremotherium*) los márgenes laterales del maxilar, por delante del M1, son paralelos. En algunos perezosos que presentan caniniformes se observa una morfología similar a la de *Megathericulus patagonicus*, con la ya mencionada diferencia de que el primer diente se ubica mucho más adelante y se presenta un diastema entre éste y el resto. En *Hapalops longiceps* (ver Scott, 1903-04, lamina 31) la región prementaria del maxilar no es particularmente alargada, pero los caniniformes se implantan muy separados el uno del otro, por lo que el rostro también se ensancha distalmente.

En los restos que se conservan de la mandíbula, es visible la compresión de los alvéolos (m1-m3), compresión similar a la de *Eomegatherium andinum* y "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*. En *Planops* existe una compresión similar de los molariformes, aunque éstos son de sección esencialmente oval.

La posición de la abertura posterior del canal mandibular y su significado filogenético ha sido discutida por Kraglievich (1930) y De Iuliis (1994). Una posición medial respecto del margen anterior de la base del proceso coronoideo es la común a la mayoría de los megaterinos más avanzados (*Pyramiodontherium*, *Megatheridium*, *Megatherium*, *Eremotherium*); en *Megathericulus patagonicus* la abertura se ubica sobre el margen anterior del proceso coronoideo. De Iuliis (1994) indica que en algunos ejemplares de *Nothrotheriops* y *Hapalops* la abertura está en una posición similar a la de *Megathericulus patagonicus*; en *Planops* la mencionada abertura se halla sobre la superficie lateral del dentario. Ameghino (1889, lamina LXXVI, fig. 2) ilustra una mandíbula que asigna a *Promegatherium smaltatum* Ameghino, 1883, figura en la que puede observarse la abertura ubicada sobre la superficie lateral del dentario, lo cual generó una serie de discusiones entre Ameghino y Burmeister en torno a la exacta posición de la abertura. En la colección del MACN se encuentra depositada con el número MACN A-11560 un calco de una porción de rama mandibular asignada a *Promegatherium smaltatum* que presenta la abertura posterior



ubicada tal cual fuera ilustrada por Ameghino (1889), es decir en una situación llamativamente primitiva.

En *Megathericulus patagonicus*, el margen posterior de la sínfisis mandibular se ubica por delante de la serie de molariformes, tal como ocurre en "*Plesiomegatherium halmyronomum* y *Eomegatherium andinum*, en otros megaterinos (e. g. *Pliomegatherium*, *Megatheriops*, *Pyramiodontherium*) es más posterior. La sínfisis es anterior al m1 o en una posición análoga en aquéllos perezosos que presentan un diastema entre el primer diente y el resto. En *Nothropus priscus* la sínfisis termina en una posición similar a la presente en *Megathericulus patagonicus*. En *Paramylodon harlani*, la sínfisis se ubica a nivel del m1 (ver Stock, 1925, lamina 27, fig. 1) o algo más anterior (McDonald, 1995, fig. 3 b).

El postcráneo de *Megathericulus patagonicus* presenta otras características primitivas; entre ellas, hay que destacar la presencia de una cresta deltopectoral en el húmero y la relación de continuidad de la faceta patelar con ambos cóndilos en el fémur.

Entre los Megatheriinae la cresta deltopectoral está muy desarrollada en *Megatheriops rectidens* y *Pyramiodontherium scillatoyanei*, en los megaterinos más avanzados (*Megatherium*, *Eremotherium*) se produce una reducción de la cresta deltopectoral, a tal punto que está queda representada por una pequeña superficie triangular. La presencia una cresta deltopectoral y de una muesca musculoespinal claramente semeja la condición presente en varios otros Tardigrada (De Iuliis, 2003).

En la mayoría de los perezosos la faceta patelar es amplia y la relación que tiene con los cóndilos medial y lateral es un carácter importante en la sistemática. Así, por ejemplo las subfamilias de Megalonychidae ("Orthotheriinae", Megalonychinae y Megalocninae) se diferencian, entre otros caracteres, por la relación existente entre la faceta patelar y los cóndilos. En los "Orthotheriinae" (considerados como un grupo no natural por Carlini y Scillato-Yané, 2004) más antiguos en los cuales se conoce el fémur (e. g. *Eucholoeops* del Mioceno de Patagonia), la faceta patelar es continua con ambos cóndilos, pero está variablemente desconectada de los cóndilos, según los taxones, en aquéllos posteriores del "Conglomerado osífero" de la Formación Ituzaingó; en los Megalonychinae la faceta patelar está desconectada de ambos cóndilos; en los Megalocninae, la faceta patelar está conectada con ambos cóndilos (ver Kraglievich, 1923; Scillato-Yané, 1977).

*Megathericulus patagonicus* y *M. primaevus* coinciden en este rasgo con los milodontidos, prepoterinos y los megalocninos, es decir que la faceta patelar está unida a ambos cóndilos.

Las características descritas, comparadas e ilustradas de *Megathericulus patagonicus*, indican que claramente *Megathericulus* es el género más primitivo de la subfamilia Megatheriinae.

En cuanto a *Megathericulus friasensis* (MLP 2-203), procedente de Río Frías (Chile) y descrita por Kraglievich (1930), está basada en restos fragmentarios del cráneo que no presentan ningún carácter común a otros Megatheriinae (Lámina 4, Figs. E y F). Originalmente los restos fueron asignados a *Scelidotherium* por Roth y *Scelidodon* por Ameghino (ver Kraglievich, 1930) y a juzgar por la forma del techo del cráneo y la disposición de las crestas temporales es muy probable que en efecto estemos en presencia de un Scelidotheriinae, pero la asignación genérica resulta dificultosa.

Cabrera (1939) describe *Megathericulus primaevus* (MLP 39-VI-24-1), procedente de las cercanías de Paso Flores, Neuquén, sobre la base de varios restos fragmentarios y un astrágalo completo. Cabrera opinaba que los restos pertenecerían al megaterino más antiguo conocido hasta ese momento, sin duda influido por su creencia de que la asociación faunística indicaba una Edad Santacrucense (Mioceno temprano), de donde resultaba que el yacimiento era más antiguo que los de *Megathericulus patagonicus*. Cabrera (1939) considera que los Planopsinae (correctamente Planopinae como observa Hoffstetter, 1982)= Prepootheriinae, no son los ancestros de los Megatheriinae basándose en el hecho de que *Prepootherium* y *Megathericulus primaevus* se encontraron en los mismos depósitos, criterio filogenético que, como es obvio, carece de valor en la actualidad.

A su vez, Hirschfeld (1985) también consideró los restos como pertenecientes al megaterino más antiguo; pero en realidad los sedimentos portadores son de Edad Colloncureense (ver Pascual et al. (1978), Bondesio et al. (1980a), Scillato-Yané y Carlini (1998). De los materiales conocidos de *Megathericulus primaevus*, el único realmente diagnóstico es el astrágalo; algunas características de este hueso son intermedias entre planopinos y *Megathericulus patagonicus*.

***Eomegatherium* Kraglievich, 1926**

Sinonimia: *Megatherium* Burmeister, 1891 (nec Cuvier, 1796).

*Promegatherium* Ameghino, 1889 (in partim, nec Ameghino 1883, 1886, 1891).

Diagnosis: megaterino de tamaño pequeño a mediano. Techo del paladar plano. Margen posterior de la sínfisis mandibular anterior al m1. Alvéolos inferiores pequeños y levemente comprimidos anteroposteriormente. Alvéolo del m4 por delante del borde anterior de la rama ascendente, por lo que es observable en vista lateral. Abertura posterior del canal mandibular sobre el margen anterior de la base del proceso coronoideo. Astrágalo con la apófisis odontoidea levemente dirigida hacia adelante. Entre la mitad y el tercio dorsomedial de la faceta navicular por sobre la proyección del plano de la faceta discoidal; faceta sesamoidal vestigial; porción ventral de la faceta fibular casi en contacto con la faceta ectal.

Especie tipo: *Eomegatherium nanum* (Burmeister, 1891) Kraglievich, 1926.

Especies referidas:

*Eomegatherium nanum* Kraglievich, 1926.

*Eomegatherium nanum uruguayense* Kraglievich, 1932.

*Eomegatherium andinum* Kraglievich, 1930.

*Eomegatherium cabrerai* Kraglievich, 1930.

Distribución geográfica y estratigráfica: "Conglomerado osífero" (Huayqueriense) (ver Cione et al., 2000), Formación Ituzaingó (Mioceno superior-Plioceno), al norte de la ciudad de Paraná (provincia de Entre Ríos).. Barrancas de San Gregorio (Departamento de San José, República Oriental del Uruguay), en sedimentos "mesopotamienses" (sensu Kraglievich, 1932:274). Niveles superiores de Laguna Blanca, río Huemules (suroeste de la provincia de Chubut); río Fenix (noroeste de la provincia de Santa Cruz); "Estratos del Guenguel", Formación Río Mayo (noroeste de la provincia de Santa Cruz), Mayoense (Kraglievich, 1930; Bondesio et al., 1980a; Brandoni y Carlini, 2004).

Consideraciones sistemáticas

El nombre genérico *Eomegatherium* fue utilizado por primera vez por Kraglievich (1926a), en un trabajo referido a la evolución morfológica del astrágalo de los Megatheriinae.

Allí, Kraglievich (1926a:28, fig. 4) ilustra un astrágalo (MACN Pv-4992) refiriéndolo a *Eomegatherium nanum* (ver leyenda de la figura).

Sin embargo, en una publicación posterior, Kraglievich (1930:139) indica: “El género *Eomegatherium* lo he creado sobre la base la base de la rama mandibular de la formación Entrerriana tipo de *Megatherium nanum* Burmeister, atribuida por Ameghino a *Promegatherium smaltatum* Amegh. Además, he referido a *Eomegatherium nanum* (Burm.) un astrágalo de la misma formación Entrerriana, del que dí una vista en Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, XXXIV, 1926, página 28, figura 4”. Kraglievich (1930, figs. 5 a y 6 a) ilustra la rama mandibular izquierda referida por él a *Eomegatherium nanum*; por lo tanto, en este trabajo el ejemplar tipo del género *Eomegatherium* corresponde a una porción de mandíbula.

En ese mismo trabajo, Kraglievich (1930:139) funda, sobre la base de materiales exhumados del yacimiento Río Huemules, la especie *Eomegatherium andinum* (MLP 2-204); los restos consisten en fragmentos de mandíbula, la porción interdientaria del cráneo y varios fragmentos craneanos. Se encuentran depositados en el Museo de La Plata, acompañados de una tarjeta que indica "*Eomegatherium? Crassiramis*" (sic), especie que no figura entre los trabajos éditos referidos a megaterinos. En la misma publicación, Kraglievich (1930:148), reconoce *Eomegatherium cabrerai* (MLP 2-206), procedente del yacimiento Laguna Blanca y río Fénix, sobre la base de una porción proximal de cubito, una cabeza de fémur y una porción de astrágalo que el autor adopta como tipo.

Por otra parte, Kraglievich (1940), en un trabajo póstumo, vuelve a considerar como ejemplar tipo de *Eomegatherium nanum* una mandíbula (MACN Pv-4993 de acuerdo a Kraglievich, 1940) atribuida a *Promegatherium smaltatum* por Ameghino (1889) y *Megatherium nanus* por Burmeister (1891), en esta ocasión Kraglievich utiliza la grafía incorrecta *nanus* y no *nanum*. Kraglievich (1940) comparte la opinión de Burmeister (1891) acerca de la ausencia de esmalte en los molariformes de *Promegatherium smaltatum* y la errónea ubicación de la abertura posterior del canal mandibular en la rama mandibular izquierda ilustrada por Ameghino (1889). Kraglievich (1940) procura explicar el por qué de las diferencias entre Ameghino y Burmeister en torno a la asignación genérica y específica de la mandíbula exhumada del “Conglomerado osífero”, indicando que probablemente los restos mandibulares observados por uno y otro han sido exactamente los mismos, pero que la posición en la que Ameghino ubicó la abertura posterior del canal mandibular se corresponde a la observada en un calco de una mandíbula derecha de la misma procedencia, a la cual Ameghino tuvo acceso. Así, Kraglievich (1940) mantiene el género y la especie establecidos por Ameghino (*Promegatherium smaltatum*) como válidos, esencialmente basándose en el molariforme aislado original (Ameghino, 1883) y en el calco de la mandíbula derecha con la abertura posterior del canal mandibular ubicada en la cara

lateral de la rama; al mismo tiempo considera *Megatherium nanus* Burmeister, 1891 como la especie tipo de su nuevo género *Eomegatherium*. Lamentablemente el ejemplar MACN Pv-4993, que generó tantas discusiones entre los diferentes autores, no ha podido ser localizado en las colecciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia".

Hoffstetter (1949) y Hirschfeld (1985) incluyen *Eomegatherium* en *Promegatherium*. Brandoni y Carlini (2004) asignan a *Eomegatherium* sp. restos poscraneanos procedentes de los "Estratos del Guenguel", Formación Río Mayo, Mayoense (Mioceno medio) en el noroeste de la provincia de Santa Cruz.

Fuera del territorio argentino, Kraglievich (1932:289) erige *Eomegatherium nanum uruguayense* a base de una porción de calcáneo procedente de las barrancas de San Gregorio en el Departamento de San José, República Oriental del Uruguay, en sedimentos "mesopotamienses" (ver Kraglievich, 1932:274).

***Eomegatherium nanum*** (Burmeister, 1891) Kraglievich, 1926

Lámina 5.

Sinonimia: *Megatherium nanus* Burmeister, 1891 (sic).

*Promegatherium smaltatum* Ameghino, 1889 (in partim, nec Ameghino, 1883).

Diagnosis: megaterino de tamaño pequeño a mediano. Sínfisis mandibular por delante del límite anterior del m1. Molariformes de sección cuadrada. El m4 anterior respecto del borde anterior de la rama ascendente, por lo tanto es visible en vista lateral. Abertura posterior del canal mandibular sobre el margen anterior del proceso coronoideo. El tercio dorsomedial de la faceta para el navicular, de posición dorsal respecto al plano de la faceta discoidal. El proceso odontoideo levemente inclinado hacia adelante. Faceta sesamoidal vestigial. Porción ventral de la faceta fibular casi en contacto con la faceta ectal.

Holotipo: MACN Pv-4993, rama mandibular izquierda (ver Ameghino, 1889; Burmeister, 1891; Kraglievich, 1930, 1940).

Localidad tipo: al norte de la ciudad de Paraná (provincia de Entre Ríos), "Conglomerado osífero" (Huayqueriense) Formación Ituzaingó (Mioceno Superior-Plioceno).

### Material referido:

MACN Pv-4992, astrágalo izquierdo (ver Kraglievich, 1926a, 1930; De Iuliis, 1996; Brandoni et al., 2004), procedente del "Conglomerado osífero" Formación Ituzaingó (Mioceno Superior-Plioceno). Huayqueriense (Cione et al., 2000).

MLP 2-114, astrágalo derecho, procedente del "Conglomerado osífero", Formación Ituzaingó (Mioceno Superior-Plioceno), provincia de Entre Ríos. Huayqueriense (Cione et al., 2000).

### Descripción

*Eomegatherium nanum* es un megaterino de talla pequeña a mediana, mayor que las especies de *Megathericulus* y *Eomegatherium andinum*; similar a *Eomegatherium cabrerai*, menor que *Plesiomegatherium hansmeyer* y "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* y mucho menor que las especies de *Pyramiodontherium*, *Megatherium* y *Eremotherium*.

Sobre los restos mandibulares (Lámina 5, Figs. A y B) de *Eomegatherium nanum* Kraglievich (1930:152) indica "*Eomegatherium* Kragl. concuerda con *Promegatherium* Amegh. en muchos pormenores, pero posee el orificio del conducto dentario externo situado sobre el margen de la rama ascendente y, por este motivo, representa un eslabón algo más avanzado en la filogenia de los megatéridos, dado que los precursores santacruceanos de estos animales tuvieron colocado dicho orificio como en *Promegatherium*. La sínfisis mandibular de *Eomegatherium* se inicia muy adelante del primer diente, y antes de alcanzar ese punto las dos ramas permanecen bastante alejadas entre sí de modo que, al unirse en la sínfisis, el borde inferior de la mandíbula forma una curva que se aprecia claramente desde la norma superior y desde la inferior".

Kraglievich (1930: figs. 5 y 6) ilustra varias porciones mandibulares, entre ellas aquella asignada como tipo de *Eomegatherium nanum* (probablemente MACN Pv-4993), pero las ilustraciones son apenas esquemáticas (Lámina 5, Fig. B). De acuerdo con ellas: 1) la sección de los alvéolos de *Eomegatherium nanum* es cuadrada; 2) el límite posterior de la sínfisis mandibular es anterior al m1; 3) la abertura posterior del canal mandibular está ubicada sobre el margen anterior del proceso coronoideo, algo desplazada hacia la cara lateral externa; 4) la cara posterior del m4 es anterior respecto del margen anterior de la rama ascendente; 5) la relación entre el largo de la serie dentaria y la altura de la rama horizontal indica un índice de hipsodoncia bajo.

En el astrágalo (MACN Pv-4992) (Lámina 5, Figs. C, D, E) el ángulo entre faceta discoidal y la faceta odontoidea es cercano a 90°; en *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66) y *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1), el ángulo que se forma es de 90°; en

otros megaterinos (*Megatherium americanum*, *Megatherium lundii* H. Gervais y Ameghino, 1880) este ángulo es mayor. La proyección del plano que pasa por la base de la faceta odontoidea no corta la faceta para el navicular (Lámina 5, Fig. E). El tercio dorsomedial de la faceta para el navicular se ubica dorsalmente con respecto a la proyección del plano de la faceta discoidal (Lámina 5, Fig. D), situación similar a la de *Pyramiodontherium scillatoyanei*, *Pyramiodontherium bergi* y *Megatherium urbinai*; en *Eomegatherium cabrerai* (MLP 2-206) y *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151, MLP 91-IX-7-18, MLP 92-XI-15-2) aproximadamente la mitad de la faceta se ubica dorsomedialmente; en *Megatherium americanum* la parte dorsomedial de la faceta para el navicular se encuentra al mismo nivel que el plano de la faceta discoidal. En *Megatherium tarijense* la condición es intermedia entre *Megatherium americanum* y *Megatherium urbinai*.

El proceso odontoideo está levemente inclinado hacia adelante (Lámina 5, Fig. C); la porción ventral de la faceta fibular es de contorno oval y no llega a contactar la faceta ectal (Lámina 5, Fig. C), a diferencia de *Megathericulus patagonicus* en el que ambas facetas están en contacto. En las especies de *Pyramiodontherium* estas facetas están separadas y más marcada aún es la separación existente en las especies de *Megatherium*; tal separación se debe a la reducción en la superficie de la porción ventral de la faceta fibular. La faceta sustentacular es de contorno cercanamente oval.

El astrágalo MLP 2-114 es en general similar al MACN Pv-4992, aunque es un poco más grande; la superficie de la porción ventral de la faceta fibular es mayor que en el ejemplar MACN Pv-4992 y de contorno subtriangular.

Kraglievich (1932) describe *Eomegatherium nanum uruguayense* sobre la base de una porción de calcáneo (Col. Berro N°. 2253). Acerca de este ejemplar Kraglievich (1932:289) indica: "Esta nueva subespecie de pequeño megatérido es algo más robusta que *E. nanum*. Está representada por la parte anterior de un calcáneo con sus articulaciones ectal, sustentacular y cuboidal, la primera separadas de estas otras por una ancho surco ligamentario correspondiente al seno del tarso. La articulación ectal es convexa a lo largo y algo excavada transversalmente, de contorno ovoideo, más ancha arriba que abajo. Esta articulación es algo más grande que la respectiva de un astrágalo procedente de la provincia argentina de Entre Ríos, atribuido por mí a *E. nanum* (1) [nota: el número indica una nota a pie de página]. La faceta sustentacular es también ovoidea, alargada y algo excavada transversalmente, mucho más ancha en su parte medial. Por abajo esta faceta se une lateralmente con la articulación cuboidal que se halla dispuesta en plano distinto y es transversalmente alargada y excavada. Diámetro máximo de la faceta ectal, 85 milímetros; ancho transversal máximo, 67; ancho transversal de las articulaciones sustentacular y cuboidal unidas, 92; diámetro dorso-ventral máximo de la faceta sustentacular, 34". Una

vista de la cara anterior puede verse en el estudio de Kraglievich (1932, PL. XLVI, a la derecha de la parte central de la lámina)

Dado que esta subespecie no corresponde al Terciario de Argentina se omite un tratamiento detallado. No obstante, el fragmento no presenta características particulares que denoten una diferenciación subespecífica.

***Eomegatherium andinum* Kraglievich, 1930**

Lámina 6.

Diagnosis: megaterino de tamaño pequeño a mediano. Techo del paladar plano. Alvéolos inferiores comprimidos anteroposteriormente. Sínfisis mandibular por delante del nivel del m1. Alvéolo del m4 por delante del margen anterior de la rama ascendente. Abertura posterior del canal mandibular sobre el margen anterior del proceso coronoideo.

Holotipo: MLP 2-204, porción interdientaria de maxilar, fragmentos de mandíbula, porción escamosal derecha y otras pequeñas porciones de cráneo (Lámina 6, Figs. A, B, C, D).

Localidad tipo: yacimiento de Río Huemules (provincia de Chubut). Mayoense, Kraglievich (1930).

Descripción

*Eomegatherium andinum* (Lámina 6, Figs. A, B, C, D) es un megaterino de tamaño pequeño, mayor que las especies de *Megathericulus*, apenas menor que *Eomegatherium cabrerai* y *Eomegatherium nanum*, menor que *Plesiomegatherium hansmeyeri* y “*Plesiomegatherium*” *halmyronomum* y mucho menor que las especies de *Pyramiodontherium*, *Megatherium* y *Eremotherium*.

El plano del techo del paladar es cercanamente coincidente con el plano alveolar (Lámina 6, Fig. B), como en *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151), “*Plesiomegatherium*” *halmyronomum* (MLP 26-IV-10-1) y *Eremotherium laurillardi*, a diferencia de otros megaterinos (*Pyramiodontherium bergi*) en los que el techo del paladar es más cóncavo y los planos mencionados no son coincidentes, por lo cual parte de la pared alveolar se observa en vista medial.



Sobre los restos mandibulares que se conservan de *Eomegatherium andinum* (MLP 2-204), Kraglievich (1930:140) indica: “La sínfisis mandibular se inicia delante del primer molar, pero algo menos distanciada que en *E. nanum*. El orificio externo del canal dentario se abre algo detrás del último diente, justamente sobre el borde anterior de la rama ascendente, de manera que es visible cuando se mira la mandíbula desde el costado externo. Doy algunas dimensiones de *E. andinum*, acompañando entre paréntesis las respectivas de *E. nanum*: altura de la rama mandibular delante del *m1* 74 (74); altura de la rama ascendente en la base 61 (68); espacio ocupado por los alvéolos de *m2*, *m3* y *m4* 70 (85); alvéolos de *m3+m4* 44 (55); ancho del paladar entre los molares intermedios, 30; ancho transversal de un molar intermedio 29; ancho transversal de otro, 27. La serie de cuatro molares inferiores debía ocupar, más o menos, 95 milímetros, mientras que en *E. nanum* ocupa 115”.

“Esta especie tenía la talla algo más grande que *Megathericulus friasensis* del río Frías, pero un poco menor que *Promegatherium smaltatum* Amegh. y *Eomegatherium nanum* de la fauna de Entre Ríos. En *Promegatherium smaltatum*, los alvéolos de los tres últimos molares miden en conjunto 73 milímetros y los dos últimos 47 (según un calco de la colección Ameghino). Este género se diferencia de *Eomegatherium* por tener la abertura externa del conducto dentario colocada debajo del margen anterior de la rama ascendente, de modo que el orificio queda situado sobre la cara externa de la mandíbula (como en los milodóntinos, los megalonícidos y todos los gravígrados primitivos de Santa Cruz) en lugar de hallarse colocado sobre dicho margen, como ocurre en *Eomegatherium*. Por esta razón me decido a referir la especie *andinum* al género recién citado y no a *Promegatherium*, a pesar de que su tamaño se acerca más al de éste que al de aquél”.

En la mandíbula (Lámina 6, Figs. C y D), los molariformes no se preservaron, los alvéolos son de contorno rectangular con el diámetro mayor dispuesto de manera perpendicular al eje anteroposterior, una situación similar a la de los alvéolos de *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18) y “*Plesiomegatherium*” *halmyronomum* (MLP 30-XII-10-21). A juzgar por el ángulo en que se proyecta la porción posteroventral de la rama mandibular, el proceso angular debió ubicarse en una posición relativamente baja respecto del plano alveolar.

El margen posterior de la sínfisis es anterior al *m1* (Lámina 6, Fig. C), tal como ocurre en *Megathericulus patagonicus* y “*Plesiomegatherium*” *halmyronomum*; mientras que en *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818) y *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66), entre otros, dicho margen es más posterior. Al igual que en *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18) y “*Plesiomegatherium*” *halmyronomum* (MLP 30-XII-10-21), el margen posterior del *m4* es anterior al margen anterior de la rama ascendente, a diferencia de *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66), *Plesiomegatherium hansmeyer* (MACN Pv-2895) y

*Megatheriops rectidens* (MACN Pv 2818), entre otros, en los que el m4 se ubica un poco más atrás. En algunos ejemplares de *Megatherium americanum*, el m4 es tan posterior respecto del margen anterior de la rama ascendente que, en vista lateral, queda totalmente cubierto por ésta.

La abertura posterior del canal mandibular está ubicada sobre el margen anterior del proceso coronoideo (Lámina 6, Figs. C y D), tal como ocurre en *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18).

### ***Eomegatherium cabrerai* Kraglievich, 1930**

Lámina 7.

Diagnosis: megaterino de tamaño pequeño a mediano. La mitad de la faceta del navicular por encima del plano de la faceta discoidal. La porción ventral de la faceta fibular casi en contacto con la faceta ectal.

Holotipo: MLP 2-206, fragmentos de cráneo, porción proximal de ulna izquierda, porción anterior de astrágalo izquierdo (Lámina 7, Figs. A, B, C, D, E)

Localidad tipo: niveles superiores de Laguna Blanca (provincia de Chubut) y Río Fénix (provincia de Santa Cruz). Mayoense, Kraglievich (1930).

### Descripción

Kraglievich (1930:148) indica: "Dedico esta especie a mi distinguido colega y amigo el doctor Ángel Cabrera. Está representada por varios huesos, entre ellos la porción proximal de un cúbito, un caput femoral y un astrágalo incompleto detrás (nº 2-206, colec. Mus. La Plata)".

"El extremo proximal de cúbito tiene, más o menos, igual tamaño que uno procedente de la formación Araucoentrerriana de Entre Ríos (nº 1101, colec. Mus. de Buenos Aires), pero es más grande que otro de la misma procedencia (nº 4959, colec. Mus. de Buenos Aires). Es también mayor que el correspondiente extremo proximal de un cúbito completo descubierto por el geólogo ENRIQUE DE CARLES en las capas basales de las Huayquerías del sur de Mendoza, y que no parece pertenecer a *Megatheriops rectidens* (Rov), dada su pequeña magnitud, sino a una especie del género *Promegatherium* Amegh. o a *Eomegatherium* Kragl. El olecranon de *E. Cabrerai* es algo más largo y menos ancho,

pero igualmente espeso que el del número 1101; la escotadura interna es un poco más pronunciada. Ancho máximo proximal, 150 milímetros; ancho del olecranon, 97; ancho de la articulación humeral, 122; ancho de la faceta radial, 60”.

“El *caput* femoral es sésil y posee una *fovea capitis* bien marcada y unida por un surco con el margen de la articulación. Diámetro máximo del *caput* 96 milímetros; extensión de la fovea con el surco 30”.

“El astrágalo (que lo adopto por *tipo*) tiene las proporciones del ejemplar número 4992 de la colección del Museo de Buenos Aires, que he atribuido a *E. nanum* (Burm.) en mi trabajo publicado en los *Anales* de ese Museo, tomo XXXIV, 1926 (véase pág. 28, fig. 4). Difiere de éste por algunas particularidades, a saber: el *caput* menos espeso, la faceta navicular más ancha; la faceta fibular más alta y más ancha debajo; la fosa pretroclear más profunda. Doy aquí sus principales dimensiones, y entre paréntesis las correspondientes de *E. nanum*: ancho transversal máximo, 132 (134); altura de la faceta fibular, 60 (56); espesor máximo del *caput*, 78 (83); ancho máximo de la articulación navicular, 49 (45)”.

La porción de astrágalo preservada de *Eomegatherium cabrerai* (Lámina 7, Figs. C, D, E) presenta una morfología y tamaño similares a los de *Eomegatherium nanum* (MACN Pv-4992); sin embargo, la faceta para el navicular se ubica un poco más elevada que en este último (Lámina 7, Fig. E), dado que en éste la proyección del plano de la faceta discoidal pasa un tercio por debajo de margen superior de la faceta para el navicular y en *Eomegatherium cabrerai* este plano pasa aproximadamente por la mitad de la mencionada faceta. Una situación similar a la de *Eomegatherium cabrerai* se observa en *Megathericulus patagonicus* en el aspecto recién mencionado. En *Eomegatherium cabrerai* la tuberosidad odontoidea está apenas insinuada, algo más que en *Eomegatherium nanum*, pero mucho menos que en *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66). La porción ventral de la faceta fibular no contacta con la faceta ectal (Lámina 7, Fig. C). El ángulo entre la faceta discoidal y la faceta odontoidea es mayor a 90° (Lámina 7, Fig. E), en *Eomegatherium nanum* y las especies de *Pyramiodontherium* es cercano a 90°. La proyección del plano que pasa por la base de la faceta odontoidea corta la faceta para el navicular cerca de la parte media (Lámina 7, Fig. D).

## Discusión

*Eomegatherium nanum* es una especie compleja para encarar desde el punto de vista taxonómico. Su tratamiento por Kraglievich (1926a, 1930, 1940), luego del reconocimiento por Burmeister (1891), resulta difícil de comprender debido a que nos

encontramos frente a importantes contradicciones del autor argentino respecto de cuál es el ejemplar tipo.

Como fuera mencionado, la primera vez que se utiliza el nombre combinado de *Eomegatherium nanum* corresponde Kraglievich (1926a, fig. 4) en la leyenda de la ilustración de un astrágalo (MACN Pv-4992). Por otra parte, Kraglievich (1930:139) indica: "El género *Eomegatherium* lo he creado sobre la base de la rama mandibular de la formación Entrerriana tipo de *Megatherium nanum* Burmeister, atribuida por Ameghino a *Promegatherium smaltatum* Amegh. Además, he referido a *Eomegatherium nanum* (Burm.) un astrágalo de la misma formación Entrerriana, del que di una vista en Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, XXXIV, 1926, página 28, figura 4".

En un trabajo póstumo, Kraglievich (1940:685) realiza una presentación más formal de su género *Eomegatherium*, sobre la base de una rama mandibular (MACN Pv-4993) y dice: "Ya he indicado las razones que motivan la creación de un nuevo género, tomando como tipo la rama mandibular de la colección Lelong, referida por Burmeister a *Megatherium nanus* y por Ameghino a *Promegatherium smaltatum*, figurada por éste bajo tal nombre en la lámina LXXVI, figura 2 del Atlas" (ver Ameghino, 1889). Kraglievich (1940) realiza una minuciosa descripción del resto y lo compara con otros pertenecientes a varios megaterinos (e. g. *Promegatherium*, *Megathericulus*, *Megatherium*). Cabe destacar que Kraglievich (1940:670) considera que la mandíbula izquierda sobre la cual Ameghino y Burmeister basaron sus respectivas especies es la que lleva el número de colección MACN Pv-4995; sin embargo, esto no es así, dado que el ejemplar MACN Pv-4995 es una mandíbula derecha que conserva únicamente los m2-m3. Seguramente Kraglievich (1940:670) hacía referencia al ejemplar MACN Pv-4993 y no al MACN Pv-4995. Prueba de esto último es que Kraglievich (1940:684) erige *Eomegatherium nanus*, sobre la base del dentario izquierdo MACN Pv-4993; dicho ejemplar no ha sido hallado en las colecciones del MACN.

Respecto de cuál es el ejemplar tipo de *Eomegatherium nanum*, De Iuliis (1996:494) señala: "however, either MACN 4993 or 4995, is not the type of *Eomegatherium nanum*. Kraglievich (1926a: fig. 4) illustrated astragalus MACN 4992 as *E. nanum*; the text explains that the astragalus belongs to a genus, probably *Eomegatherium*, from Paraná. This suggests 1) that Kraglievich's (1940a, b) posthumously published papers were written before or during 1926, or at least that he had developed the concept of *Eomegatherium* by this date; and 2) that there is no certain association between MACN 4992 and the dentary used by Kraglievich (1940a) as type of *Eomegatherium*". Más adelante De Iuliis (1996:495) indica: "I maintain the genera and species *Pliomegatherium lelongi* (vide supra: MANDIBLE) and *Eomegatherium nanum*; the latter because it is among the very few specimens from Paraná that is properly established, illustrated, numbered, and available for study"; de lo antes expuesto resulta evidente que De Iuliis hace referencia al astrágalo MACN Pv-4992 y que

considera este ejemplar como tipo de *Eomegatherium nanum*. Por mi parte, y de acuerdo a Kraglievich (1930, 1940), considero que el material tipo de *Eomegatherium nanum* es el ejemplar MACN Pv-4993 y no el MACN Pv-4992.

Dado que el ejemplar MACN Pv-4993 no ha podido ser localizado en las colecciones del MACN, la única información respecto de los caracteres mandibulares podemos obtenerla a partir de los trabajos de Ameghino (1889,1892), Burmeister (1891) y Kraglievich (1930, 1940).

Kraglievich (1930:152) indica: “*Eomegatherium* Kragl. concuerda con *Promegatherium* Amegh. en muchos pormenores, pero posee el orificio del conducto dentario externo situado sobre el margen de la rama ascendente y, por este motivo, representa un eslabón algo más avanzado en la filogenia de los megatéridos, dado que los precursores santacruceanos de estos animales tuvieron colocado dicho orificio como en *Promegatherium*. La sínfisis mandibular de *Eomegatherium* se inicia muy adelante del primer diente, y antes de alcanzar ese punto las dos ramas permanecen bastante alejadas entre sí de modo que, al unirse en la sínfisis, el borde inferior de la mandíbula forma una curva que se aprecia claramente desde la norma superior y desde la inferior”.

Kraglievich (1930: figs. 5 a y 6 a) ilustra la porción mandibular izquierda de *Eomegatherium nanum*; en las ilustraciones se observa que: a) la sección de los alvéolos de *Eomegatherium nanum* es cuadrada; b) el m4 es anterior respecto del margen anterior de la rama ascendente; c) el límite posterior de la sínfisis es anterior respecto de la cara anterior del m1; d) la abertura posterior del canal mandibular se ubica sobre el margen anterior de la rama ascendente, un poco desplazada hacia la cara externa; e) grado de hipsodoncia bajo.

A partir de la información edita disponible podemos concluir que *Eomegatherium nanum* es una especie válida, fundamentalmente debido a la ubicación anterior del margen posterior de la sínfisis mandibular y por la posición de la abertura posterior del canal mandibular sobre el margen anterior de la rama ascendente; así como por las características observadas en el astrágalo.

Respecto de *Eomegatherium andinum*, los pocos restos conservados permiten concluir que es un taxón de menor talla que la de las otras especies del género (i. e. *Eomegatherium nanum*, *Eo. cabrerai*). El único elemento comparable entre *Eomegatherium andinum* y *Eomegatherium nanum* es la porción de mandíbula; la morfología en cuestión indica que es difícil justificar que ambas especies sean cogenéricas, fundamentalmente debido a las diferencias en la sección de los molariformes: en *Eomegatherium nanum*, son de sección cuadrada (Kraglievich, 1930, fig. 5 a) y en *Eomegatherium andinum* son más rectangulares. De lo antedicho resulta que no podemos precisar mejor las relaciones entre estos taxones, al menos hasta no contar con más elementos de juicio.

Las características presentes en el astrágalo de *Eomegatherium cabrerai* son muy similares a las del astrágalo de *Eomegatherium nanum*. A pesar de que los restos son escasos para una y otra especie, las características comparables a nivel de astrágalo permiten postular que son cogenéricas. Por lo tanto, el género ya se había diferenciado durante el Mayoense de Patagonia (Mioceno medio) y persistió hasta el Mioceno superior en la Mesopotamia argentina y en el Uruguay.

***Plesiomegatherium* Roth, 1911**

Diagnosis: megaterino de tamaño pequeño a mediano. Molariformes de sección isodiamétrica. Crestas de los molariformes levemente orientadas de manera oblicua respecto al eje sagital. Raíz anterior del arco cigomático ubicada a la altura entre el límite del M1-M2 y la parte media del M3. Hipsodoncia media. Abertura posterior del canal mandibular medial respecto del margen anterior del proceso coronoideo. Margen posterior de la sínfisis mandibular a nivel del límite m1-m2. El m4 en una posición posterior respecto del borde anterior del proceso coronoideo de la mandíbula, por lo que no es totalmente visible en vista lateral. Faceta medial de la tibia marcadamente cóncava y oval, con el eje principal oblicuo con respecto al eje transversal de la tibia. En la tibia, faceta discoidal baja y alargada, faceta odontoidea subtriangular.

Especie tipo: *Plesiomegatherium hansmeyeri* Roth, 1911.

Especies referidas:

*Plesiomegatherium hansmeyeri* Roth, 1911.

*Plesiomegatherium burmeisteri* (Moreno y Mercerat, 1891) Roth, 1911.

*Plesiomegatherium halmyronomum* Cabrera, 1928.

*Plesiomegatherium triangulatum* Rusconi, 1944.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Abra Pampa, provincia de Jujuy (Roth, 1911; Cabrera, 1928), "Araucanense" (Cabrera, 1928). Arroyo Chasicó ?, Sudoeste de la provincia de Buenos Aires, Chasicuense (Cabrera, 1928).

Consideraciones sistemáticas

Roth (1911) erige el género *Plesiomegatherium* Roth, 1911, con dos especies: *Plesiomegatherium hansmeyeri* Roth, 1911 y *Plesiomegatherium burmeisteri* (Moreno y Mercerat, 1891) Roth, 1911, pero no designa la especie tipo. *Plesiomegatherium hansmeyeri* procede de la "Altiplanicie de Abra Pampa, Jujuy, formación casi seguramente Araucana" según Cabrera (1928:341). *Plesiomegatherium burmeisteri*, originalmente descrita sobre la base del ejemplar MLP 2-66 como *Megatherium burmeisteri* Moreno y Mercerat, 1891 y posteriormente pasada a la sinonimia de *Pyramiodontherium bergi* por Cabrera (1928), procede del "Araucanense" de Catamarca (Carlini et al., 2002).

En lo que respecta a *Plesiomegatherium hansmeyeri*, Roth (1911:1) indica: “Los restos que tengo constan de un fragmento de mandíbula que conserva todavía en sus alvéolos los tres dientes posteriores; un fragmento de maxilar superior con los tres dientes del medio; una apófisis superior del arco cigomático y las partes proximal y distal de una tibia, pertenecientes al Museo Nacional de Buenos Aires; además, un fragmento de maxilar superior y una mandíbula casi entera recogidos por el doctor R. Hauthal”.

Roth (1911: figs. 1 y 2) ilustra una porción izquierda de mandíbula con sus cuatro molariformes (dado que ésta presenta los cuatro molariformes, ha de ser uno de los restos recogidos por Hauthal) y una porción izquierda de maxilar con los molariformes M2-M4 (el fragmento perteneciente al MACN). En la parte final del trabajo se detallan las medidas de los molariformes de *Plesiomegatherium hansmeyeri*; las cuales corresponden a una porción de maxilar con parte del primer molariforme y los M2-M5 completos (que fuera colectada por Hauthal) y a una porción de mandíbula con los cuatro molariformes completos (figurada por Roth (1911, figs. 1 y 2) y colectada por Hauthal).

Sin embargo, respecto de la procedencia de *Plesiomegatherium hansmeyeri*, Rovereto (1914:20) indica: “Otra localidad en que se hallaría el araucano fosilífero es Abra Pampa, en la región de la Puna. Sobre unos restos fósiles, que se creyeron procedentes de esta localidad, estableció Roth su género *Plesiomegatherium* con la especie *P. Hans Meyeri*. Dado que el mismo género se encuentra en el araucanense típico con la especie *P. Burmeisteri*, el yacimiento de Abra Pampa podría atribuirse al mismo periodo; pero se me asegura que allí faltan en absoluto estratos fosilíferos y que el ejemplar de *Plesiomegatherium* que dicen haberse hallado ahí, procede en cambio de la base de la Formación Tarija”. Por lo tanto la procedencia exacta de los restos asignados a *Plesiomegatherium hansmeyeri* es al menos dudosa.

Roth (1911) no designa el material tipo de *Plesiomegatherium hansmeyeri*; por su parte, Cabrera (1928) asigna como lectotipo el ejemplar MACN Pv-2895 que consta de: fragmento de maxilar derecho con M1 parcial y M2-M5 completos, el fragmento de hemimandíbula derecha con los últimos tres molariformes completos y porciones proximal y distal de tibia.

Mones (1986) indica que el lectotipo es un espécimen localizado en MLP; sin embargo, como se indicara, el material está depositado en el MACN.

Carlos Ameghino (1919, Lámina VII) ilustra un fragmento de cráneo procedente de la región de Tiopunco (provincia de Tucumán) que refiere a *Plesiomegatherium*; no obstante, este ejemplar debe referirse a *Pyramiodontherium bergi*.

Cabrera (1928), a la vez que considera *Plesiomegatherium burmeisteri* como sinónimo de *Pyramiodontherium bergi*, reconoce una tercera especie de *Plesiomegatherium*: *Plesiomegatherium halmyronomum*, a base de un cráneo (MLP 26-IV-10-1) procedente de la



Formación Arroyo Chasicó (Mioceno tardío), provincia de Buenos Aires; Mones (1986) indica erróneamente -seguramente un mero lapsus- que el material tipo es "MLP 24-IV-10-1" en lugar de MLP 26-IV-10-1. Para esta asignación Cabrera se basa en que el tamaño de *Plesiomegatherium halmyronomum* es comparable al de *Plesiomegatherium hansmeyeri*, pero fundamentalmente en que la primera especie se parece a la segunda más que a cualquier otra conocida. Cabrera (1928:350) señala "Incluyo este fósil en el género *Plesiomegatherium* porque los escasos restos que existen de *P. Hans-Meyeri* se le parecen bastante en el tamaño y en otros detalles, y, hasta tanto que se disponga de mejor material de uno y otro, me parece innecesario crear un género nuevo, cuyas diferencias con *Plesiomegatherium* no me sería posible ahora establecer". Por otra parte, destaca que las respectivas localidades de procedencia están distantes una de otra y que el "horizonte" en el cual fueron halladas no es el mismo.

Rusconi (1944) crea la especie *Plesiomegatherium triangulatum* basándose en un M1 derecho PVL 828 (R-728) aislado, procedente del "Puelchense" de Villa Ballester, provincia de Buenos Aires. Respecto de la morfología del molar, Rusconi (1944:2) indica: "Diente de sección casi triangular (triángulo escaleno) con vértice anterior romo y equivalente a la cara plano-convexa del mismo órgano de *Plesiomegatherium Burmeisteri*, *P. Hans-Meyeri*, etc. El diámetro anteroposterior del referido diente de *P. triangulatum* es de 20 mm por 27 de diámetro transversal; en *P. burmeisteri* mide 33 x 38 respectivamente".

Cattoi (1966) asigna a *Plesiomegatherium halmyronomum* una mandíbula (MLP 30-XII-10-21) procedente de la Formación Arroyo Chasicó. De Iuliis (1996) y De Iuliis et al. (2004) consideran que *Plesiomegatherium hansmeyeri* y *Plesiomegatherium halmyronomum* no son suficientemente conocidos como para resolver inequívocamente su posición taxonómica; asimismo, que el estatus taxonómico de *Plesiomegatherium triangulatum* es imposible de determinar teniendo en cuenta que se erigió a base de un molariforme aislado. De Iuliis et al. (2004) opinan que *Plesiomegatherium triangulatum* debe considerarse como un *nomen vanum*.

### ***Plesiomegatherium hansmeyeri* Roth, 1911**

Láminas 8, 9, 10.

**Diagnosis:** megaterino de tamaño pequeño a mediano. Molariformes de sección isodiamétrica. Crestas de los molariformes levemente orientadas de manera respecto al eje sagital. Raíz anterior del arco cigomático ubicada entre el límite del M1-M2 y la parte media del M3. Cuerpo mandibular alto. Abertura posterior del canal mandibular medial respecto del

margen anterior del proceso coronoideo. Margen posterior de la sínfisis mandibular a nivel del límite m1-m2. El m4 se ubica en una posición posterior respecto del borde anterior de la rama ascendente de la mandíbula, por lo que no es totalmente visible en vista lateral. Faceta medial de la tibia marcadamente cóncava y oval, con el eje principal oblicuo con respecto al eje transversal de la tibia, faceta discoidal baja y alargada, faceta odontoidea subtriangular.

Es la misma del género por monotipia, dado que la especie de Arroyo Chasicó se considera que no pertenece este género.

Lectotipo: MACN Pv-2895 (Cabrera, 1928), porción derecha de maxilar con molariformes M1-M5, rama mandibular derecha con molariformes m2-m4, fragmentos proximal y distal de tibia derecha, vértebra torácica, porción del hueso escamoso correspondiente al arco cigomático (Lámina 9, Figs. A, B, C, D; y Lámina 10, Figs. A y B).

Localidad tipo: Abra Pampa, cerca de Uschaya, provincia de Jujuy (Roth, 1911), "Araucanense" Cabrera (1928); sin embargo, Rovereto (1914) indica que los restos proceden de la base de la Formación Tarija (Pleistoceno) de Bolivia.

### Descripción

*Plesiomegatherium hansmeyer* es un megaterino de tamaño pequeño a mediano, mayor que *Megathericulus patagonicus* y *Megathericulus cabrerai*, apenas mayor que "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*, menor que *Megatheriops rectiden*, *Pyramiodontherium bergi*, *Pyramiodontherium brevirostrum*, *Pyramiodontherium scillatoyanei* y mucho menor que *Megatherium americanum* y *Eremotherium laurillardi*.

La porción de maxilar (Lámina 8, Figs. A y B) y la porción de mandíbula (Lámina 8, Figs. C y D) figuradas por Roth (1911: figs. 1 y 2) no se han hallado, los únicos restos estudiados son los del lectotipo (MACN Pv-2895). La porción derecha de maxilar y la rama mandibular derecha pertenecientes al material tipo (MACN Pv-2895) son morfométricamente semejantes a las del material adicional figurado por Roth (1911), aunque la orientación oblicua de los molariformes es menos notoria en el ejemplar tipo.

La porción derecha de maxilar (MACN Pv-2895) presenta la mayor parte del M1 y los M2-M5 completos y parte de la raíz anterior del arco cigomático (Lámina 9, Figs. A y B). La ubicación de la raíz anterior del arco cigomático es similar en MACN Pv-2895 y en el ejemplar figurado por Roth (1911, fig. 2), ubicándose entre el límite del M1-M2 y la parte media del M3 (Lámina 9, Figs. A y B.); esta disposición de la raíz cigomática también se da en "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* (MLP 26-IV-10-1), en las especies de *Pyramiodontherium*, en *Megatherium americanum* y *Megatherium tarijense*; en

*Eremotherium laurillardi* se ubica desde la parte media del M1 y la parte posterior del M2. En MACN Pv-2895, el foramen infraorbitario se ubica a 38 mm por encima del plano palatal, altura similar a la observada en "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* y los ejemplares MACN Pv-13764 y PVL R-298 referidos a *Pyramiodontherium bergi*, pero menor que en *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66) y *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25). La pared del maxilar, a nivel de la serie dentaria, es recta y no convexa como en "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* y en mayor grado en *Pyramiodontherium*. Observando la porción de maxilar desde el lado medial, se ve que el plano palatal no se encuentra en el mismo plano que el alveolar; es decir que en vista medial puede observarse parte de la pared medial de los alvéolos. Una disposición similar se presenta en *Pyramiodontherium bergi*, *Pyramiodontherium brevirostrum*, *Megatheriops rectidens* y *Megatherium americanum*. En "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*, *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151), *Eomegatherium andinum* (MLP 2-204) y *Eremotherium laurillardi* ambos planos son cercanamente coincidentes y por lo tanto no se observa la parte medial de la pared alveolar.

En MACN Pv-2895, la serie dentaria superior mide aproximadamente 143 mm, las crestas de los molariformes se disponen de manera apenas oblicua respecto del eje, es decir algo inclinadas (Lámina 9, Fig. B). Esta orientación, más notoria en los molariformes anteriores, se manifiesta en el contorno subtrapezoidal de los M1 y M2. No es posible determinar si la orientación oblicua de la crestas es un carácter diagnóstico válido para la especie, o bien si se debe a deformación post mórtem como expuso Cabrera (1928). La mencionada orientación de las crestas de los molariformes es más notoria en el ejemplar figurado por Roth (1911, fig. 2) (Lámina 8, Fig. A, en este trabajo), a tal punto que en MACN Pv-2895 los molariformes son casi de sección cuadrada.

La mandíbula del ejemplar MACN Pv-2895 está incompleta: sólo se preserva la rama mandibular derecha con la parte posterior del alvéolo del m1 y los m2-m4 (Lámina 9, Figs. C y D). La convexidad ventral de la mandíbula es similar a la de *Megatherium*, la rama horizontal es alta: 115 mm; Roth indica una altura de 125 mm entre m2 y m3 para la rama figurada por Roth (1911, fig. 1). Por detrás del límite posterior del m4, existe una escotadura que define un claro límite entre esta porción y el comienzo del proceso angular, escotadura que es más marcada en el ejemplar figurado por Roth (1911, fig. 1) (Lámina 8, Fig. C, en este trabajo) que en MACN Pv-2895 (Lámina 9, Fig. C); de la observación del recorrido del límite inferior de la mandíbula en esta área, se infiere que el proceso angular se dispondría en una posición elevada. La mencionada escotadura también se encuentra en "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* (MLP 30-XII-10-21), pero en ésta el proceso angular se dispondría en una posición más baja.

La longitud de la serie dentaria de MACN Pv-2895 (Lámina 9, Fig. C), entre el borde posterior del alvéolo del m1 y la parte posterior del m4, es de 108 mm; Roth (1911) indica

una longitud total de la serie dentaria (para el ejemplar figurado) de 132 mm. Kraglievich (1930, figs. 5 c y 6 c) figura la mandíbula de *Plesiomegatherium hansmeyeri* (ilustrada por Roth, 1911) y da detalles de las dimensiones de ésta; la serie dentaria tiene, según este autor, una longitud de 132 mm. No es posible determinar si Kraglievich obtiene el dibujo y las medidas a partir del material original, o si los datos los toma del trabajo de Roth (1911), aunque lo más probable es esto último. Otras dimensiones dadas por Kraglievich (1930) son: altura de la rama mandibular a nivel de la sínfisis: 100 mm, altura máxima de la rama: 125 mm.

Al igual que en el maxilar, las crestas de los molariformes inferiores están oblicuamente orientadas respecto al eje sagital; la mencionada orientación es mucho más notoria en el ejemplar figurado por Roth (1911, fig. 1) (Lámina 8, Fig. C, en este trabajo) que en MACN Pv-2895 (Lámina 9, Fig. D), debido a que en este último la orientación mencionada es visible sólo en los molariformes anteriores. Por otra parte, independientemente del grado de inclinación de las crestas de los molariformes, los diámetros anteroposterior y labiolingual de cada uno de ellos son similares, a diferencia de "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* (MLP 30-XII-10-1) en el que el diámetro labiolingual es notoriamente mayor que el diámetro anteroposterior. En *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18) y *Eomegatherium andinum* (MLP 2-204) no se preservan los molariformes, pero a juzgar por el contorno de los alvéolos, éstos han de haber sido similares a los de "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*. El índice de hipsodoncia para *Plesiomegatherium hansmeyeri* (De Iuliis, 1996; Bargo, 2001b), calculado a partir de las medidas obtenidas y de las ilustraciones (Roth, 1911, fig. 1), ofrece un valor en torno a 95.

La ubicación de la abertura posterior del canal mandibular es similar a la de *Megatherium* y *Eremotherium*; es decir, se ubica medial respecto de la base del proceso coronoideo, por lo que no es visible en vista lateral; a diferencia de *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18) y *Eomegatherium andinum* (MLP 2-204), donde dicha abertura se halla sobre el margen anterior de la base de dicho proceso, siendo parcialmente visible en vista lateral. En el calco MACN A-11560, que corresponde presuntamente a material asignado por Ameghino (1889) a *Promegatherium smaltatum* (ver Kraglievich, 1940), puede comprobarse la peculiar situación de la abertura posterior del canal mandibular ubicada sobre la cara externa de la rama mandibular, siendo claramente visible en vista lateral.

La corona del m4 está incompleta; sin embargo, al igual que en otros megaterinos (*Pyramiodontherium*, *Megatheriops*), en vista lateral sólo es visible la mitad anterior de dicho molariforme, dado que se interpone el margen anterior de la rama ascendente, a diferencia de lo que ocurre en *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18), *Eomegatherium andinum* (MLP 2-204), "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* (MLP 30-XII-10-1), en los cuales el m4

es bien visible en vista lateral. Cabe destacar que en varios especímenes de *Megatherium americanum*, el m4 es de posición muy posterior y en consecuencia está totalmente oculto por la rama ascendente en una vista lateral.

En el ejemplar MACN Pv-2895 no se puede precisar la ubicación del margen posterior de la sínfisis mandibular porque la mandíbula está rota en ese punto; en el ejemplar figurado por Roth (1911, fig. 1) (Lámina 8, Fig. C, en este trabajo), aparentemente el borde posterior de la sínfisis mandibular se ubica a nivel del límite m1-m2; Kraglievich (1930, fig. 5 c) ilustra la posición de la sínfisis a nivel del límite m1-m2. En "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*, *Megathericulus patagonicus*, *Eomegatherium andinum* y *Eo. nanum* (Kraglievich, 1930, fig. 5 a) el margen posterior de la sínfisis está por delante de los m1. En *Pyramiodontherium bergi* este límite se da en la parte media del m1. Al igual que en *Plesiomegatherium hansmeyerii*, en *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25) y *Megatherium altiplanicum* (Saint-André y De Iuliis, 2001, fig. 4 b) el borde posterior de la sínfisis mandibular se ubica cerca del límite m1-m2; en *Megatherium americanum* el borde posterior de la sínfisis mandibular se ubica por detrás del límite m1-m2.

Se conservan únicamente las porciones proximal y distal de la tibia derecha (MACN Pv-2895), ambas deformadas por compresión. En su porción proximal, la faceta medial tiene forma marcadamente oval y cóncava y se orienta oblicuamente (35°) con respecto al eje transversal (Lámina 10, Fig. A). En la porción distal de la tibia, la faceta que articula con la faceta discoidal del astrágalo es baja y alargada, y aquella que articula con la faceta odontoidea es de forma subtriangular (Lámina 10, Fig. B). De la observación de la epífisis distal de la tibia, se infiere que el ángulo formado entre la faceta discoidal y la faceta odontoidea del astrágalo es de 90°, de manera similar a lo que ocurre en *Pyramiodontherium*.

De Iuliis (1996) considera que la morfología peculiar de esta región se debe a compresión post mortem. Teniendo en cuenta la morfología (oblicuidad de las crestas) de los molariformes es muy probable que todo el ejemplar haya sido comprimido y que así se expliquen algunos rasgos morfológicos propios.

**“*Plesiomegatherium*” *halmyronomum* (Cabrera, 1928)**

Láminas 11, 12 y 13, Figs. A y B.

Diagnosis: megaterino de tamaño pequeño a mediano. Cráneo alargado y bajo. Paladar plano. Rostro de paredes rectas y paralelas. Serie dentaria corta. Límite posterior de la sínfisis mandibular anterior al m1. Molariformes inferiores pequeños y comprimidos anteroposteriormente. m4 por delante del borde anterior de la rama ascendente, por lo que es visible en vista lateral. En el astrágalo, la porción ventral de la faceta no contacta la faceta ectal.

Holotipo: MLP 26-IV-10-1, cráneo bastante completo, sin premaxilares, sin arcos cigomáticos, sin molariformes, solo se preserva el 5.º molariforme izquierdo. El resto pertenece a un individuo adulto, o próximo a alcanzar la madurez; está mal preservado y presenta numerosas fracturas (Lámina 11, Figs. A, B, C).

Localidad tipo: Barranca del Arroyo Chasicó, cerca de la laguna Chasicó, Suroeste de la provincia de Buenos Aires. Formación Arroyo Chasicó (Mioceno Superior). Probablemente los restos procedan del Miembro Vivero (ver Bondesio et al., 1980b; Cione y Tonni, 2005).

Material referido:

MLP 30-XII-10-21, rama mandibular derecha con la dentición completa y parte de la rama ascendente; rama mandibular izquierda que conserva solo m1-m2 y m4, sin la rama ascendente. Barranca del arroyo Chasicó, cerca de la laguna Chasicó, Suroeste de la provincia de Buenos Aires. Formación Arroyo Chasicó, Miembro Vivero (Mioceno Superior).

MLP 28-X-11-81: astrágalo derecho incompleto y restos de maxilar muy mal preservados. Formación Arroyo Chasicó.

MLP 55-IV-28-46: fragmento de maxilar muy mal preservado. Formación Arroyo Chasicó.

Descripción

“*Plesiomegatherium*” *halmyronomum* es un megaterino de tamaño pequeño a mediano, mayor que *Megathericulus patagonicus*, *Megathericulus primaevus* y *Eomegatherium andinum*; apenas menor que *Plesiomegatherium hansmeyeri* y *Plesiomegatherium lelongi*; menor que *Megatheriops rectidens*; *Pyramiodontherium bergi*,

*Pyramiodontherium brevirostrum*; *Pyramiodontherium scillatoyanei*; y mucho menor que *Megatherium americanum* y *Eremotherium laurillardi*.

#### Cráneo y dentición

El cráneo MLP 26-IV-10-1 está bastante completo, faltan los arcos cigomáticos y la dentición, pero está mal preservado, con muchas fracturas que no permiten definir claramente las líneas de suturas y otras características menores (Lámina 11, Figs. A, B, C). Es alargado, el largo cóndilo-maxilar es de 435 mm (Cabrera, 1928:351, indica 465 mm) y bajo, pero esto último está sobredimensionado por una deformación por compresión (Lámina 11, Fig. C).

En vista palatal (Lámina 11, Fig. A) se observa que el rostro es alargado y levemente ahusado dado que los bordes ventrales de las paredes de los maxilares tienden a converger anteriormente, carácter que lo diferencia de *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818) en el cual éstos son paralelos y de *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66), *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25) y *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151) en los que las paredes divergen luego de una pequeña constricción por delante de los M1.

En "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* la serie dentaria superior tiene un largo de 132 mm y el largo predentario del maxilar es de 80 mm, para "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* se obtiene un valor de PMMLI de 60. En *Megathericulus patagonicus* este valor es mayor a 100, en *Pyramiodontherium bergi* varía entre 44 y 55.

Las series dentarias, se disponen en forma paralela entre sí, sin converger anteriormente como en *Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium brevirostrum* (Carlini et al., 2002); la pared del maxilar, en la parte correspondiente a la serie dentaria, aparece levemente convexa, pero este detalle no resulta fácil de evaluar debido a la deformación del cráneo. La distancia entre ambas series es mayor que el ancho del mayor de los alvéolos, esta situación también se observa en *Megatheridium annectens* (Cabrera, 1928, lamina 1 b), a diferencia de *Megatherium americanum*, *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66), *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25) y *Megatherium altiplanicum* (Saint-André y De Iuliis, 2001, fig. 3 d), en los que esta distancia es menor que el ancho del mayor de los molariformes o de su alvéolo; en *Megathericulus patagonicus* el paladar también es ancho, pero es apenas menor que el de los alvéolos debido a la forma particular de estos últimos. El techo del paladar es plano, la serie alveolar se ubica aproximadamente en el mismo plano que el techo del paladar como en *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151), *Eomegatherium andinum* (MLP 2-204) y *Eremotherium laurillardi*; y a diferencia de lo que sucede en *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818) y *Pyramiodontherium*, en los que el techo es cóncavo y los planos mencionados no son coincidentes. En *Plesiomegatherium*

*hansmeyeri* (MACN Pv-2895) el techo del paladar no se preserva; sin embargo, en vista medial puede observarse que los planos mencionados no son coincidentes.

La raíz del arco cigomático se ubica entre el límite M1-M2 y la mitad del M3 (Lámina 11, Figs. A y C), pero existen mínimas diferencias entre ambos lados debido a la citada deformación; esta disposición de la raíz cigomática también se da en *Plesiomegatherium hansmeyeri* y en las especies de *Pyramiodontherium*, mientras que en *Megathericulus patagonicus* se implanta entre la parte media del M2 y la parte media del M3.

Los molariformes no se preservan, sólo parcialmente el M5 izquierdo (Lámina 11, Fig. A). Las series alveolares tienen un largo de 132 mm, representando cerca del 30% del largo total del cráneo; 38.7% en *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66) y 35.4% en *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818). Los alvéolos son en general isodiamétricos; sin embargo, a juzgar por los caracteres dentarios observados en la mandíbula asignada a esta especie (MLP 30-XII-10-1), no debiera descartarse que los molariformes superiores hayan estado naturalmente comprimidos anteroposteriormente. En la colección del MLP existe un fragmento muy mal preservado de maxilar con restos de molariformes (MLP 55-IV-28-46), en el cual puede observarse que los molariformes son de sección levemente rectangular. En *Plesiomegatherium hansmeyeri* (MACN Pv-2895) los molariformes son isodiamétricos y de sección cuadrada, en *Megathericulus patagonicus* sólo se preservan los alvéolos que son de sección rectangular.

La mandíbula asignada a "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* (MLP 30-XII-10-1), ilustrada por Cattoi (1966) y De Iuliis et al. (2004, fig. 11), está un poco deformada por compresión post mórtem, todos los molariformes se encuentran fragmentados y no se conserva ni la sínfisis, ni la rama ascendente derecha (Lámina 12 Figs. A, B, C, D). Sin embargo, se pueden observar varios de los caracteres diagnósticos usados en la sistemática de megaterinos.

Lo más destacable de esta mandíbula es que los molariformes están comprimidos anteroposteriormente. Son rectangulares con el diámetro mayor dispuesto transversalmente al eje sagital (Lámina 12, Figs. B y D), a semejanza de *Megathericulus patagonicus*, *Eomegatherium andinum*, *Planops* y los Nothrotheriinae en general y en oposición a otros megaterinos más modernos (*Pyramiodontherium*, *Megatheriops*, *Megatherium*) en los cuales los molariformes son cercanamente isodiamétricos. En *Plesiomegatherium hansmeyeri* (MACN Pv-2895) son de sección cuadrada. Esta morfología comprimida de los molariformes es bien manifiesta en los m1, m2 y m3; los m4 son más isodiamétricos; el resultado de esta compresión natural de cada molariforme es un acortamiento general de la serie dentaria.

La serie dentaria inferior izquierda tiene un largo de 115 mm y la derecha 112 mm. Las crestas transversales de los molariformes están levemente orientadas de manera oblicua respecto del eje sagital (Lámina 12, Fig. C), como ocurre en *Plesiomegatherium*



*hansmeyer* (Roth, 1911, fig. 1) y en los molariformes anteriores de *Pyramiodontherium* (ver Carlini et al., 2002, fig. 1), pero el ejemplar MLP 30-XII-10-21 no está tan bien preservado como para saber con seguridad si es un carácter propio o se debe a deformación. El índice de hipsodoncia (De Iuliis, 1996; Bargo, 2001b) que se calcula como el cociente entre alto de la rama horizontal y el largo de la serie dentaria, multiplicado por 100, arroja resultados interesantes. La altura de la rama mandibular izquierda de "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* (MLP 30-XII-10-21) es de 123 mm y dado que la serie dentaria es corta (115 mm), el valor obtenido para "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* es alto (107), semejante a los valores de *Megatherium americanum* (De Iuliis, 1996; Saint-André y De Iuliis, 2001; Bargo, 2001b). Otro aspecto notorio de los molariformes es que en los anteriores, fundamentalmente los m1, el valle en V es muy profundo.

La ubicación de la abertura posterior del canal mandibular no se puede precisar, dado que en esa parte el material presenta una mala preservación y está reconstruido; en *Plesiomegatherium hansmeyer* (MACN Pv-2895), *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66), *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25, MLP 31-XI-12-1), *Pliomegatherium lelongi* (MACN Pv-5269), *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818), *Megatherium americanum* y *Eremotherium laurillard*, entre otros, la abertura se ubica medialmente respecto de la base del proceso coronoideo, mientras que en *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18) y *Eomegatherium andinum* (MLP 2-204) está sobre el margen anterior del proceso; en *Promegatherium smaltatum* Ameghino, 1883, se da una situación particular, ya que dicha abertura se halla sobre la cara lateral del dentario (ver Ameghino 1883, 1889; Burmeister, 1892; Kraglievich, 1940) como ocurre en los Nothrotheriinae santacrucenses (De Iuliis, 1994).

El borde ventral del cuerpo mandibular es convexo; esta convexidad se manifiesta particularmente en el borde inferior mandibular, el cual asciende después del fondo del alvéolo del último molariforme, definiendo una escotadura (Lámina 12, Fig. A); ésta se observa también en *Plesiomegatherium hansmeyer* (Roth, 1911, fig. 1), pero en éste el proceso angular se dispone en una posición algo más elevada. En *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18), *Eomegatherium andinum*, *Pliomegatherium lelongi* (MACN Pv-13213) y *Eremotherium laurillard* la rama horizontal es baja y el proceso angular se ubica más ventralmente.

En vista lateral (Lámina 12, Fig. A), se comprueba que, al igual que en *Megathericulus patagonicus* y *Eomegatherium andinum*, el m4 es anterior respecto del borde anterior de la rama ascendente. Así, el m4 es completamente visible en vista lateral, a diferencia de *Plesiomegatherium hansmeyer* y otros megaterinos (*Megatheriops*, *Pyramiodontherium*) en los que sólo la mitad anterior del m4 es visible; *Eremotherium eomigrans* (De Iuliis y Cartelle, 1999, fig. 4 b) presenta una situación similar a la observada

en *Plesiomegatherium hansmeyeri*; en *Pliomegatherium lelongi* el límite posterior del m4 y el margen anterior de la rama ascendente se encuentran en el mismo plano, por lo que la mayor parte del m4 es visible en vista lateral; en varios especímenes de *Megatherium americanum* el m4 es posterior respecto del margen anterior de la rama mandibular ascendente.

De lo poco que se conserva de la sínfisis mandibular, puede verse que el límite posterior de ésta se ubica por delante de los m1 (Lámina 12, Fig. B), a diferencia de *Plesiomegatherium hansmeyeri* donde aparentemente el borde posterior de la sínfisis se ubica a nivel del límite m1-m2 (Roth, 1911, fig. 1). La misma ubicación de la sínfisis presente en "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* se observa en *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18), *Eomegatherium andinum* (MLP 2-204) y *Eomegatherium nanum* (Kraglievich, 1930, fig. 5 a); en *Pliomegatherium lelongi* (Kraglievich, 1930, fig. 5 b) el borde posterior de la sínfisis está a nivel de la parte media del m1; en *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66) está un poco por detrás de la mitad de los m1; en *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25) y *Megatherium altiplanicum* (Saint-André y De Iuliis, 2001, fig. 4 b) se sitúa a nivel del límite m1-m2; en general, en *Megatherium americanum* el borde posterior de la sínfisis se encuentra en una posición más posterior.

#### Astrágalo

El astrágalo derecho (MLP 28-X-11-81) está mal preservado, le falta la parte correspondiente a la faceta para el navicular y el cuboides, así como las facetas ectal y sustentacular (Lámina 13, Figs. A y B). Es de tamaño mayor que el de *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151) pero menor que el de *Eomegatherium nanum* (MACN Pv-4992), *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66) y *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1).

La faceta para la fíbula está mal conservada (Lámina 13, Fig. A) y persiste sólo parte de la porción longitudinal; aparentemente la porción ventral de ésta no contacta con la faceta ectal como sí ocurre en *Megathericulus patagonicus*. La faceta discoidal está bien desarrollada, es marcadamente convexa, en especial en el área de contacto con la faceta odontoidea, por lo que el ángulo entre ambas es menor a 90°; en *Megathericulus patagonicus* y *Pyramiodontherium bergi* el ángulo es cercano a 90°. Del proceso odontoideo, sólo se conserva la faceta odontoidea; la que, a pesar que está mal preservada en sus bordes, presenta la forma típica para los representantes de la subfamilia; es decir, es marcadamente convexa, se dispone perpendicular a la faceta discoidal y es de sección relativamente oval (Lámina 13, Figs. A y B).

A pesar de que no se conoce el astrágalo de *Plesiomegatherium hansmeyeri*, ni la tibia de "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*, algunas diferencias en la morfología del

astrágalo entre ambas especies pueden inferirse a partir de la observación de la forma de las facetas en uno y otro elemento; sobre este punto De Iuliis et al. (2004:226) indican acerca de la tibia de *Plesiomegatherium hansmeyeri*: “Potentially important characters are that the proximal tibial surface bears an elongated and oval medial articular facet, with long axis markedly oblique, and that the proximal tibial surface is strongly tapered medially and thus triangular in outline. The outline is due to a strongly reduced anteriomedially facet for the odontoid process of the astragalus, which suggests that the astragalar odontoid process was markedly reduced”; por lo tanto, resulta evidente que ambos taxones tendrían facetas odontoideas diferentes: reducida y orientada en forma oblicua en *Plesiomegatherium hansmeyeri* y desarrollada y perpendicular a la faceta discoidal en "*Plesiomegatherium halmyronomum*."

## Discusión

Un primer interrogante de difícil resolución se refiere a la real asociación y procedencia de los restos mencionados e ilustrados por Roth (1911) en la creación de *Plesiomegatherium hansmeyeri*. No sólo se desconoce si los restos recogidos por Hauthal y aquellos depositados en el MACN en 1911 pertenecen a un único individuo, sino que también se desconoce si existe alguna asociación entre aquéllos colectados por Hauthal; y si, por otra parte, están o no asociados los restos depositados en el MACN en 1911.

Por su parte, Cabrera (1928) designa los restos que figuran con el número MACN Pv-2895 como lectotipo de *Plesiomegatherium hansmeyeri*; cabe recordar que el ejemplar MACN Pv-2895 está conformado por restos pertenecientes casi con seguridad a ejemplares distintos: el maxilar derecho con M1 parcial y M2-M5 completos recogido por Rodolfo Hauthal; la porción de mandíbula derecha con los últimos tres molariformes completos y las porciones de tibia que se encontraban en 1911 en el MACN (Roth, 1911:1).

Probablemente Cabrera (1928) desconocía que el ejemplar MACN Pv-2895 incluía al menos dos ejemplares diferentes; lo cual puede explicarse suponiendo que, después del estudio original de Roth (1911), los restos de ambos se mezclaron, de tal modo que el sabio español creyó equivocadamente hallarse ante un solo ejemplar. Prueba esta mezcla el hecho de que, ya antes del estudio de Cabrera, los restos de ambos ejemplares fueran rotulados con el número MACN Pv-2895.

Posteriormente al trabajo de Cabrera (1928), otros revisores, como Kraglievich (1930, 1940), De Iuliis (1996) y De Iuliis et al. (2004), cuando hacen referencia a *Plesiomegatherium hansmeyeri*, lo hacen sobre la base del ejemplar MACN Pv-2895 y las figuras de Roth (1911). De Iuliis (1996) y De Iuliis et al. (2004) indican que los restos

figurados por Roth (1911) no pudieron ser localizados en el MACN durante sus visitas a esa institución; en realidad, es probable que el material en cuestión se haya extraviado después del estudio de Roth (1911).

Roth (1911) utiliza como carácter diagnóstico de *Plesiomegatherium* la orientación oblicua de las crestas transversales de los molariformes. Este carácter, si bien podría deberse parcialmente a deformación tal como expuso Cabrera (1928) o a variación individual tal como indican De Iuliis (1996) y De Iuliis et al. (2004), es probable que sea válido; sin descartar que, en parte, el mayor o menor grado de inclinación de las crestas, que se da dentro de una especie, se deba a variación individual; por otra parte, esta misma orientación oblicua de las crestas de los molariformes se observa en los ejemplares que han sido referidos a *Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium brevirostrum* (ver Carlini et al., 2002).

Cabrera (1928) erige "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* procedente de la Formación Arroyo Chasicó, pero las relaciones existentes entre éste y *Plesiomegatherium hansmeyeri* resultaban, en ese momento, difíciles de establecer, pues no había caracteres compartidos entre ambas especies y las semejanzas se limitaban al tamaño (como expuso Cabrera, 1928). Cabe recordar que cuando Cabrera publicó su trabajo (1928), aún no se había descubierto la mandíbula (MLP 30-XII-10-21) asignada a "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* por Cattoi (1966).

De Iuliis et al. (2004) realizan aportes para la comprensión de la relación entre *Plesiomegatherium hansmeyeri* y "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*; en su trabajo los autores ya plantean que ambos taxones no son cogenéricos; sin embargo, consideran que no es posible determinar claramente las relaciones entre éstos y mantienen a "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* en el género *Plesiomegatherium*.

Las diferencias más importantes entre ambas especies, manifiestas en algunos de los caracteres de la mandíbula, permiten una mejor evaluación de las relaciones existentes entre el ejemplar procedente del Noroeste argentino y el de Chasicó. En *Plesiomegatherium hansmeyeri* el borde posterior de la sínfisis mandibular se ubica a nivel del límite entre los m1-m2 y en vista lateral la parte posterior del m4 no es visible, dado que se interpone el borde anterior de la rama ascendente, situación similar a la observada en *Pyramiodontherium*, *Megatheriops* y varias especies cuaternarias de Megatheriinae; en "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* el borde posterior de la sínfisis mandibular se ubica muy por delante de los m1, y el m4 es bien visible en vista lateral, situación similar a la presente en *Megathericulus patagonicus* y *Eomegatherium andinum*. Por otra parte, la forma de los molariformes es diferente, siendo isodiamétricos en *Plesiomegatherium hansmeyeri*, *Pyramiodontherium*, *Megatheriops* y marcadamente rectangulares (o comprimidos anteroposteriormente) en "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*.

El grado de hipsodoncia en los tardígrados es apreciable a través de la evaluación de la altura total de los molariformes o de la rama horizontal (De Iuliis, 1996); así, el índice de hipsodoncia (Zetti, 1964; De Iuliis, 1996; Saint-André y De Iuliis, 2001; Bargo, 2001b) obtenido para "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* es similar al observado en ejemplares de *Megatherium*. En "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* se alcanza un valor de 107%, en tanto que en *Megatherium americanum* los valores varían entre 92% y 112% (Saint-André y De Iuliis, 2001). Sin embargo, como fuera expuesto por De Iuliis et al. (2004:224), estos valores no son directamente comparables, dado que este índice sólo resulta claramente útil cuando se pretende comparar taxones que presentan molariformes de morfología similar y por consiguiente, longitudes de series dentarias comparables. Un claro ejemplo de la utilidad índice de hipsodoncia, según los autores antes citados, es el que resulta de comparar los índices obtenidos en *Megatherium americanum* y *Eremotherium laurillardi*, ya que ambos taxones presentan una morfología de los molariformes similar y, por consiguiente, longitudes de series dentarias comparables (ver De Iuliis, 1996; Bargo, 2001b). De Iuliis (1996) utiliza otros métodos para calcular la hipsodoncia, que indican que "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* presentaría una hipsodoncia menor a la que resulta de la utilización del índice usado por Saint-André y De Iuliis (2001), Bargo (2001b), entre otros.

La configuración del techo del paladar, la ubicación del plano palatal respecto del plano alveolar, la sección de los molariformes inferiores, la ubicación del borde posterior de la sínfisis mandibular, la ubicación de m4 respecto del margen anterior de la rama ascendente, la ubicación del proceso angular, la forma y disposición de la faceta odontoidea son caracteres que diferencian al megaterino de Chasicó de *Plesiomegatherium* *hansmeyeri*, en un grado que estimo es mayor al genérico; por lo que puede concluirse que ambas especies no pertenecen al mismo género, tal como ya fuera sugerido por De Iuliis et al. (2004:224).

La mayoría de los estados de carácter observados en *Plesiomegatherium* *hansmeyeri* lo vinculan a las especies de *Megatherium*, es decir que estamos en presencia de un taxón con características en general "derivadas". La presencia de *Plesiomegatherium* *hansmeyeri* en el Plioceno (sensu Cabrera, 1928) de la provincia de Jujuy es compatible con la idea de que el clado *Megatherium* se origina en el Plioceno inferior del Altiplano de Bolivia (Saint-André y De Iuliis, 2001). Sin embargo, la procedencia exacta es discutida, dado que Rovereto (1914) afirma que no proceden de Abra Pampa, provincia de Jujuy, sino de la Formación Tarija (Pleistoceno Medio) en Bolivia.

Con la incertidumbre existente en cuanto a la procedencia exacta de los restos, sumado el hecho de que pertenecen a individuos distintos, de los cuales sólo sabemos que proceden de la misma región, no es posible por el momento resolver inequívocamente la situación taxonómica de *Plesiomegatherium* *hansmeyeri*; sin embargo, los elementos de

juicio disponible lo vinculan al clado Megatherium (Saint-André y De Iuliis, 2001). Por su parte, De Iuliis et al. (2004:224) aceptan una probable mayor afinidad de *Plesiomegatherium hansmeyer* con *Promegatherium*, pero teniendo en cuenta la ubicación de la abertura posterior del canal mandibular en uno y en otro, esto resulta muy poco probable.

En definitiva, la evaluación de todos los caracteres anatómicos que pueden analizarse con el material hoy disponible indica que “*Plesiomegatherium*” *halmyronomum* y *Plesiomegatherium hansmeyer* no son cogenéricas; lo cual resulta explicable teniendo en cuenta, además de las diferencias morfológicas, el hecho de que bien podrían tener antigüedades muy distintas: Mioceno tardío temprano en un caso y tal vez Plioceno o Pleistoceno en el otro.

En cuanto a las relaciones que “*Plesiomegatherium*” *halmyronomum* pueda tener con otros megaterinos distintos de *Plesiomegatherium hansmeyer*, resulta evidente que éste presenta una mayor afinidad con *Megathericulus* y *Eomegatherium*, que la que podría tener con otros (e. g. *Megatheriops*, *Pyramiodontherium*), dado que “*Plesiomegatherium*” *halmyronomum* posee algunos rasgos (e. g. techo del paladar plano, plano palatal y plano alveolar cercanamente coincidentes, sección de los molariformes inferiores rectangular, borde posterior de la sínfisis mandibular por delante del m1, m4 anterior respecto del margen anterior de la rama ascendente) coincidentes con aquéllos presentes en *Megathericulus patagonicus* y *Eomegatherium andinum*. Sin embargo, presenta otros (bordes ventrales de las paredes de los maxilares convergiendo anteriormente, raíz del arco cigomático ubicada entre el límite M1-M2 y la mitad del M3, proceso angular elevado) que lo distinguen de éstos.

De Iuliis et al. (2004:226), indican varias características propias de “*Plesiomegatherium*” *halmyronomum*, pero lo consideran incertae sedis. La evaluación de todos los caracteres presentes en “*Plesiomegatherium*” *halmyronomum* no permiten la inclusión de éste en ningún género previamente conocido; pero sí justifica la determinación de un nuevo género de Megatheriinae cuya especie tipo es “*Plesiomegatherium*” *halmyronomum*, la cual presenta un grado evolutivo más “avanzado” que el de *Megathericulus* y *Eomegatherium* del Mayoense de Patagonia, pero más “primitivo” que aquél presente en los taxones del Huayqueriense del Centro y Noroeste argentino (e. g. *Megatheriops*, *Pyramiodontherium*). Para evitar futuros posibles desacuerdos y malentendidos nomenclaturales, se considera más prudente no formalizar aquí un nuevo género de megaterino; más aún teniendo en cuenta que la nominación en una Tesis Doctoral carece de validez a los efectos nomenclaturales.

Siguiendo a De Iuliis et al. (2004:226), *Plesiomegatherium triangulatum* debe considerarse *nomen vanum*; dado que los restos sobre los cuales está basado (un

molariforme aislado -Lámina 13, Figs. C y D-) son insuficientes para una inclusión genérica de la especie en cuestión.

**Megatheriops** C. Ameghino y Kraglievich, 1921

Sinonimia: *Megatherium* Rovereto, 1914 (nec Cuvier, 1796).

Diagnosis: megaterino de tamaño mediano. Cráneo relativamente corto y bajo. Ancho intermolar del paladar aproximadamente similar al ancho de los molariformes de mayor tamaño. Raíz anterior del arco cigomático ubicada a nivel de la parte media del M2 y la parte media del M3. Porción descendente del pterigoides relativamente pequeña. Margen posterior de la sínfisis mandibular cerca del nivel del medio del M1. Húmero con cresta deltopectoral desarrollada y proyectada lateralmente.

Especie tipo: *Megatheriops rectidens* (Rovereto, 1914) Ameghino y Kraglievich, 1921.

Distribución geográfica y estratigráfica: Huayquerías de San Carlos, Mendoza, Argentina. Huayqueriense (Mioceno tardío).

Consideraciones sistemáticas

Rovereto (1914: 210) basó esta especie sólo en el cráneo y consideró que sus características se correspondían con las de *Megatherium*. Carlos Ameghino y Lucas Kraglievich (Ameghino y Kraglievich, 1921) llevaron la especie al estatus genérico *Megatheriops*, sin explicación. Cabrera (1928) tuvo reserva sobre su validez y considera que es muy similar a *Pyramiodontherium bergi*. Hoffstetter (1958) pasa *Megatheriops* a la sinonimia de *Megatherium*, pero sin fundamentación.

De Iuliis (1996) considera *Megatheriops* como un género válido por la presencia de caracteres aparentemente plesiomórficos, como el maxilar elongado por delante del M1 y la presencia de una cresta deltopectoral bien desarrollada en el húmero; no obstante, presenta un alto grado de hipsodoncia, el cual, es considerado por este autor como derivado.



***Megatheriops rectidens*** (Rovereto, 1914) Ameghino y Kraglievich, 1921  
Láminas 14, 15 16.

Sinonimia: *Megatherium rectidens* Rovereto, 1914. nec Cuvier, 1796.

Diagnosis: la misma del género por monotipia.

Holotipo: MACN Pv-2818, cráneo casi completo, al que le falta una porción derecha de paladar que incluye la serie dentaria. Rama mandibular derecha, dos húmeros y un cúbito derecho (Láminas 14, 15, 16).

Localidad tipo: Huayquerías de San Carlos, Mendoza, Argentina. Huayqueriense (Mioceno tardío-Plioceno temprano).

Distribución geográfica y estratigráfica: Huayquerías de San Carlos, Mendoza, Argentina. Huayqueriense (Mioceno tardío-Plioceno temprano).

Material referido:

MACN Pv-8487, maxilar derecho de un individuo juvenil. Procedente de las Huayquerías de San Carlos (Mendoza).

MACN Pv-8488, maxilar derecho de un individuo juvenil. Procedente de las Huayquerías de San Carlos (Mendoza).

Descripción

*Megatheriops rectidens* es similar en tamaño a *Pyramiodontherium scillatoyanei*, pero menor que *Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium brevirostrum*; es mayor que las especies de *Megathericulus* y *Eomegatherium*; y menor que las especies de *Megatherium* y *Eremotherium*.

El cráneo (MACN Pv-2818) es corto y alto; dorsalmente hay un cambio abrupto en el perfil entre la porción rostral y la cefálica (Lámina 14, Fig. A). Los cóndilos occipitales se ubican a 95 mm del plano alveolar. El rostro es alargado, bajo y ahuzado anteriormente. De Iuliis (1996) utiliza el denominado PMMLI como índice para evaluar el largo de los maxilares por delante de los M1, el cual para *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818) es de 48, valor similar al del tipo de *Pyramiodontherium brevirostrum*. El ejemplar MACN Pv-2817 es uno de

los pocos ejemplares de megaterinos terciarios que preserva el yugal; en éste, el proceso orbitario está poco desarrollado (Lámina 14, Fig. A), a diferencia de *Megatherium americanum*, en el que dicho proceso está bien desarrollado y tiene forma triangular con el ápice dirigido hacia delante.

El borde inferior de la orbita se ubica levemente por encima del plano alveolar (Lámina 14, Fig. A), más o menos como en *Megatherium americanum*. En *Eremotherium laurillardi* este límite es ventral, cercano al plano oclusal.

En vista palatal (Lámina 14, Fig. B), el rostro es largo y angosto, y los márgenes ventrales son cercanamente paralelos, a diferencia de *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151), *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66, MACN Pv-13764) y *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25, MLP 31-XI-12-1), en los cuales el rostro, en vista ventral, tiene forma de espátula. También en vista palatal, se observa que el techo del paladar es cóncavo y que los planos palatal y alveolar son levemente distintos; es decir, que en vista medial puede observarse parte de la pared medial de los alvéolos. En "*Plesiomegatherium halmyronomum* (MLP 26-IV-10-1), *Eomegatherium andinum* (MLP 2-204) y *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151) ambos planos son cercanamente coincidentes y por lo tanto no se observa la parte medial de la pared alveolar. A nivel de las series dentarias, la pared del maxilar es marcadamente convexa.

Se conserva parte del basicráneo y de la región auditiva, pero el estado de preservación no es muy bueno; las pocas características evaluables son similares a las del resto de los megaterinos en los que esta región se ha preservado (e. g. *Megatherium americanum*, *Eremotherium laurillardi*); en este sentido, la fosa estilohial es aparentemente menor que la de *E. laurillardi* y *M. americanum*. Por otra parte, el ectotimpánico es parecido al de *M. americanum*, pero la parte ventral es menos prominente (De Iuliis, 1996).

En vista lateral (Lámina 14, Fig. A), se observa que la raíz cigomática anterior es grácil y se implanta en una posición elevada, ubicándose el foramen infraorbitario a 41 mm por encima del borde alveolar; dicha raíz se sitúa a nivel de la parte media del M2 y la mitad M3. Por detrás de las series dentarias el cráneo está muy deformado.

La única serie dentaria superior conservada mide 175 mm, valor que representa el 37% del largo cóndilo-maxilar; al igual que en *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151) es ligeramente convergente hacia adelante. Tanto lingual como labialmente la serie es convexa. En general los molariformes superiores de *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818) son isodiamétricos, al igual que en *Pyramiodontherium bergi*, *Megatherium americanum* y otros megaterinos avanzados, y a diferencia de *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151), en el cual los molariformes superiores han de haber sido rectangulares, según se infiere de la morfología de los bordes alveolares. Aparentemente el ancho del paladar a nivel del M3 sería similar al ancho de este molariforme (Lámina 14, Fig. B).

El ejemplar MACN Pv-8488 está representado por una porción de maxilar derecho de un individuo juvenil; únicamente se conservan los M1 y M2 sin la superficie oclusal y el M5 completo; el M1 es trapezoidal, el M2 rectangular y los M3 y M4 son isodiamétricos. La serie tiene un largo de 105 mm; el foramen infraorbitario se halla a 15 mm del plano alveolar. Por su parte, el maxilar del ejemplar MACN Pv-8487 preserva los M1-M4 y tiene una longitud conservada de 57 mm.

Únicamente persiste la hemimandíbula derecha del ejemplar tipo de *Megatheriops rectidens* (Lámina 15, Figs. A y B), pero faltan los m1-m3, la morfología general recuerda aquélla de las especies de *Pyramiodontherium*, aunque en *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818) la escotadura ventral por detrás del nivel de la serie dentaria es más marcada (Lámina 15, Fig. A). La serie dentaria tiene un largo de 165 mm y la altura de la rama horizontal es de 150 mm, por lo tanto el índice de hipsodoncia (De Iuliis, 1996; Bargo, 2001b) se calcula en 90.

La ubicación de la abertura posterior mandibular es similar a la de *Pyramiodontherium bergi* y otros megaterinos plioleistocenos (e. g. *Megatherium americanum*); así, la abertura es medial respecto del margen anterior del proceso coronoideo, no pudiéndose observar en vista lateral (Lámina 15, Fig. A). La posición descrita es diferente de la que presentan megaterinos más antiguos (*Megathericulus patagonicus* y *Eomegatherium andinum*), en los que dicha abertura se ubica en el borde anterior de la rama ascendente, levemente desplazada hacia el lado lateral, siendo visible en vista lateral.

Al observar la mandíbula por la cara externa (Lámina 15, Fig. A), se constata que el proceso coronoideo sólo permite ver la porción anterior del m4, es decir, que el margen anterior del proceso coronoideo es de posición algo anterior respecto del margen posterior del m4. En *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18) y "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* el m4 es está más adelante y puede verse en su totalidad en vista lateral.

Al igual que en *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25) y *Megatherium altiplanicum* (Saint-André y De Iuliis, 2001, fig. 4 b), el borde posterior de la sínfisis mandibular se ubica a nivel del límite m1-m2 (Lámina 15, Fig. B). En *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18), *Eomegatherium andinum* (MLP 2-204), *Eomegatherium nanum* (Kraglievich 1930, fig. 5 a) y "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* (MLP 30-XII-10-21) la sínfisis es más anterior.

En *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818) se preservan ambos húmeros. La característica más notable del húmero de este megaterino es la presencia de una prominente cresta deltopectoral que se proyecta lateralmente (Lámina 16, Fig. A). La mencionada cresta también está en *Megathericulus patagonicus* y las especies de *Pyramiodontherium* (e. g. *Py. scillatoyanei*). En los megaterinos plioleistocenos (las

especies de *Megatherium* y *Eremotherium*), la cresta deltopectoral está reducida a una prominencia triangular (De Iuliis, 2003).

Por encima de la cresta deltopectoral, el húmero es de sección marcadamente trapezoidal.

La cabeza del húmero esta notoriamente comprimida anteroposteriormente, por lo tanto la mayor parte de la superficie de la cabeza se orienta hacia la región posterior.

El húmero derecho tiene un largo total de 482 mm y el izquierdo de 475 mm; el ancho máximo distal del húmero izquierdo es de 185 mm. En la relación  $A/L \times 100$ , se obtiene un valor cercano a 38, es decir similar al de los húmeros referidos a especies de *Pyramiodontherium*. En *Megatherium americanum*, en el que el húmero es mucho más robusto, se alcanzan valores cercanos a 50 y la media se da en torno al 47. Por lo tanto los valores  $A/L \times 100$  de *Megatherium americanum* son mayores a los obtenidos en húmeros referidos a especies de *Pyramiodontherium* y de *Megatheriops rectidens*, entre otros; en *Eremotherium laurillardi* la media del cociente  $A/L \times 100$  es de 42,3.

El cúbito de *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818) presenta una morfología similar a la de *Megatherium americanum*, aunque es un poco más grácil; tiene un largo total de 440 mm y un ancho proximal de 128 mm (Lámina 16, Fig. C).

## Discusión

La evaluación de los caracteres indica que *Megatheriops rectidens* es una especie válida, cercanamente emparentada con el género *Pyramiodontherium*. Precisamente, Cabrera (1928) acepta una relación muy estrecha entre *Megatheriops* y *Pyramiodontherium*. Por su parte, De Iuliis también lo considera un taxón válido. Cabe destacar que el perfil del cráneo, así como la presencia en el húmero de una cresta deltopectoral desarrollada y fundamentalmente proyectada lateralmente son caracteres únicos entre los Megatheriinae.

Como se discutirá más adelante (ver capítulo 5: Filogenia), las relaciones precisas entre *Megatheriops rectidens* y el resto de los megaterinos, en especial con las especies de *Pyramiodontherium*, son difíciles de establecer; lo cual se debe fundamentalmente a la carencia de datos para el análisis.

***Pliomegatherium* Kraglievich, 1930**

Diagnos**is**: megaterino de tamaño pequeño a mediano. Margen posterior de la sínfisis mandibular a nivel de la parte media del m1. Rama horizontal baja. m4 levemente anterior respecto del margen anterior de la rama ascendente. Porción ventral de la faceta fibular de contorno circular y separada de la faceta ectal. Plano de la faceta navicular perpendicular al plano de la faceta discoidal. Un tercio de la faceta para el navicular es dorsal respecto el plano de la faceta discoidal.

Especie tipo: *Pliomegatherium lelongi* Kraglievich, 1930.

Especies referidas:

*Pliomegatherium lelongi* Kraglievich, 1930.

*Pliomegatherium paranensis* Kraglievich, 1930.

Procedencia geográfica y estratigráfica: al norte de la ciudad de Paraná (provincia de Entre Ríos), "Conglomerado osífero", Huayqueriense (Cione et al., 2000), Formación Ituzaingó (Mioceno Superior-Plioceno).

Consideraciones sistemáticas

Kraglievich (1930:153) erige el género *Pliomegatherium* cuya especie tipo es *Pliomegatherium lelongi* procedente del "Conglomerado osífero" de la Formación Ituzaingó (provincia de Entre Ríos). La especie está basada en una rama mandibular derecha sin molariformes depositada en el Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" con número de colección MACN Pv-13213. Kraglievich la distingue por la posición de la sínfisis y el contorno inferior de ésta en ese punto (Kraglievich 1930, figs. 5 b y 6 b). En el mismo trabajo funda *Pliomegatherium paranensis* basándose en un rama mandibular derecha (MACN Pv-5269) parcial con m1 y m2, que resulta muy similar al ejemplar MACN Pv-13213. Mones (1986) la indica como *Pliomegatherium paranense*; asimismo, en la tarjeta correspondiente al ejemplar MACN Pv-5269 dice "*Pliomegatherium caissoi*" y sobre la superficie del hueso dice "caixoi"; este nombre "in schedula" no fue utilizado nunca posteriormente y en forma edita. Hoffstetter (1958), sin justificación, considera *Pliomegatherium* sinónimo de *Promegatherium*. Mones (1988) refiere a *Pliomegatherium* una hemimandíbula hallada en las barrancas de San Gregorio (Uruguay):

***Pliomegatherium lelongi* Kraglievich, 1930**

Lámina 17.

Sinonimia: *Pliomegatherium paranensis* Kraglievich, 1930.

Diagnosis: la misma del género por monotipia.

Holotipo: MACN Pv-13213, Rama mandibular derecha, sin molariformes y sin la rama ascendente. (Lámina 17, Figs. A y B)

Localidad tipo: al norte de la ciudad de Paraná (provincia de Entre Ríos), "Conglomerado osífero" Formación Ituzaingó (Mioceno Superior-Plioceno). Edad Huayqueriense (Cione et al., 2000).

Material referido:

Pv-MACN 5269, tipo de *Pliomegatherium paranensis*, rama mandibular derecha que conserva únicamente los m1 y m2. El margen ventral está mal preservado.

MLP 99-XI-1-1: astrágalo izquierdo.

Descripción

*Pliomegatherium lelongi* es un megaterino de talla pequeña a mediana; es mayor que las especies de *Megathericulus* y similar en tamaño a *Plesiomegatherium hansmeyeri* y "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*; es menor que *Megatheriops rectidens* y que las especies de *Pyramiodontherium*, *Megatherium* y *Eremotherium*.

*Pliomegatherium lelongi* (MACN Pv-13213) está representado por una porción derecha de mandíbula, sin los molariformes y sin la rama ascendente (Lámina 17, Figs. A y B); a juzgar por el contorno de los alvéolos (Lámina 17, Fig. A), los molariformes han de haber sido de sección cuadrada, como ocurre en la mayoría de los miembros de la subfamilia, a excepción de *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18), *Eomegatherium andinum* (MLP 2-204) y "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* (MLP 30-XII-10-21). La serie alveolar mide, entre m1 y m4, 135 mm; la altura de la rama mandibular a nivel del m2 es de 102 mm; el índice de hipsodoncia (De Iuliis, 1996; Bargo, 2001b) da un valor de 75, similar al observado en *Eremotherium laurillardi* (De Iuliis, 1996; Bargo, 2001b). El contorno inferior de la mandíbula es levemente convexo (Lámina 17, Fig. B), similar al de *Eremotherium*

*laurillardi*; el proceso angular no se conserva de manera completa, pero a juzgar por el contorno inferior del dentario, debió ubicarse en una posición baja.

La posición de la abertura posterior del canal mandibular no puede establecerse con exactitud debido a que el material no está bien conservado en esta área; estaría ubicada medialmente respecto del nacimiento de la rama ascendente, aunque Kraglievich (1930, fig. 6 b) la sitúa cercana a la cara lateral de la rama ascendente.

Con respecto a la ubicación del m4 respecto del margen anterior de la rama, a pesar de que no se conserva dicho molariforme, es probable que la mayor parte de éste pudiera observarse en vista lateral, pues la pared posterior del alvéolo del m4 se ubica en el mismo plano que el margen anterior de la rama ascendente; es decir, el m4 estaría ubicado en una posición anterior respecto del margen anterior de la rama ascendente. En

"*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*, *Megathericulus patagonicus* y *Eomegatherium andinum* (los dos últimos sólo conservan los alvéolos) el m4 es anterior respecto del borde anterior de la rama ascendente, siendo completamente visible en vista lateral. En *Plesiomegatherium hansmeyeri* (MACN Pv-2895) y otros megaterinos (*Megatheriops*, *Pyramiodontherium*) sólo la mitad anterior del m4 es visible; en *Eremotherium eomigrans* (De Iuliis y Cartelle, 1999, fig. 4 b) se observa una situación similar a la de *Plesiomegatherium hansmeyeri*; en varios especímenes de *Megatherium americanum* el m4 no es visible en vista lateral dado que se interpone el margen anterior de la rama mandibular ascendente.

Respecto de la ubicación del margen posterior de la sínfisis mandibular, en *Pliomegatherium lelongi* está a nivel de la parte media del m1 (Lámina 17, Fig. A), en una posición algo más posterior que la de *Eomegatherium nanum* (Kraglievich, 1930 fig. 5 a), *Eomegatherium andinum*, *Megathericulus patagonicus* y "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*, en los que el margen posterior de la sínfisis mandibular se ubica por delante de la cara anterior del m1. En *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66) el borde posterior de la sínfisis mandibular se ubica un poco por detrás de la mitad de los m1; en *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25) y *Megatherium altiplanicum* (Saint-André y De Iuliis, 2001, fig. 4 b), el borde posterior de la sínfisis mandibular se halla a nivel del límite m1-m2; en *Megatherium americanum*, en general, el borde posterior de la sínfisis está en una posición más posterior.

El ejemplar MACN Pv-5269 (Lámina 17, Figs. C y D), originalmente referido a *Pliomegatherium paranensis* (Kraglievich, 1930), está representado por una porción derecha de mandíbula, que conserva únicamente los m1 y m2; los m3 y m4 faltan, así como la porción inferior de la mandíbula. El m1 es de sección subtrapezoidal y el m2 es un poco más cuadrado en sección (Lámina 17, Figs. C). La serie dentaria mide 145 mm; la altura total de la rama mandibular no se puede calcular debido a que la mandíbula está rota en el borde

ventral, a nivel del límite m1-m2 la altura es de 105 mm. El índice de hipsodoncia (De Iuliis, 1996; Bargo, 2001b) no se puede calcular debido a que no se conoce la altura total de la rama. El contorno inferior de la mandíbula aparentemente sería similar al del ejemplar tipo de *Pliomegatherium lelongi*. Respecto de la ubicación del margen posterior de la sínfisis mandibular, en MACN Pv-5269 dicho margen se halla a nivel de la parte media del m1, en una posición levemente más anterior que la de MACN Pv-13213.

### Astrágalo

El astrágalo asignado a *Pliomegatherium lelongi* (MLP 99-XI-1-1) presenta una morfología y tamaño similares a los del astrágalo (MACN Pv-4992) de *Eomegatherium nanum*; sin embargo, en *Pliomegatherium lelongi* el proceso odontoideo no se dispone inclinado hacia delante como en el taxón antes citado y la porción ventral de la faceta fibular es de contorno algo más circular (Lámina 17, Fig. E), similar a la de *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66); además, la distancia que la separa de la faceta ectal es relativamente mayor a la de *Eomegatherium nanum* y *Eomegatherium cabrerai* (MLP 2-206).

En *Pliomegatherium lelongi* (MLP 99-XI-1-1) el plano de la faceta navicular es perpendicular respecto del plano de la faceta discoidal (a nivel del contacto con la faceta fibular); aproximadamente un tercio de la faceta para el navicular es dorsal respecto el plano de la faceta discoidal (Lámina 17, Fig. F); en *Pyramiodontherium bergi*, *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1) y *Eomegatherium nanum* se observa una situación similar a la antes descripta. En *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151), la mitad dorsomedial de la faceta para el navicular se ubica dorsalmente con respecto al plano de la faceta discoidal; en *Megatherium americanum* la parte dorsomedial de la faceta para el navicular se encuentra al mismo nivel que el plano de la faceta discoidal. En *Eremotherium laurillardi* y *Megatherium urbinai* la situación es similar a la de *Pliomegatherium lelongi*; en *Megatherium tarijense* la condición es intermedia entre *Megatherium americanum* y *Megatherium urbinai*.

Al igual que en *Pyramiodontherium bergi*, el ángulo que se forma entre la faceta discoidal y la faceta odontoidea es cercanamente recto (Lámina 17, Fig. F).

## **Discusión**

De la observación de los materiales tipo de *Pliomegatherium lelongi* (MACN Pv-13213) y *Pliomegatherium paranensis* (MACN Pv-5269) podemos deducir que el rango de variación que presentan entre sí es similar al presente entre los ejemplares de *Megatherium americanum* o *Eremotherium laurillardi*. Asumiendo la hipótesis (más “económica”) de que la variabilidad intraespecífica fue similar en los Megatheriinae cuaternarios y terciarios, se



propone que ambos taxones son coespecíficos, siendo *Pliomegatherium paranensis* un sinónimo junior de *Pliomegatherium lelongi*.

En cuanto a la relación que pudiera existir entre *Pliomegatherium lelongi* y los demás taxones presentes en el “Conglomerado osífero”, éstas son difíciles de establecer. A juzgar por la ubicación del margen posterior de la sínfisis mandibular y la ubicación de la abertura posterior del canal mandibular estaríamos en presencia de uno de los taxones con características más derivadas en la mencionada unidad estratigráfica. El contorno de la mandíbula (en vista lateral) es muy similar al de *Eremotherium laurillardii*; no obstante, con los elementos de juicio disponible no se puede establecer a ciencia cierta si existe una relación estrecha entre estos dos taxones.

Además de los restos mandibulares citados, se ha referido a *Pliomegatherium lelongi* un astrágalo izquierdo (MLP 99-XI-1-1), también procedente del “Conglomerado osífero”, que tiene un tamaño similar a los astrágalos de *Eomegatherium nanum* y *Eomegatherium cabrerai*, pero con características que denotan un estado evolutivo más avanzado que en estos últimos. En *Pliomegatherium lelongi*, la porción ventral de la faceta fibular es de contorno circular, similar a la de *Pyramiodontherium bergi* y algunos ejemplares de *Megatherium americanum* (Brandoni et al., 2004) y la distancia que la separa de la faceta ectal es relativamente mayor que en *Eomegatherium nanum* (MACN Pv-4992), *Eomegatherium cabrerai* (MLP 2-206) y *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151).

***Pyramiodontherium* Rovereto, 1914**Sinonimia:

*Megatherium* Moreno y Mercerat, 1891 (nec Cuvier, 1796).

*Plesiomegatherium* Roth, 1911 (in partim).

Diagnosis: megaterino de tamaño mediano a grande. Contorno del techo del cráneo marcadamente convexo. El paladar se estrecha por delante de los M1, para luego expandirse hacia los lados, lo que resulta en una región rostral predentaria ancha. Rostro recto, largo y de sección subcuadrangular, o más corto, dirigido hacia abajo y de sección ovoidal. Series dentarias ligeramente divergentes hacia el último molariforme. Molariformes de sección cercanamente isodiamétrica. Margen posterior de la sínfisis mandibular por detrás de la cara anterior del m1. El m4 en una posición posterior respecto del borde anterior del proceso coronoideo. Abertura posterior del canal mandibular medial respecto del margen anterior del proceso coronoideo. Primer molariforme superior e inferior de sección marcadamente trapezoidal. Crestas de los molariformes superiores e inferiores levemente oblicuas con respecto al eje sagital. A nivel de las series dentarias, las paredes laterales del maxilar son convexas. Húmero con cresta deltopectoral desarrollada. Fémur robusto, con una torsión de entre 28° y 40°. Márgenes lateral y medial del fémur cóncavos. Tibia grácil y alargada. Astrágalo con ángulo de 90° entre la faceta discoidal y la odontoidea. Aproximadamente el tercio dorsomedial de la faceta para el navicular se ubica dorsal con respecto a la proyección del plano de la faceta discoidal. Porción ventral de la faceta fibular no contacta la faceta ectal. Presencia de dos facetas articulares en la relación navicular-ectocuneiforme. Mesocuneiforme y entocuneiforme no forman complejo. Tres falanges en el dedo IV.

Especie tipo: *Pyramiodontherium bergi* (Moreno y Mercerat 1891) Cabrera, 1928.

Especies referidas:

*Pyramiodontherium bergi* (Moreno y Mercerat, 1891) Cabrera, 1928.

*Pyramiodontherium dubium* Rovereto, 1914.

*Pyramiodontherium?* *carlesi* Kraglievich, 1930.

*Pyramiodontherium brevirostrum* Carlini Brandoni, Scillato-Yané y Pujos, 2002.

*Pyramiodontherium scillatoyanei* De Iuliis, Ré y Vizcaíno, 2004.

*Pyramiodontherium* n. sp.

Distribución geográfica y estratigráfica: Bajo de Andalhuala en el Valle de Santa María. Provincia de Catamarca, "Araucanense" (Mioceno tardío) (Carlini et al., 2002); región de Tiopunco, provincia de Tucumán "Araucanense" (Mioceno tardío) (C. Ameghino, 1919, Kraglievich, 1931b); Embalse Quiroga, provincia de Santiago del Estero "Araucanense" (Mioceno tardío); Sierra de Los Colorados, provincia de La Rioja, Formación Toro Negro (Plioceno Superior) (De Iuliis et al., 2004); "Conglomerado osífero", Formación Ituzaingó (Mioceno superior-Plioceno), al norte de la ciudad de Paraná (provincia de Entre Ríos). Huayqueriense (Cione et al, 2000).

#### Consideraciones sistemáticas

Moreno y Mercerat (1891:229) describen parcialmente su nueva especie *Megatherium burmeisteri* (ejemplar MLP 2-66) procedente del Bajo de Andalhuala, provincia de Catamarca; en esa primera contribución, dichos autores mencionan que el tamaño de su nueva especie es de dos tercios del de *Megatherium americanum* y destacan la disposición oblicua de las crestas transversales de los molariformes con respecto al eje sagital. En esa misma contribución, Moreno y Mercerat (1891:231) crean *Megatherium bergi*, sobre los restos de un cráneo parcial (ejemplar MLP 2-78), deformado por compresión, de la misma procedencia.

Lydekker (1894:76-77) indica que *Megatherium burmeisteri* y *Megatherium bergi* no pueden ser separados de *Megatherium gaudryi* Moreno, 1888, procedente de Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires. Cabe señalar que *Megatherium gaudryi* ha sido considerado como procedente del Montehermosense de provincia de Buenos Aires; sin embargo, es muy probable que los restos en cuestión procedan del Pleistoceno de dicha región, pero no exactamente de las barrancas de Monte Hermoso, sino de Playa del Barco.

Roth (1911) amplía el conocimiento del ejemplar MLP 2-66, describiendo elementos del esqueleto axial y apendicular; explica por qué estos restos no pueden pertenecer al género *Megatherium* y coloca a *Megatherium burmeisteri* en su nuevo género *Plesiomegatherium*, como *Plesiomegatherium burmeisteri*. La especie tipo de *Plesiomegatherium* es *Plesiomegatherium hansmeyeri* Roth, 1911, aparentemente procedente de Abra Pampa, Jujuy.

Rovereto (1914:89) reconoce *Pyramiodontherium dubium* a base de restos de un maxilar derecho (ejemplar MACN Pv-8143) de un individuo juvenil, procedente del Valle de Santa María, Catamarca ("Formación Araucanense"), que el autor coloca erróneamente entre los megaloníquidos.

Carlos Ameghino (1919: Lámina VII) ilustra un fragmento de cráneo procedente de la región de Tiopunco (provincia de Tucumán) que refiere a *Plesiomegatherium*; no obstante,

este ejemplar debiera referirse a *Pyramiodontherium bergi*. C. Ameghino (1919:153) señala que la pieza se conserva en el Museo de Tucumán y su número de catálogo es el 35; no obstante, ésta se encuentra depositada en el MACN con el número MACN Pv-13764.

Cabrera (1928) considera que las diferencias de tamaño y anatómicas entre *Plesiomegatherium burmeisteri* y *Plesiomegatherium hansmeyeri*, son suficientes para excluir a la especie de Catamarca de este último género e incluirla, de acuerdo con las reglas de la nomenclatura zoológica, en *Pyramiodontherium* Rovereto, 1914.

Cabrera (1928:341), indica que *Pyramiodontherium dubium* (Rovereto, 1914) no puede ser separada de las otras especies reconocidas hasta ese momento para Catamarca como una especie distinta, ya que el material sobre el que se la fundó corresponde a un fragmento de cráneo de un ejemplar juvenil. Él considera que en esos restos no hay caracteres que permitan una identificación específica distinta de aquélla de los restos de megaterinos adultos hallados en el mismo horizonte y prácticamente en la misma localidad.

Así, Cabrera (1928), luego de una extensa fundamentación, considera que *Megatherium burmeisteri* Moreno y Mercerat, 1891, *Megatherium bergi* Moreno y Mercerat, 1891 y *Pyramiodontherium dubium* Rovereto, 1914, que fueron citados para los llamados "estratos araucanos" como especies distintas, son una única especie y las ubica bajo el nombre combinado de *Pyramiodontherium bergi*.

Kraglievich (1930:158) describe *Pyramiodontherium? carlesi* (sic) (MACN Pv-5300) a base de un astrágalo procedente del "Uquiense" (Uquía, provincia de Jujuy). Este autor coloca el ejemplar como uno de los integrantes de sus "faunas uquianas", interpuestas entre las faunas "araucoentrerriana" y "pampeana" con una antigüedad de entre Plioceno medio y Plioceno tardío; sin embargo, la procedencia exacta de los restos, tanto geográfica como estratigráfica, no es bien conocida.

Carlini et al. (2002) describen *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25) procedente del Bajo de Andalhuala, provincia de Catamarca, sobre la base de restos del esqueleto axial y apendicular. Los autores consideran que *Pyramiodontherium? carlesi* es mucho mayor en tamaño que las especies conocidas de *Pyramiodontherium*, indicando que estaría relacionada con los megaterinos pleistocenos (*Megatherium*, *Eremotherium*) y excluyen en esa oportunidad a *Pyramiodontherium? carlesi* de sus estudios taxonómicos.

De Iuliis et al. (2004) describen *Pyramiodontherium scillatoyanei*, procedente del Miembro Inferior de la Formación Toro Negro, en la provincia La Rioja, sobre la base del ejemplar MLP 68-III-14-1. Los restos de húmero descritos por De Iuliis et al. (2004) son aquéllos comparados e ilustrados por Carlini et al. (2002) en la descripción de *Pyramiodontherium brevirostrum*; sin embargo, Carlini et al. (2002) utilizan el nombre genérico de *Plesiomegatherium?*, que fuera la asignación original dada por Ramos (1970:374). Por otra parte, cabe mencionar que en el trabajo de Ramos (1970) los restos de

*Plesiomegatherium* sp.= *Pyramiodontherium scillatoyanei* figuran con el número MLP 68-III-14-3 y no MLP 68-III-14-1, aunque esto seguramente se debe a un error de impresión; en el mismo trabajo aparecen con el número MLP 68-III-14-3 otros restos colectados en una localidad distinta.

Por otra parte, *Pyramiodontherium* es también citado para el “Conglomerado osífero” (antiguo Mesopotamiense) de la Formación Itzaingó (Mioceno Superior-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos (Carlini et al., 2000; Cione et al., 2000; Brandoni et al., 2001; Brandoni, 2004); inclusive Kraglievich (1934) ya consideraba que varios molariformes procedentes del “Conglomerado osífero”, sobre los cuales se basaron especies del género *Promegatherium* y *Megatherium*, eran muy semejantes a los de *Pyramiodontherium*.

***Pyramiodontherium bergi* (Moreno y Mercerat 1891) Cabrera, 1928**

Láminas 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26.

Sinonimia: *Megatherium burmeisteri* Moreno y Mercerat, 1891.

*Megatherium bergi* Moreno y Mercerat, 1891.

*Plesiomegatherium burmeisteri* Roth, 1911.

*Pyramiodontherium dubium* Rovereto, 1914.

Diagnosis: Techo del cráneo de contorno convexo. Rostro más largo que ancho, subcuadrangular y rectilíneo. Raíz maxilar de la apófisis cigomática elevada (medida a nivel del límite M1-M2). Molariformes superiores de sección esencialmente subtrapezoidal; el último, más pequeño, rectangular. Margen posterior de la sínfisis mandibular a nivel de la parte media de los m1. El m4 en una posición posterior respecto del borde anterior del proceso coronoideo. Abertura posterior del canal mandibular medial respecto del margen anterior del proceso coronoideo. Huesos largos gráciles. Diáfisis proximal del húmero de sección trapezoidal; cresta deltopectoral pectoral desarrollada. Fémur con un alto grado de torsión de la diáfisis, de lo cual resulta un desplazamiento del eje transversal epifisiario del orden de 40°. Márgenes lateral y medial del fémur cóncavos. Tibia con cresta cnemial bien marcada y sección media de la diáfisis subtriangular. En el astrágalo, el ángulo entre faceta discoidal y tuberosidad odontoidea es de 90°. Porción ventral de la faceta fibular no contacta la faceta ectal. Presencia de dos facetas articulares en la relación navicular-ectocuneiforme. Mesocuneiforme y entocuneiforme no fusionados. Presencia de tres falanges en el dedo IV.

Holotipo: MLP 2-66, cráneo sin arcos cigomáticos, mandíbula, fragmentos de vértebras, porción proximal de cubito, fémur izquierdo, tibia izquierda y derecha, fíbula izquierda, astrágalo izquierdo y derecho, calcáneo izquierdo, navicular derecho, cuboides izquierdo y derecho, ectocuneiforme izquierdo y derecho, mesocuneiforme izquierdo y derecho, entocuneiforme izquierdo y derecho, metatarsal III derecho, metatarsal IV izquierdo, metatarsal V derecho, falanges (1+2) del dedo III izquierda y derecha, falange ungueal del dedo III izquierda y derecha, falange 1 dedo del IV derecha, falange 2 del dedo IV derecha (Láminas 18, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26)

Localidad tipo: Bajo de Andalhuala, provincia de Catamarca, Argentina. Probablemente los restos procedan de la Formación Andalhuala (Mioceno Superior-Plioceno).

Distribución geográfica y estratigráfica: Bajo de Andalhuala, provincia de Catamarca, Argentina. Probablemente los restos procedan de la Formación Andalhuala (Mioceno Superior-Plioceno); región de Tiopunco, provincia de Tucumán, "Araucanense".

Material referido:

MLP 2-78: Tipo de *Megatherium bergi* (Moreno y Mercerat, 1891). Porción de cráneo mal conservado, procedente del Bajo de Andalhuala, provincia de Catamarca, Mioceno tardío-Plioceno.

MACN Pv-8143: Tipo de *Pyramiodontherium dubium* (Rovereto, 1914). Restos de maxilar con molariformes de un individuo joven, procedente del Valle de Santa María, provincia de Catamarca. Mioceno tardío-Plioceno.

MACN Pv-2654: húmero derecho procedente de Catamarca, "Araucanense".

MACN Pv-13764: mitad izquierda de cráneo con molariformes, procedente de la región de Tiopunco, provincia de Tucumán (C. Ameghino, 1919).

PVL (R-298): cráneo completo, sin molariformes, de un individuo juvenil. Se desconoce la procedencia, aparentemente provendría del "Araucanense" de Catamarca o Tucumán.

PVL (R-576): húmero izquierdo. Se desconoce la procedencia, aparentemente también provendría del "Araucanense" de Catamarca o Tucumán.

CC 642: cráneo mal preservado, sin molariformes. Procede de Yocavil al NO de Aguada de Chañaral (Tucumán).

CC 648: calcáneo izquierdo, procedente del Valle de Yocavil (Tucumán).

### Descripción

Los restos pertenecientes a *Pyramiodontherium bergi* han sido descriptos y figurados por diferentes autores; fundamentalmente Roth (1911), De Iuliis (1996), Carlini et al. (2002) y De Iuliis et al. (2004) describen, comparan e ilustran restos de esta especie.

*Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66) es un megaterino de talla mediana a grande, comparable a la de *Pyramiodontherium brevirostrum*. El tamaño es mayor que el de las especies de *Megathericulus*, mayor que *Eomegatherium nanum*, *Eomegatherium andinum*, *Pliomegatherium lelongi*, *Promegatherium smaltatum*, es un tercio mayor que *Plesiomegatherium hansmeyeri* y "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*; similar a algunas especies de *Megatherium* (*M. medinae* Philippi, 1893, *M. lundí*); pero mayor que *Megatherium tarijense*, *Megatherium urbinai* y *Megatherium altiplanicum*; es menor que *Megatherium americanum*, *Megatherium gallardoi* C. Ameghino y Kraglievich, 1921, y *Eremotherium laurillardi*.

### Cráneo y dentición

El fragmento de cráneo conservado (MLP 2-66) tiene un largo total de 535 mm, a la altura del M1 el cráneo tiene un ancho de 76 mm y una altura de 96 mm; es un cráneo bajo (fundamentalmente en el tercio anterior), elongado, de aspecto grácil (Lámina 18, Figs. A, B, C). En vista lateral (Lámina 18, Fig. A), se observa que la porción de techo del cráneo que se conserva es de contorno convexo; la parte posterior del techo del cráneo está deformada, principalmente en el lado izquierdo. De la porción occipital se conserva sólo el cóndilo derecho y parte de la región mastoidea.

En vista palatal (Lámina 18, Fig. B), se observa que el rostro es largo y angosto; presenta una constricción por delante de los M1, para luego expandirse a modo de espátula, morfología del rostro también presente en *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151) y *Pyramiodontherium brevirostrum* (MACN 31-XI-12-25); una situación similar se observa en algunas especies de los Megatheriioidea *Hapalops* y *Planops* (ver Scott 1903-04). La angostura del rostro se verifica trazando una línea paralela al borde externo de la serie dentaria, cuya proyección no intersecta el borde externo del rostro, a diferencia de lo que ocurre en *Pyramiodontherium brevirostrum* en el que la mencionada proyección sí intersecta dicho borde. De Iuliis (1996) utiliza el denominado PMMLI como índice para evaluar el largo de los maxilares por delante de los M1; para *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66) el PMMLI es de 55; es de destacar que De Iuliis (1996) obtiene un valor de 45, diferencia que seguramente se debe al modo de realizar la medición. El borde inferior del rostro es recto y se extiende paralelo al plano oclusal (Lámina 18, Fig. A). También en vista palatal, se observa que el techo del paladar es cóncavo y que el plano palatal y el plano alveolar son

levemente distintos, es decir, que en vista medial puede verse parte de la pared medial de los alvéolos. En "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* (MLP 26-IV-10-1), *Eomegatherium andinum* (MLP 2-204) y *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151) ambos planos son cercanamente coincidentes, por lo tanto no se observa la parte medial de la pared alveolar. A nivel de las series dentarias, la pared del maxilar es marcadamente convexa. La distancia entre ambas series dentarias es menor que el ancho del mayor de los alvéolos, como en *Pyramiodontherium bergi*, *Pyramiodontherium brevirostrum*, *Megatherium americanum* y *Megatherium altiplanicum* (Saint-André y De Iuliis, 2001, fig. 3 d) y a diferencia de *Megatheridium annectens* (Cabrera, 1928, lamina 1 b) en el cual esta distancia es levemente mayor que el ancho del mayor de los molariformes o su alvéolo.

El premaxilar no se conserva; aparentemente debió haber sido corto, lo cual se infiere del largo de la sínfisis mandibular.

En vista lateral se observa que la raíz cigomática anterior es grácil y se implanta en una posición elevada, ubicándose el foramen infraorbitario a 60 mm por encima del borde alveolar; dicha raíz está por detrás del límite del M1-M2 y la mitad M3 (Lámina 18, Fig. B). Posteriormente a las series dentarias el cráneo está muy deformado.

Las series dentarias superiores miden 200 mm, valor que representa el 38,7% del largo total conservado del cráneo; al igual que en *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151) son ligeramente convergentes hacia adelante, lingualmente son apenas cóncavas y son convexas labialmente. En general los molariformes superiores de *Pyramiodontherium bergi* son isodiamétricos (Lámina 18, Fig. B), al igual que en *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818), *Megatherium americanum* y otros megaterinos avanzados, a diferencia de lo que ocurre en *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151), en el que los molariformes superiores han de haber sido rectangulares, según se infiere de la morfología de los bordes alveolares. En *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66), el M1 y el M2 de ambas series no se conservan, sólo están los alvéolos correspondientes, los cuales son de contorno trapezoidal; el M3 y el M4 son más isodiamétricos, con la cara anterior apenas convexa y la posterior plana. El M5, el más pequeño, es de sección subrectangular, la cara posterior es plana, a diferencia de *Pyramiodontherium brevirostrum* en el cual el M5 es de contorno suboval y la cara posterior es convexa (MLP 31-XI-12-25) o bien cóncava (MLP 31-XI-12-1). Además, los molariformes superiores se estrechan marcadamente hacia atrás desde los M3.

El cráneo del ejemplar MLP 2-78 procede del mismo yacimiento que el material tipo; fue descrito originalmente como *Megatherium bergi* Moreno y Mercerat, 1891, presenta un tamaño apenas menor que el del tipo, pero está tan deformado que resulta difícil la comparación. No obstante, los pocos caracteres comprobables se parecen a los del tipo, como ya lo notó Cabrera (1928).



En el Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" está depositado bajo el número MACN Pv-13764 una porción izquierda de cráneo ilustrada por Carlos Ameghino (1919), que presenta un tamaño menor al de *Pyramiodontherium bergi*, pero que es morfológicamente similar (Lámina 19, Figs. A y B). El rostro es alargado y angosto, la pared del maxilar a nivel de la serie dentaria es convexa y la raíz cigomática anterior se ubica por detrás del límite del M1-M2 y la parte anterior del M3. El PMMLI obtenido para el ejemplar MACN Pv-13764 es de 47. La serie dentaria izquierda está completa, tiene un largo de 181 mm, el M1 está dispuesto de manera apenas oblicua con respecto al eje sagital, en los M2, M3 y M4 la pared anterior es convexa y la posterior plana, el M5 es de contorno oval

El fragmento de cráneo (PVL (R-298)) pertenece a un individuo juvenil, dado el tamaño y la no obliteración de varias de las suturas craneanas (Lámina 19, Figs. C y D). Está casi completo: faltan los arcos cigomáticos y los molariformes; el techo del cráneo está levemente deformado a nivel del límite nasofrontal. Tiene una longitud cóndilo-maxilar de 303 mm. En vista palatal, se observa que el rostro es relativamente largo como en *Pyramiodontherium bergi*, presenta una constricción por delante de los M1, para luego expandirse a modo de espátula. La raíz maxilar cigomática es grácil y se implanta en una posición relativamente baja (Lámina 19, Fig. C), ubicándose el foramen infraorbitario a 20 mm por encima del borde alveolar; la raíz cigomática anterior se halla por detrás del límite del M1-M2 y la mitad M3. En vista palatal (Lámina 19, Fig. D), la pared del maxilar a nivel de la serie dentaria es marcadamente convexa. Por detrás de las series dentarias se conservan los pterigoides, que son bastante más delgados que en *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151). El techo del paladar es plano a nivel del M2, se hace levemente cóncavo por delante del M1 (a nivel de los forámenes palatinos) y a partir del nivel del M3 y hasta su finalización en la parte posterior es levemente cóncavo; el borde posterior del paladar está a nivel del tercio posterior del M4. En la parte anterior del arco cigomático anterior se observan dos forámenes infraorbitarios.

Las series dentarias superiores miden 112 mm, valor que representa el 37% del largo total del cráneo. La mayoría de los molariformes no se conservan, pero sí los alvéolos correspondientes; sólo persiste el M5 derecho, sin la superficie oclusal (Lámina 19, Fig. D). A juzgar por la forma de los alvéolos, los molariformes han de haber sido isodiamétricos. El alvéolo del M1 es de contorno subtriangular a trapezoidal; los alvéolos del M2 y del M3 son más cuadrados, el alvéolo del M4 es algo más rectangular, con el eje mayor dispuesto en sentido anteroposterior. El M5, el más pequeño, es de sección oval, con las caras anterior y posterior planas, a diferencia de *Pyramiodontherium brevirostrum*, en el cual el M5 es de contorno suboval y la cara posterior es convexa (MLP 31-XI-12-25) o bien cóncava (MLP 31-

XI-12-1). Además, los molariformes superiores se estrechan marcadamente hacia atrás desde los M3.

El cráneo CC 642 está mal preservado, no se conservan los molariformes; tiene un largo condilomaxilar de 536 mm. El maxilar por delante de la serie dentaria es muy alargado.

La mandíbula del ejemplar tipo (MLP 2-66) está casi completa, aunque faltan los procesos coronoideos y está reconstruida la parte anterior a la sínfisis mandibular (Lámina 20, Figs. A y B).

La serie dentaria inferior tiene un largo de 195 mm; las crestas de los molariformes se disponen de manera oblicua respecto del eje sagital, pero esta inclinación es más notoria del lado derecho, fundamentalmente en los m1 y m2 (Lámina 20, Fig. A). La sección de los molariformes m1 y m2 es subtrapezoidal; el m3 es más cuadrado; el último molariforme, en su mitad posterior, está comprimido lateralmente y la cara posterior es marcadamente convexa.

El alto de la rama horizontal es de 150 mm, por lo tanto el índice de hipsodoncia (De Iuliis, 1996; Bargo, 2001b) se calcula en 77, valor cercano a la media obtenida en *Eremotherium laurillardii* (De Iuliis, 1996; Bargo, 2001b).

La ubicación de la abertura posterior mandibular es similar a la de *Megatheriops rectidens* y otros megaterinos pliopleistocenos (e. g. *Megatherium americanum*); así, la abertura posterior del canal mandibular es de posición medial respecto del margen anterior del proceso coronoideo, no pudiéndose observar en vista lateral (Lámina 20, Fig. B). La posición descrita es diferente de la que presentan megaterinos más tempranos (*Megathericulus patagonicus*, *Eomegatherium andinum*), en los que la abertura posterior del canal mandibular se ubica en el borde anterior del proceso coronoideo, levemente desplazada hacia el lateral, siendo visible en vista lateral.

Las ramas ascendentes no se conservan; al observar la mandíbula por la cara externa, se constata que el borde anterior del proceso coronoideo sólo permite ver la porción anterior del m4 (Lámina 20, Fig. B), es decir, el proceso coronoideo es posterior respecto de la cara anterior del m4. Sin embargo, esta parte está fracturada y reconstruida, la ubicación del margen en ambos lados no es la misma, por lo tanto resulta dificultosa la determinación de esta característica. Una disposición similar se presenta en *Eremotherium eomigrans* (De Iuliis y Cartelle, 1999, fig. 4 b).

El borde posterior de la sínfisis mandibular se ubica al nivel de la mitad de los m1 o un poco por detrás de este punto (Lámina 20, Fig. A); es decir, en una posición intermedia entre la más anterior de *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18), *Eomegatherium andinum* (MLP 2-204), *Eomegatherium nanum* (Kraglievich 1930, fig. 5 a) y "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* (MLP 30-XII-10-21) y la de *Megatherium americanum*, en los que el borde posterior de la sínfisis se halla a nivel del m2; en *Pyramiodontherium*

*brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25) *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818) y *Megatherium altiplanicum* (Saint-André y De Iuliis, 2001, fig. 4 b) el borde posterior de la sínfisis mandibular se presenta a nivel del límite m1-m2. La longitud de la sínfisis mandibular es menor que la longitud de las series dentarias, a diferencia de lo que ocurre en *Megatherium americanum* en el cual dicha porción es más larga que dichas series. El límite dorsal de la porción predentaria corre en un plano paralelo al oclusal.

### Húmero

Del ejemplar tipo de *Pyramiodontherium bergi* (MLP2-66) no se conserva ninguno de los dos húmeros; se refiere como perteneciente a esta especie un húmero (MACN Pv-2654) procedente del "Araucanense" de la provincia de Catamarca (Lámina 20, Figs. C y D). El resto en cuestión es similar al de otros megaterinos terciarios; como en éstos, es relativamente grácil, la parte distal se expande transversalmente y el foramen entoepicondilar está ausente.

El húmero (MACN Pv-2654) tiene una longitud de 555 mm, la sección de la diáfisis es marcadamente trapezoidal, similar a la del ejemplar MRVU 107 procedente del "Conglomerado osífero" de la Formación Ituzaingó (provincia de Entre Ríos) y a diferencia de la sección oval de *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1).

Una característica importante en el húmero es la presencia, a nivel del tercio distal, de una cresta deltopectoral (Lámina 20, Fig. C); el desarrollo de esta cresta es menor a la observada en *Pyramiodontherium scillatoyanei*, *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18) y *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818). En MACN Pv-2654, la fosa olecraneana es poco profunda y de posición medial con respecto al eje diafisario.

En el ejemplar MACN Pv-2654, el ancho distal del húmero (190 mm) es menor que el de las especies cuaternarias, con un valor de A/L (Ancho distal /Largo total, X 100) de 34; en general los valores obtenidos en esta relación indican que los húmeros de *Pyramiodontherium* son más grácil que los de *Megatherium americanum*, dado que la media para la relación x 100 para *Megatherium americanum* es de aproximadamente 47 y el menor valor obtenido para esta especie es de 44. Por lo tanto los valores de A/L de *Megatherium americanum* son mayores a los obtenidos en húmeros referidos a *Pyramiodontherium* y *Megatheriops rectidens*, entre otros; en *Eremotherium laurillardi* la media del cociente A/L x 100 es de 44.

El húmero PVL R-576, sin procedencia, sólo conserva el tercio distal, falta la cabeza y las tuberosidades (Lámina 20, Fig. E); al igual que en el MACN Pv-2654, la diáfisis es de sección trapezoidal y la cresta deltopectoral está levemente desarrollada. El largo preservado del húmero es 380 mm y el ancho distal 184 mm; la faceta de articulación distal tiene un ancho de 127 mm.

### Fémur

El fémur de *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66) presenta una morfología similar al de *Megatherium americanum*, tiene un largo total de 515 mm y el ancho transversal mínimo en el centro de la diáfisis es de 190 mm; está expandido transversalmente tanto en su parte proximal como en la distal. Muestra claramente una mayor torsión de la diáfisis al compararlo con *Pyramiodontherium brevirostrum*; dicha torsión es de aproximadamente 40°, entre los ejes epifisiales proximal y distal. En *Megatherium americanum* la torsión varía entre 31° y 57°; en *Eremotherium laurillardi* varía entre 10° y 41° (De Iuliis, 1996; De Iuliis et al., 2004). La carilla articular de la cabeza femoral muestra un resalto que no se observa en *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25), pero sí en *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1). El trocánter mayor es de superficie rugosa y proporcionalmente más desarrollado que en *Pyramiodontherium brevirostrum*.

Al igual que en las otras especies de *Pyramiodontherium*, en *Pyramiodontherium bergi* el margen medial de la diáfisis es cóncavo (Lámina 21, Figs. A y B); similar situación se observa en el fémur de *Megatherium americanum*, en tanto que en *Eremotherium laurillardi*, *Eremotherium sefvei* De Iuliis y Saint André, 1997 (De Iuliis y Saint André, 1997, fig. 4 y fig. 5 respectivamente), *Eremotherium eomigrans* (De Iuliis y Cartelle, 1999, fig. 5 a) y *Megatherium medinae* (Casamiquela y Sepúlveda, 1974, fig. 6) los márgenes tanto lateral como medial tienden a ser un poco más paralelos.

Distalmente, el cóndilo interno es menor que el de *Pyramiodontherium brevirostrum* y el cóndilo externo es algo menos estrecho que el de la especie citada. La fosa intercondílea es amplia en virtud del estrechamiento del cóndilo lateral (Lámina 21, Fig. A).

La faceta patelar está separada del cóndilo interno y poco diferenciada del cóndilo externo, formando una única superficie articular (Lámina 21, Fig. A). Esta relación entre la faceta patelar y los cóndilos es común para la mayoría de los megaterinos, a excepción de *Megathericulus patagonicus* (MLP 92-XI-15-2) y *Megathericulus primaevus* (MLP 39-VI-24-1), en los que la faceta patelar está conectada con ambos cóndilos. En *Pyramiodontherium bergi*, la faceta patelar se ubica muy cercana al cóndilo lateral; así, el borde medial de la faceta patelar está alejado del borde lateral del cóndilo interno, lo cual se refleja, como se mencionó, en la amplitud de la fosa intercondílea; en *Eremotherium laurillardi* y *Eremotherium sefvei* (De Iuliis y Saint André, 1997, fig. 1 a y fig. 2 respectivamente) estas superficies están más cerca, dado que la faceta patelar está expandida medialmente; en *Megatherium altiplanicum*, las superficies están muy cerca, pero en este caso, se debe a que el cóndilo interno se proyecta lateralmente (Saint-André y De Iuliis, 2001, fig. 7 c); en *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1), la faceta patelar está un poco más desarrollada que en *Pyramiodontherium bergi*, diferenciándose del cóndilo lateral como una

prolongación de éste. En *Megatherium americanum* la faceta patelar apenas se diferencia del cóndilo lateral.

El ectoepicóndilo es masivo, aunque no en el grado alcanzado por *Pyramiodontherium brevirostrum*.

#### Tibia-fíbula

La tibia de *Pyramiodontherium bergi* (Lámina 21, Figs. C y D) es relativamente grácil, con un largo total de 514 mm, un ancho máximo proximal de 230 mm, un ancho transversal mínimo de la diáfisis de 87 mm. El aspecto general semeja el de las tibias de las especies de *Megatherium* de mediano tamaño (*M. lundí*). La meseta tibial presenta una faceta condilar interna marcadamente cóncava y de contorno oval; el eje longitudinal es oblicuo, formando con el transversal un ángulo de aproximadamente 55°. La faceta condilar externa es triangular con ápice posterior; el tercio posterior de esta faceta se desarrolla en un plano cercanamente perpendicular a los dos tercios anteriores, es plana en todo su recorrido (acompañando la forma de la porción proximal fusionada del peroné). En las especies de *Pyramiodontherium* el espacio entre facetas es semejante al diámetro transversal de la faceta externa. La cresta cnemial está muy marcada (Lámina 21, Fig. C) y la sección media de la diáfisis es subtriangular; en cambio, en varios ejemplares de *Megatherium americanum* la tibia es de sección oval, al igual que en *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1). En vista posterior (Lámina 21, Fig. D), por debajo de la meseta tibial existe una concavidad profunda. Tanto la epífisis proximal como la distal están bien desarrolladas, siendo claro el límite entre éstas y el cuerpo diafisiario, a diferencia de *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25) en el cual la diáfisis se continúa con las epífisis sin un marcado resalto. Las inscripciones tendinosas correspondientes a los extensores del pie están bien marcadas y el maléolo interno está proyectado mesialmente. La faceta astragaleana de la tibia tiene una carilla para el proceso odontoideo menos amplia y relativamente menor que la de *Pyramiodontherium brevirostrum*; ambas especies tienen carillas discoidales semejantes; en *Pyramiodontherium bergi*, el ángulo que se forma entre ambas facetas es de 87°.

La fíbula es robusta (Lámina 21, Figs. C y D), semejante a la de las especies medianas del género *Megatherium*; por lo tanto, es más robusta que la de *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1). Como en todos los miembros de la subfamilia en la que es conocida, la fíbula está fusionada proximalmente con la tibia; distalmente, como ocurre en general en los demás megaterinos, ambos huesos no están fusionados. Pujos (en prensa) considera que en *Megatherium americanum* existe fusión tanto proximal como distal de estos elementos. En *Pyramiodontherium bergi*, la diáfisis es de sección subtriangular; en *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18) y

*Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1) la sección es oval. La faceta articular para el astrágalo es más grande que la de *Megatherium americanum*, pero es menor que la de *Pyramiodontherium scillatoyanei*; en *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18) existen dos facetas de articulación con el astrágalo. El desarrollo de esta faceta se correlaciona con un mayor contacto de la fíbula con el astrágalo, este mayor contacto se presenta en megaterinos antiguos y se reduce en los más modernos.

#### Elementos del pie

El ejemplar MLP 2-66 conserva elementos del pie (Lámina 22, Figs. A, B, C, D; Láminas 23, 24, 25, 26) que han sido descritos recientemente por Brandoni et al. (2004). Las características más importantes del pie son: el calcáneo es largo y grácil (Lámina 22, Fig. D; Lámina 23, fig. E), de forma similar a la de algunas especies del género *Megatherium*. En el astrágalo, el ángulo entre la faceta discoidal y la tuberosidad odontoidea es de 90° (Lámina 22, Fig. B; Lámina 23, Fig. C); en otros megaterinos este ángulo es mayor, pero es similar en el astrágalo de *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1). La proyección del plano que pasa por la base de la faceta odontoidea no corta la faceta para el navicular. Aproximadamente un tercio de la mitad dorsomedial de la faceta para el navicular se ubica dorsalmente con respecto a la proyección del plano de la faceta discoidal (Lámina 22, Fig. B); esta situación es similar en *Eomegatherium nanum* (MACN Pv-4992), *Pyramiodontherium scillatoyanei* y en otros astrágalos pertenecientes a ejemplares procedentes de sedimentos terciarios; *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151, MLP 91-IX-7-18, MLP 92-XI-15-2) presenta la condición más primitiva, dado que la mitad dorsomedial de la faceta del navicular se ubica por encima del mencionado plano. En *Megatherium americanum* la parte dorsomedial de la faceta para el navicular se encuentra al mismo nivel que el plano de la faceta discoidal. En *Eremotherium laurillardi* y *Megatherium urbinai* el borde dorsal sobresale un tercio por encima de la faceta discoidal; en *Megatherium tarijense* la condición es intermedia entre *Megatherium americanum* y *Megatherium urbinai* (Pujos y Salas, 2004).

El navicular (Lámina 24, Figs. A, B, C) presenta dos facetas articulares en la relación con el ectocuneiforme, en tanto que en otros megaterinos existe sólo una faceta continua. El mesocuneiforme y entocuneiforme no están fusionados (Lámina 24, Fig. I); cuando estos elementos se fusionan, se forma un complejo denominado mesoentocuneiforme, siendo la situación más común en la mayoría de los megaterinos cuaternarios (*Megatherium*, *Eremotherium*), aunque en algunos ejemplares de *Megatherium* estos elementos no están fusionados (Cabrera, 1929; Brandoni et al., 2004).

El ectocuneiforme (Lámina 24, Figs. J, K, L) es ventromedialmente ahusado, no presenta facetas de articulación con los cuneiformes más internos, pero sí articula con el

cuboides. El cuboides (Lámina 24, Figs. D, E, F, G, H) es de forma irregular, más o menos cúbica, masivo y con dos superficies importantes de articulación complejas separadas por hueso no articular. En la superficie más posteromedial, aparecen facetas de articulación para el calcáneo, astrágalo, navicular y ectocuneiforme. En la superficie más anterior, se desarrollan facetas para los metatarsales III, IV y V. El pie presenta tres falanges en el dedo IV (Lámina 26, Figs. L y M), mientras que en los demás megaterinos de los cuales se conoce el pie sólo aparecen dos falanges en el dedo IV. La falange proximal está comprimida anteroposteriormente y elongada según el eje dorsoventral. Su superficie proximal, en la que se desarrolla la faceta que articula con el metatarsal IV, es casi enteramente articular, alargada y cóncava transversalmente. La superficie distal lleva una faceta levemente bilobulada y convexa dorsoventralmente, ubicada en el centro de dicha superficie. La falange 2 es más pequeña y comprimida anteroposteriormente que la falange 1. La faceta proximal es bilobulada, algo circular y cóncava en ambas direcciones. En la superficie distal, existe una pequeña faceta, aproximadamente circular, que articulaba con una tercera falange probablemente residual, la cual no se ha conservado.

El ejemplar CC 648 está representado por un calcáneo (Lámina 22, Figs. E y F) de mayor talla que la del ejemplar tipo de *Pyramiodontherium bergi*; en él, las facetas sustentacular y ectal están conectadas por un istmo de 20 mm de ancho (Lámina 22, Fig. F).

***Pyramiodontherium brevirostrum*** Carlini, Brandoni, Scillato-Yané y Pujos, 2002  
Láminas 27, 28, 29.

Diagnosis: megaterino de tamaño mediano a grande. Rostro relativamente más ancho que largo, de sección oval y dirigido hacia abajo. Marcada cresta longitudinal (oblicua) desde la apófisis maxilar del arco cigomático hasta la base de la porción rostral. Raíz maxilar de la apófisis cigomática alta. Molariformes superiores de sección esencialmente cuadrangular, el primero marcadamente trapezoidal y el último, el más pequeño, suboval. Molariformes de sección isodiamétrica. El prisma del 1er. molariforme inferior curvado y de sección isodiamétrica. Margen posterior de la sínfisis mandibular a nivel del límite m1-m2. El m4 en una posición posterior respecto del borde anterior del proceso coronoideo. Abertura posterior del canal mandibular medial respecto del margen anterior del proceso coronoideo. Huesos largos robustos. Diáfisis proximal del húmero de sección trapezoidal. Fémur con un grado de torsión de la diáfisis, que resulta en un desplazamiento del eje transversal epifisiario del orden de los 25° a 28°, carilla articular de la cabeza femoral sésil, trocánter

mayor poco rugoso, cóndilo interno bien desarrollado y cóndilo externo algo estrecho, faceta patelar reducida y casi plana. Fosa intercondílea amplia. Márgenes lateral y medial del fémur cóncavos. Tibia con sección media de la diáfisis suboval. Faceta astragaleana de la tibia con la carilla para el proceso odontoideo amplia.

Holotipo: MLP 31-XI-12-25, porción palatal de cráneo sin arcos cigomáticos, hemimandíbula izquierda, clavícula, varias vértebras, porción proximal de húmero, porción de cintura pélvica, fémur izquierdo, tibia izquierda y derecha, fíbula izquierda (Lámina 27, Figs. A, B, C; Lámina 28, Figs. A, B, C; Lámina 29)

Localidad tipo: Bajo de Andalhuala, Catamarca, Argentina. Probablemente los restos procedan de la Formación Andalhuala, Mioceno tardío-Plioceno (Carlini et al, 2002).

Distribución geográfica y estratigráfica: Bajo de Andalhuala, provincia de Catamarca, Argentina. Probablemente los restos procedan de la Formación Andalhuala (Mioceno Superior-Plioceno); Embalse Quiroga ("Araucanense" de Santiago del Estero).

Material referido:

MLP 31-XI-12-1: Cráneo completo, un poco deformado; mandíbula (Carlini et al., 2002).

MACN Pv-13653: Húmero izquierdo, procedente del Embalse Quiroga ("Araucanense" de Santiago del Estero).

Descripción

*Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25) es un megaterino de talla mediana a grande, comparable a la de *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66), aunque en general es más robusto. El tamaño es sin duda mayor que en las especies de *Megathericulus* y varias de las especies procedentes del "Conglomerado osífero" de Entre Ríos; es un tercio mayor que *Plesiomegatherium hansmeyeri* y "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*; similar en tamaño a algunas especies de *Megatherium* (*M. medinae*, *M. lundii*) pero mayor que *Megatherium tarijense*, *Megatherium urbinai* y *Megatherium altiplanicum*, siendo menor que *Megatherium americanum* y *Eremotherium laurillardi*.

Cráneo y dentición

El fragmento de cráneo conservado de *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25) muestra un rostro ancho y bajo, descendiendo levemente más allá del plano palatal (oclusal) (Lámina 27, Figs. A y B); la distancia entre el M1 y la porción más anterior



conservada del rostro es de 85 mm, el PMMLI (De Iuliis, 1996) es de 48. Al igual que en *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151) la proyección de una línea paralela al borde externo de la serie dentaria intersecta el borde externo del rostro (Lámina 27, Fig. A), a diferencia de lo que ocurre en *Pyramiodontherium bergi* en el que la proyección de esta línea no intersecta dicho borde. En vista palatal (Lámina 27, Fig. A)), el rostro tiene forma de espátula, similar al de *Pyramiodontherium bergi* y *Megathericulus patagonicus*; en vista frontal, el rostro es de contorno oval. En vista lateral (Lámina 27, Fig. B), se observa que por delante de la apófisis cigomática, el techo del cráneo desciende abruptamente; el rostro presenta una marcada cresta que se extiende desde la base de la raíz cigomática del maxilar hasta la base de la región más anterior del rostro y, aunque la cresta se manifiesta de ambos lados, no se descarta que pueda deberse a deformación post mórtem; en *Pyramiodontherium bergi* no se observa esta cresta. La porción dorsal del rostro es de contorno convexo según el eje sagital y el eje transverso. La raíz maxilar cigomática es robusta, se implanta en una posición elevada y a nivel del límite del M1-M2 y la mitad del M3 (Lámina 27, Fig. A), por lo que la pared alveolar expuesta lateralmente por debajo del foramen infraorbitario es amplia (65 mm).

La pared lateral del maxilar, a nivel de las series dentarias, es levemente convexa, aunque no en el grado observado en *Pyramiodontherium bergi*.

Por detrás de la región rostral, el techo del cráneo no se conserva.

En *Pyramiodontherium brevirostrum* las series dentarias superiores tienen una longitud total de 175 mm; al igual que *Pyramiodontherium bergi*, son ligeramente convergentes hacia delante, lingualmente son casi rectas y labialmente son convexas, principalmente por delante de los M1 (Lámina 27, Fig. A) Esta mayor convexidad anterior se refleja en la forma del alvéolo y del M1, ya que éste es de contorno marcadamente trapezoidal, con la cara menor dirigida hacia delante; los molariformes 2-4 son isodiamétricos, apenas comprimidos anteroposteriormente, la cara posterior es recta y la cara anterior levemente convexa; el M5, el más pequeño, es subrectangular a suboval, con los ángulos posteriores más redondeados y con el borde posterior de dentina compacta formando una cresta cóncava hacia atrás, que en su intersección con los laterales define una arista longitudinal sobre el prisma del molariforme.

Carlini et al. (2002) asignan a esta especie un cráneo (MLP 31-XI-12-1) bastante deformado, procedente del "Araucanense" de Catamarca. En este ejemplar la serie dentaria mide 195 mm; los molariformes son más isodiamétricos que en el ejemplar tipo, las series son prácticamente paralelas al eje sagital, la pared del maxilar a nivel de las series dentarias es convexa y la pared posterior del M5 cóncava; la longitud predentaria es de 100 mm y el PMMLI es de 51. La ubicación del arco cigomático es igual a la del tipo; es decir, que se

ubica a nivel del límite M1-M2 y la mitad del M3, en una posición relativamente elevada respecto del plano oclusal, dejando expuestos 60 mm de la pared alveolar.

En *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25), el cuerpo mandibular es robusto (Lámina 27, Fig. C); su borde ventral es convexo; esta convexidad se manifiesta en particular dado que el borde inferior mandibular asciende inmediatamente después del fondo del alvéolo del último molariforme, definiendo una de escotadura.

La longitud total de la serie dentaria es de 188 mm; el m1 es de prisma marcadamente cóncavo hacia atrás, de sección trapezoidal. La sección de los molariformes inferiores más posteriores es menos trapezoidal que en los anteriores, lo cual es claramente visible dada la orientación de las crestas anterior y posterior de cada molariforme, las cuales son cercanamente perpendiculares al plano sagital (Lámina 27, Fig. C). El m4 de esta especie está levemente comprimido lateralmente, aunque menos que en *Pyramiodontherium bergi*. El alto de la rama horizontal es de 160 mm, el índice de hipsodoncia (De Iuliis, 1996; Bargo, 2001b) se calcula en 85. Este valor es intermedio entre los obtenidos por De Iuliis (1996) y Bargo (2001b) para las medias de *Eremotherium laurillardii* y *Megatherium americanum*.

La porción correspondiente al proceso coronoideo no se conserva, por lo cual no se puede establecer en qué grado el m4 es visible en vista lateral; aparentemente no sería visible, o lo sería en un grado menor al de *Pyramiodontherium bergi*.

La región sinfisaria preservada es poco profunda por delante del primer molariforme; el límite posterior de esta región se halla próximo al límite m1-m2 (Lámina 27, Fig. C), a semejanza de *Plesiomegatherium hansmeyerii* (Roth, 1911, fig. 1) y *Megatherium altiplanicum* (Saint-André y De Iuliis, 2001, fig. 4 b); en varios megaterinos tempranos (*Megathericulus*, *Eomegatherium*) la sínfisis se dispone por delante del nivel de los m1; en *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66) la sínfisis está a nivel de la parte media de los m1. En *Megatherium americanum* el borde posterior de la sínfisis mandibular se halla por detrás del límite m1-m2, en general a nivel de la parte media del m2; en *Eremotherium laurillardii* se ubica a nivel de la parte media del m1.

En el ejemplar MLP 31-XI-12-1 (Lámina 27, Fig. D), el cuerpo del dentario es robusto, la sínfisis mandibular se posiciona por delante del límite m1-m2. La ubicación de la abertura posterior del canal mandibular es similar a de *Pyramiodontherium bergi*. A juzgar por la forma del borde inferior de la mandíbula, el proceso angular se dispondría en una posición elevada. Lingualmente la serie dentaria es recta, siendo convexa labialmente.

### Húmero

Del material tipo de *Pyramiodontherium brevirostrum* únicamente se conserva la epífisis proximal de un húmero derecho (Lámina 28, Fig. A). La cabeza esta bien

desarrollada y está claramente separada de las tuberosidades, las cuales están dispuestas formando un ángulo de  $115^\circ$  entre sí (Carlini et al, 2002, fig. 4 a) (Lámina 28, Fig. C, en este trabajo). La sección de la diáfisis inmediatamente por debajo de las tuberosidades es subtrapezoidal (Lámina 28, Fig. B).

En la colección del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” se halla depositado un húmero izquierdo MACN Pv-13653 (Lámina 28, Fig. D) procedente del “Araucanense” de Santiago del Estero, que dada la robustez que presenta, tentativamente puede atribuirse a *Pyramiodontherium brevirostrum*. Este húmero tiene una largo de 570 mm aunque falta gran parte de la epífisis proximal y el ancho distal es de 225 mm. La porción conservada correspondiente a la epífisis proximal y las tuberosidades son similares en tamaño a las observadas en el ejemplar tipo. En vista anterior (Lámina 28, Fig. D), la diáfisis, antes de expandirse distalmente, presenta una cresta deltopectoral levemente desarrollada, menor que la observada en los húmeros asignados a *Pyramiodontherium bergi* (MACN Pv-2654, PVL R 576); en *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1) y *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818) la cresta deltopectoral está muy bien desarrollada.

El ancho distal del húmero MACN Pv-13653 es en general menor que el observado en especies cuaternarias, con un valor de A/L de 39 (teniendo en cuenta el largo conservado). A la vez que se expande, el húmero se comprime anteroposteriormente; los cóndilos están bien desarrollados y son claramente distinguibles; el epicóndilo interno es masivo. La cara posterior es en general plana, la fosa olecraneana es profunda y está desplazada levemente hacia el margen interno.

### Fémur

Al igual que el fémur de *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1) el fémur de *Pyramiodontherium brevirostrum* (Lámina 29, Fig. A) muestra claramente una menor torsión de su diáfisis respecto de la torsión observada en *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66) ya que es de aproximadamente  $25^\circ$  a  $28^\circ$  entre los ejes epifisiales proximal y distal, contra los  $40^\circ$  que se observan en el fémur del ejemplar tipo de *Pyramiodontherium bergi*. Es más robusto y proporcionalmente más estrecho que el fémur de *Pyramiodontherium bergi*. Al igual que en *Megatherium americanum*, *Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium scillatoyanei*, los márgenes lateral y medial son marcadamente cóncavos, a diferencia de lo que se observa en *Eremotherium laurillardi*, *Eremotherium sefvei* (De Iuliis y Saint André, 1997, fig. 4 y fig. 5 respectivamente), *Eremotherium eomigrans* (De Iuliis y Cartelle, 1999, fig. 5 a) y *Megatherium medinae* (Casamiquela y Sepúlveda, 1974, fig. 6), en los que los márgenes son cercanamente paralelos. La carilla articular de la cabeza femoral es continua con la diáfisis, sin mostrar el resalto que se presenta en el fémur de *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66). El trocánter mayor es de superficie más lisa que el de *Pyramiodontherium*

*bergi* y proporcionalmente menos desarrollado. El cóndilo medial (interno) es mucho mayor que el de *Pyramiodontherium bergi* y su recorrido articular proporcionalmente más largo; el cóndilo lateral (externo) es algo más estrecho que el de la especie citada, con una marcada escotadura en la cara intercondilar, se continúa con una faceta patelar casi plana y reducida, que queda restringida a una ubicación cercana al cóndilo lateral; así, el borde medial de la faceta patelar está algo alejado del borde lateral del cóndilo interno. En *Eremotherium laurillardi* y *Eremotherium sefvei* (De Iuliis y Saint-André, 1997, fig. 1 a y fig. 2 respectivamente) estas superficies están más cerca, dado que la faceta patelar está expandida medialmente; en *Megatherium altiplanicum*, las superficies están muy cerca, pero en este caso, se debe a que el cóndilo interno se proyecta lateralmente (Saint-André y De Iuliis 2001, fig. 7); en *Pyramiodontherium scillatoyanei*, la faceta patelar está más desarrollada que en *Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium brevirostrum*, diferenciándose del cóndilo lateral, como una prolongación de éste, a semejanza de *Eremotherium laurillardi*. En *Megatherium americanum* la faceta patelar apenas se diferencia del cóndilo lateral.

La faceta patelar se une a la diáfisis sin un resalto marcado como el de *Pyramiodontherium bergi*. La fosa intercondílea es más amplia en virtud del estrechamiento del cóndilo lateral. El ectoepicóndilo es masivo y de doble de espesor que el de *Pyramiodontherium bergi*.

#### Tibia

En *Pyramiodontherium brevirostrum* la meseta tibial presenta una faceta condilar interna menos cóncava y más piriforme (con el ápice hacia el centro de la meseta) que la de *Pyramiodontherium bergi*; en ambas especies el eje longitudinal es oblicuo, formando con el transversal un ángulo de aproximadamente 55°. La faceta condilar externa muestra un desarrollo muy particular: es alargada, se extiende ampliamente hacia abajo y es convexa en todo su recorrido (acompañando la forma de la porción proximal fusionada del peroné); en *Pyramiodontherium bergi* es casi plana e isodiamétrica. En ambas especies de *Pyramiodontherium* el espacio entre las facetas es semejante al diámetro transversal de la faceta externa (Lámina 29, Figs. B y C). En *Pyramiodontherium brevirostrum* la cresta cnemial (Lámina 29, Fig. C) no está tan marcada como en *Pyramiodontherium bergi* y la sección media de la diáfisis es suboval en vez de subtriangular; en *Pyramiodontherium scillatoyanei*, la cresta cnemial no está desarrollada y la diáfisis es de sección oval (Lámina 29, Fig. D). En vista posterior, por debajo de la meseta tibial existe una concavidad suave, que es mucho más profunda en *Pyramiodontherium bergi*. Tanto la epífisis proximal como la distal son más estrechas que las de *Pyramiodontherium bergi*. Las inscripciones tendinosas correspondientes a los extensores del pie están poco marcadas y el maléolo interno está

menos proyectado mesialmente que en *Pyramiodontherium bergi*. La faceta astragaleana de la tibia tiene una carilla para el proceso odontoideo más amplia y relativamente mayor que la de *Pyramiodontherium bergi* y ambas especies tienen carillas discoidales semejantes. El ángulo que se forma entre las dos carillas es diferente, de unos  $114^{\circ}$  en *Pyramiodontherium brevirostrum* y de  $87^{\circ}$  en *Pyramiodontherium bergi*. Como ocurre con el fémur, el límite entre epífisis y diáfisis no es abrupto.

***Pyramiodontherium scillatoyanei*** De Iuliis, Re y Vizcaíno, 2004

Láminas 30, 31, 32.

Diagnosis: megaterino de tamaño mediano. Diáfisis proximal del húmero de sección oval. Cresta deltopectoral presente. Fémur con un bajo grado de torsión de la diáfisis, que resulta en un desplazamiento del eje transversal epifisiario del orden de  $30^{\circ}$ . Tibia con cresta cnemial no desarrollada, sección media de la diáfisis subtriangular. En el astrágalo, el ángulo entre faceta discoidal y tuberosidad odontoidea es de  $90^{\circ}$ .

Holotipo: MLP 68-III-14-1, restos de vértebras, escápula derecha, clavículas derecha e izquierda, húmero derecho, porción proximal de húmero izquierdo, fémur derecho, tibia-fíbula izquierda, porción proximal de tibia derecha, astrágalo izquierdo y calcáneo izquierdo (Láminas 30, 31, 32)

Localidad tipo: Sierra de Los Colorados, provincia de La Rioja. Miembro inferior de la Formación Toro Negro, Plioceno Superior (3,11-3,04 Ma) (De Iuliis et al., 2004).

Material referido:

MLP 68-III-14-3: porciones de molariformes aislados y porciones de huesos largos, procedentes de del Km 20,400 del camino entre Vinchina y Jagüel, en la Sierra de Los Colorados, provincia de La Rioja (Ramos, 1970:374).

Descripción

Los restos sobre los que está basado este taxón son poscraneanos, no se ha conservado restos del cráneo y mandíbula, ni molariformes. Se trata de un ejemplar próximo

a alcanzar la adultez, dado que aún existen diferenciadas las suturas entre las epífisis y las diáfisis de los huesos largos.

Los restos pertenecientes a *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1) presentan un tamaño menor al de *Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium brevirostrum*, son un poco mayores que *Megatheriops rectidens* y mucho menores que *Megatherium americanum* y *Eremotherium laurillardii*. De Iuliis et al. (2004) estiman una masa corporal cercana a los 2.500 Kg.

#### Escápula

La escápula de *Pyramiodontherium scillatoyanei* (De Iuliis et al., 2004, fig. 4) es de contorno subtriangular (Lámina 30, Figs. A y B), el margen vertebral es convexo y el margen lateral es recto; al igual que en *Megatherium americanum* y *Eremotherium laurillardii*, la fosa glenoidea es oval. La región del ángulo posterior es más robusta en *Pyramiodontherium scillatoyanei* que el de otros megaterinos (De Iuliis et al., 2004). La forma y disposición del acromion es similar a la de *Megatherium americanum*; el acromion y el proceso coracoides están unidos por un puente óseo, esta estructura es similar a la observada en varios tardígrados.

#### Clavícula

La clavícula de *Pyramiodontherium scillatoyanei* (Lámina 30, Figs. C y D) es similar a la de *Megatherium americanum*; es decir es alargada, levemente comprimida dorsoventralmente. La diáfisis es relativamente sigmoidal, expandiéndose en las extremidades.

#### Húmero

El húmero de *Pyramiodontherium scillatoyanei* (Carlini et al., 2002, figs. 4 a y b; De Iuliis, 2003, plate 4, c; De Iuliis et al., 2004, figs. 5 a y b) presenta la forma general de otros megaterinos, así como la de megaloníquidos y prepoterinos; es relativamente alargado y grácil (Lámina 31, Figs. B y C); al igual que en otros megaterinos el foramen entepicondilar está ausente (presente en megaloníquidos). Distalmente, es comprimido anteroposteriormente a la vez que se ensancha, la superficie posterior es plana y la fosa olecraneana es poco profunda. La característica más notable del húmero de *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1) es la presencia de una prominente cresta deltopectoral (Lámina 31, Fig. B), que también se presenta en otros megaterinos terciarios (e. g. *Megatheriops rectidens*, *Megathericulus patagonicus*). En los megaterinos más modernos (*Megatherium*, *Eremotherium*), la cresta deltopectoral está poco desarrollada, reduciéndose a una prominencia triangular (ver De Iuliis, 2003).

El húmero de *Pyramiodontherium scillatoyanei* (Lámina 31, Figs. B y C) es más grácil que los húmeros pertenecientes a *Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium brevirostrum*, tiene un largo de 595 mm, distalmente no es muy ancho (195 mm) dado que el entoepicóndilo y el ectoepicóndilo no están muy desarrollados; la relación (Ancho distal/Largo total, x 100) A/L es 33. Esta relación entre el largo total y el ancho distal, da una idea de la gracilidad del húmero; cuanto más grácil es el húmero (entiéndase que un húmero es grácil cuando es alargado respecto de su ancho) menor será el valor que se obtenga en la relación A/L. En este ejemplar, por ejemplo, el ancho distal representa el 32% del largo total del húmero, mientras que en *Megatherium americanum*, en el que el húmero es mucho más robusto, se alcanzan valores cercanos al 50% y la media está en torno al 47%. Por otra parte la faceta articular distal ocupa el 70% del ancho distal total.

Proximalmente, el ángulo que se forma entre las tuberosidades es de 95° (Lámina 31, Fig. A), mientras que en *Pyramiodontherium brevirostrum* es de 115° (Carlini et al. 2002, fig. 4).

El húmero de *Pyramiodontherium scillatoyanei* presenta una cresta deltopectoral desarrollada (Lámina 31, Fig. B), aunque no tanto como la que se observa en *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818). Los húmeros FMNH P14511, perteneciente a un Megatheriinae indeterminado procedente la Formación Corral Quemado (Marshall y Patterson, 1981), así como UCMP 41115 (Hirschfeld, 1985, fig. 33), procedente del Mioceno de La Venta (Colombia) también presentan una cresta deltopectoral desarrollada, pero son más robustos que el húmero de *Pyramiodontherium scillatoyanei* (De Iuliis et al., 2004).

### Fémur

El fémur de *Pyramiodontherium scillatoyanei* (Lámina 31, Figs. D y E), presenta la forma general de otros fémures de megaterinos; es bastante similar al de *Pyramiodontherium bergi*. Al igual que en *Pyramiodontherium brevirostrum* y *Pyramiodontherium bergi* (Carlini et al., 2002 figs. 3 a y b respectivamente), en *Pyramiodontherium scillatoyanei* los márgenes lateral y medial son marcadamente cóncavos (De Iuliis et al., 2004, figs. 6 a), a diferencia de *Eremotherium laurillardi*, *Eremotherium sefvei* (De Iuliis y Saint André, 1997, fig.4 y fig. 5 respectivamente), *Eremotherium eomigrans* (De Iuliis y Cartelle, 1999, fig. 5,a) y *Megatherium medinae* (Casamiquela y Sepúlveda, 1974, fig.6), en los cuales los márgenes son más paralelos. Presenta una torsión cercana a los 30° (32° según De Iuliis et al., 2004) entre los ejes epifisiales proximal y distal, es decir similar a la presente en *Pyramiodontherium brevirostrum*, por lo tanto menor que la torsión del fémur de *Pyramiodontherium bergi* y *Megatherium americanum*.

Distalmente, la disposición de las facetas articulares para la tibia es la que manifiestan los demás miembros de la subfamilia, a excepción de *Megathericulus*

*patagonicus* y *Megathericulus primaevus*, es decir que la faceta patelar se encuentra unida al cóndilo lateral y está desconectada del cóndilo medial; en cambio en las especies de *Megathericulus* la faceta patelar está unida a ambos cóndilos por una especie de puente o istmo óseo. La faceta patelar está más desarrollada lateralmente que en *Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium brevirostrum*, dado que se presenta como una proyección medial desde el cóndilo lateral (Lámina 31, Fig. D), similar a la de *Eremotherium laurillardi* (ROM 22059) (De Iuliis y Saint André, 1997, fig.1).

### Tibia

La tibia (Lámina 32, Figs. C y D) de *Pyramiodontherium scillatoyanei* (De Iuliis et al., 2004, figs. 6 b) es grácil, las epífisis están un poco más expandidas lateralmente que en las otras especies de *Pyramiodontherium* (Carlini et al., 2002, figs. 3 e y f), pero no en el grado de *Megatherium americanum*. Proximalmente, la faceta interna es cóncava y oval, con el eje mayor dispuesto en un ángulo cercano a los 50°; en *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66) y *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25) el ángulo es de 55° con respecto al eje transversal; esta disposición es intermedia entre la de *Megathericulus patagonicus* (91-XI-7-18) y *Plesiomegatherium hansmeyer* (MACN Pv-2895) y la que se verifica en *Megatherium* y *Eremotherium* en los que el eje mayor de esta faceta se dispone cercanamente perpendicular respecto del eje transvesal. En *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1), la diáfisis de la tibia es de sección oval, a diferencia de *Pyramiodontherium bergi*, en el cual es subtriangular, debido al mayor desarrollo de la cresta cnemial (Carlini et al., 2002, fig. f'). La faceta astragaleana de la tibia tiene una carilla para el proceso odontoideo más amplia y relativamente mayor que la de *Pyramiodontherium bergi* y ambas especies tienen carillas discoidales semejantes. El ángulo que forman las dos carillas es similar al de *Pyramiodontherium bergi*.

Distalmente (Lámina 32, Figs. C y D), la tibia y la fíbula no están anquilosadas; esta es, en general, la situación de la mayoría de los miembros de subfamilia, a excepción de algunos ejemplares de *Megatherium americanum*, en los que distalmente existe anquilosis entre la tibia y la fíbula. Cabe destacar que Pujos (en prensa) considera que la fusión distal de tibia y fíbula es un carácter típico de *Megatherium americanum*; sin embargo, esta fusión no se ha constatado en todos los ejemplares referidos a esta especie (De Iuliis, 1996).

La fíbula es grácil (Lámina 32, Figs. C y D), con la diáfisis rectilínea y similar en proporciones a la de *Pyramiodontherium bergi*; distalmente, la faceta de articulación con el astrágalo está muy desarrollada.

El "Crural Index" (CI) (De Iuliis, 1996; De Iuliis et al., 2004) para *Pyramiodontherium scillatoyanei* es cercano a 100, siendo este valor, junto al obtenido en *Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium brevirostrum*, los mayores entre los Megatheriinae; en



*Megatherium americanum* se obtienen valores que varían entre 70.5 y 82 y en *Megatherium tarijense* es de 77.3 (De Iuliis et al., 2004).

#### Elementos del pie

De los elementos del pie, sólo se conserva el astrágalo (Lámina 32, Figs. E y F) y el calcáneo (Lámina 32, Fig. G); el calcáneo presenta la forma general de los megaterinos, siendo más corto y robusto que el de *Pyramiodontherium bergi* (De Iuliis et al., 2004, fig. 8).

El astrágalo (De Iuliis et al., 2004, figs. 7 a-c) presenta, en vista dorsomedial, un proceso odontoideo bien desarrollado, localizado en centro de la faceta discoidal. En vista anterior aparece una “proyección” central, en el que articulan el navicular y el cuboideo (Lámina 32, Fig. E). La porción dorsal de la faceta fibular es alargada en sentido anteroposterior, la porción ventral presenta una superficie más o menos oval que se proyecta de manera perpendicular respecto de la porción dorsal y que al igual que en la mayoría de los Megatheriinae no contacta con la faceta ectal (Lámina 32, Fig. F); sí existe contacto entre ambas facetas en *Megathericulus patagonicus*.

El proceso odontoideo tiene forma de “clavija” semejante a la de *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66); sobre este proceso se desarrolla la faceta odontoidea, algo comprimida en el lugar de contacto con la faceta discoidal. En vista anterior (Lámina 32, Fig. E), el ángulo entre las dos facetas es cercanamente recto, al igual que en *Pyramiodontherium bergi* y *Megathericulus patagonicus*, siendo obtuso en la mayoría de los miembros de subfamilia.

Al igual que en *Pyramiodontherium bergi*, *Megathericulus patagonicus* y *Eomegatherium nanum* (MLP 2-204), la tuberosidad odontoidea está presente; en algunos Mylodontinae (e. g. *Glossotherium*) se desarrolla, aunque en menor grado.

El tercio dorsomedial de la faceta para el navicular se ubica dorsalmente con respecto a la proyección del plano de la faceta discoidal (Lámina 32, Fig. E). Esta situación es similar en *Eomegatherium nanum* (MACN Pv-4992), *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66), *Eremotherium laurillardi* y *Megatherium urbinai*; en *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151, MLP 91-IX-7-18, MLP 92-XI-15-2) la mitad de la faceta queda por encima del mencionado plano; en *Megatherium americanum* la parte dorsomedial de la faceta para el navicular se encuentra al mismo nivel que el plano de la faceta discoidal; en *Megatherium tarijense* la condición es intermedia entre *Megatherium americanum* y *Pyramiodontherium scillatoyanei*.

Existe dos facetas de articulación para el calcáneo: la faceta sustentacular que es más pequeña y la faceta ectal. Estas facetas están separadas por el profundo sulcus tali. Este sulcus se encuentra en la mayoría de los megaterinos, excepto en un espécimen de *Megatherium americanum* (Kraglievich, 1926a), otro de *Eremotherium laurillardi* (ROM 22006 ver De Iuliis, 1996) y otro de *Megatherium urbinai* (UNA V2642 ver Pujos y Salas

2004), en los cuales las facetas en cuestión están fusionadas; en *Megatherium tarijense* (MNHN TAR 1269 ver Pujos y Salas, 2004) están parcialmente fusionadas. En *Pyramiodontherium scillatoyanei*, el canal, aunque profundo, es angosto a causa del gran tamaño de la faceta ectal.

### ***Pyramiodontherium* n. sp.**

Lámina 33.

## **Introducción**

Carlini et al. (2000) reconocen la presencia de una nueva especie de *Pyramiodontherium* en el "Conglomerado osífero" de la Formación Ituzaingó sobre la base de un húmero derecho MRVU 107. Brandoni et al. (2001) describen parcialmente el ejemplar MRVU 107.

Aunque la presencia de *Pyramiodontherium* en el "Conglomerado osífero" es aceptada por distintos autores (e. g. Cione et al., 2000; Brandoni, 2004), esta nueva especie de megaterino no ha sido formalmente establecida aún. Para evitar futuros posibles desacuerdos y malentendidos nomenclaturales no se procede aquí a formalizar tal nominación; más teniendo en cuenta que el presente trabajo de investigación carece de validez para propósitos nomenclaturales.

Durante el desarrollo de esta Tesis se encontró material que puede ser referido a esta especie nueva pero aún no nominada.

Aunque ahora se cuenta con nuevos materiales que en efecto justifican el reconocimiento de una nueva especie para el Terciario de la provincia de Entre Ríos, el húmero MRVU 107 sigue siendo el elemento óseo que mejor diagnostica al taxón.

Por los motivos aludidos, no se crea un nombre específico, ni se designa el material tipo del caso; únicamente se brindan caracteres diagnósticos, información sobre la distribución geográfica y estratigráfica, descripción y material referido.

Caracteres diagnósticos: megaterino de talla mediana a grande. Húmero grácil, con cresta deltopectoral desarrollada. Faceta patelar reducida. Navicular con dos facetas de articulación distales.

Distribución geográfica y estratigráfica: Villa Urquiza, Toma Vieja, La Celina (al norte de la ciudad de Paraná), en el "Conglomerado osífero" Formación Ituzaingó (Mioceno Superior-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos.

### Descripción

Esta nueva especie de *Pyramiodontherium* es de talla mediana a grande, comparable o un poco mayor que la de *Pyramiodontherium brevirostrum*. El tamaño es mayor que el de las especies de *Megathericulus*, es mayor que *Plesiomegatherium hansmeyeri* y "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*; similar a algunas especies de *Megatherium* (*M. medinae*, *M. lundî*), pero mayor que *Megatherium tarijense*, *Megatherium urbinae* y *Megatherium altiplanicum*; es menor que *Megatherium americanum*, *Megatherium gallardoi* y *Eremotherium laurillardi*. Al compararlo con las especies reconocidas en el "Conglomerado osífero" resulta notablemente mayor que *Eomegatherium nanum*, *Pliomegatherium lelongi* y *Promegatherium smaltatum*.

El húmero de MRVU 107 (Lámina 33, Figs. A y B) es alargado y grácil, similar al de los megaloníquidos y prepoterinos. Al igual que en los otros megaterinos el foramen entepicondilar está ausente. Distalmente, se comprime anteroposteriormente a la vez que se ensancha, la superficie posterior es plana y la fosa olecraneana es profunda (Lámina 33, Fig. B). Una característica llamativa de este húmero es el tamaño, comparable en largo al de muchos húmeros de *Megatherium americanum*; la longitud conservada es de 580 mm, aunque falta la epífisis proximal, el ancho distal es de 230 mm. Teniendo en cuenta únicamente el largo conservado, el valor de A/L es de 39, si se tuviera en cuenta el largo total aproximado, este valor sería aún menor, comparable al obtenido para *Pyramiodontherium scillatoyanei*. Como fuera mencionado A/L se calcula como el cociente del ancho distal por el largo total, multiplicado por 100 ( $A/L \times 100$ ) y el resultado obtenido da una idea de la gracilidad del húmero, dado que en húmeros muy robustos, como por ejemplo los de *Megatherium americanum*, los valores de A/L varían entre 43 y 50 aproximadamente; y los de *Eremotherium laurillardi* tienen una media en torno a 42.

La diáfisis es tan larga como en las especies de *Megatherium* del Cuaternario, aunque marcadamente más estilizada; el tercio proximal es de sección subtrapezoidal y los dos tercios distales están más aplanados que en las especies cuaternarias. En *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1) el tercio proximal es menos aplanado, de sección irregular y el tercio distal es subtrapezoidal con los ángulos más redondeados. En esta nueva especie de *Pyramiodontherium*, la sección de la diáfisis inmediatamente por debajo de las tuberosidades es subtrapezoidal.

Otra característica importante del húmero MRVU 107 es la presencia de una cresta deltopectoral (Lámina 33, Fig. A), que también se observa en otros megaterinos terciarios (e. g. *Megathericulus patagonicus*, *Megatheriops rectidens*, *Pyramiodontherium scillatoyanei*). En los megaterinos plioleistocenos, la cresta deltopectoral está poco desarrollada, reduciéndose a una prominencia triangular. La cresta deltopectoral se forma por la confluencia de la cresta pectoral (medialmente) y de la cresta deltoidea (lateralmente), las cuales se ponen en contacto aproximadamente en el tercio distal de la diáfisis (De Iuliis, 2003). En el ejemplar MRVU 107 no se preserva toda la cresta; sin embargo, se infiere que debió alcanzar un tamaño similar al observado en otras especies que la presentan (e. g. *Megatheriops rectidens*, *Pyramiodontherium scillatoyanei*).

Además de húmero, otros restos exhumados del "Conglomerado osífero" pueden ser referidos a esta especie, pero dado que no existe asociación alguna entre los materiales procedentes de dicha unidad, la asignación está justificada en cuestiones relacionadas con el tamaño y con las similitudes con elementos homólogos de las especies del Noreste de Argentina. Así, pueden referirse a *Pyramiodontherium* n. sp.: una porción distal de fémur (MACN Pv-4939, Lámina 33, Fig. C) muy similar a la que se presenta en *Pyramiodontherium bergi*; un ectocuneiforme (MACN Pv-4983) que presenta las facetas articulares para el navicular separadas como ocurre en *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66); un astrágalo sin numerar y otro cuyo número de colección es MASP 1392 (Lámina 33, Fig. D) depositados en las colecciones del MASP de la ciudad de Paraná; un astrágalo MACN Pv-4941 (Lámina 33, Fig. E) referido a "*Megatherium*" *antiquum* por el staff del MACN, pero muy similar a aquéllos de *Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium scillatoyanei*; finalmente, varios molariformes y porciones de éstos depositados en las colecciones del MACN.

## Discusión

El género *Pyramiodontherium* cuenta con tres especies válidas reconocidas hasta el momento y presenta su distribución principal en el noroeste argentino. En la provincia de Catamarca se registra durante el Mioceno tardío, probablemente esté presente en la provincia de Tucumán durante el mismo lapso y en la provincia de La Rioja se registra durante el Plioceno tardío. A éstas hay que agregar una cuarta especie aquí descrita, procedente del "Conglomerado osífero" de la Formación Ituzaingó (Mioceno Superior-Plioceno) de Entre Ríos.

La primer especie valida establecida es *Pyramiodontherium bergi*. Considerando los pocos restos y estudios que existían para la época, Cabrera (1928) estuvo acertado en

atribuir los ejemplares MACN Pv-8143, MLP 2-78 y MLP 2-66 a dicha única especie. Por un lado el ejemplar MACN Pv-8143 (Lámina 34, Fig. A) es claramente un individuo juvenil, dado que además de su tamaño reducido, los molariformes no se han desgastado en absoluto; por otro, el ejemplar MLP 2-78 (Lámina 34, Fig. B) está muy deformado como para ser identificado como una especie distinta.

Carlini et al. (2002) reconocen *Pyramiodontherium brevirostrum* sobre varios restos procedentes del Bajo de Andalhuala, provincia de Catamarca. Los autores justifican la creación de esta nueva especie, entre otros caracteres diagnósticos, fundamentalmente en la mayor robustez del ejemplar MLP 31-XI-12-25 (tipo de *Pyramiodontherium brevirostrum*) respecto de *Pyramiodontherium bergi*. A pesar de que hoy se conocen restos asignables a *Pyramiodontherium*, procedentes de la provincia de Catamarca, que indicarían una variación individual mayor a la considerada por Carlini et al. (2002), la asignación a una especie distinta de *Pyramiodontherium bergi* sigue hoy siendo apropiada.

La tercera de las especies validas es *Pyramiodontherium scillatoyanei* procedente del miembro inferior de la Formación Toro Negro (Plioceno Superior), en la provincia de la Rioja y descrita por De Iuliis et al. (2004).

Teniendo en cuenta las características comparables entre las tres especies, es claro que existe una mayor afinidad entre *Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium brevirostrum* que la que pudiera existir entre éstas y *Pyramiodontherium scillatoyanei*. Los rasgos morfológicos observados en los ejemplares tipo de las especies registradas en la provincia de Catamarca son suficientes para agruparlas dentro del mismo género, pero como especies distintas. La forma espátular del rostro (carácter que comparten con *Megathericulus patagonicus*), la convexidad de las paredes del maxilar, la inclinación de las crestas de los molariformes con respecto al eje sagital del cuerpo, las semejanzas en la morfometría de los huesos largos permiten postular justificadamente que los taxones son cogenéricos. Sin embargo, *Pyramiodontherium brevirostrum*, es claramente una especie más robusta que *Pyramiodontherium bergi*; por otra parte existen diferencias morfológicas entre ambas, tales como la forma del rostro en vista anterior, la presencia de una cresta rostral en *Pyramiodontherium brevirostrum*, la forma del ultimo molariforme superior; además de diferencias menores en la disposición de las series dentarias superiores. Otras diferencias se presentan a nivel del esqueleto apendicular, dado que el grado de torsión del fémur es diferente y el grado de desarrollo de la cresta cnemial de la tibia también es diferente.

Asumiendo como válido el rango de variación intraespecífica observada en otras especies de megaterinos (i. e. *Megatherium americanum*, *Eremotherium laurillardii*) no resulta sencilla la asignación específica de varios restos recientemente hallados, ni tampoco la de los ejemplares MLP 2-78 y MACN Pv-8143 a alguna de las dos especies, dado que

son muy fragmentarios. Por este motivo sugiero que los ejemplares MLP 2-78 y MACN Pv-8143 sean mantenidos dentro de *Pyramiodontherium bergi*, de acuerdo a la propuesta original de Cabrera (1928). Carlini et al. (2002) refieren "tentativamente" (Ibid.:373) a *Pyramiodontherium brevirostrum* un cráneo bastante completo MLP 31-XI-12-1, procedente del "Araucanense" de Catamarca, que dadas las semejanzas que presenta con el holotipo de la especie citada es probable que el resto en cuestión pertenezca efectivamente a este taxón.

*Pyramiodontherium scillatoyanei*, procedente del Miembro inferior de la Formación Toro Negro, provincia de La Rioja, descrito por De Iuliis et al. (2004) es menor en tamaño que *Pyramiodontherium bergi*; las características observadas en el poscráneo permiten asignarlo al género *Pyramiodontherium*. A pesar que el ejemplar MLP 68-III-14-1 no incluye restos craneanos para la comparación con las especies de Catamarca, es evidente que éste representa una especie distinta de aquéllas de la mencionada provincia.

Un fémur derecho (MACN PV-2817) (Lámina 34, Fig. D.) procedente del Valle de Santa María presenta un tamaño similar al de *Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium brevirostrum*; sin embargo, la disposición y forma de la faceta patelar es semejante a la de *Pyramiodontherium scillatoyanei*. Por este motivo, no debiera descartarse que *Pyramiodontherium scillatoyanei* también estuviera presente en el Mioceno tardío de la provincia de Catamarca.

*Pyramiodontherium* n. sp. resulta claramente distinguible de aquellas especies reconocidas hasta ahora para el "Conglomerado osífero" de la provincia de Entre Ríos; esta distinción se sostiene fundamentalmente en el mayor tamaño, la gracilidad y las semejanzas que presentan los diferentes restos con aquéllos de *Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium scillatoyanei*. Como fuera sugerido por Kraglievich (1934), los materiales referidos por Ameghino a *Promegatherium remulsum* (Ameghino, 1886) y *Megatherium antiquum* (Ameghino, 1885), son comparables en tamaño con aquéllos de *Pyramiodontherium*. Dado que *Megatherium antiquum* y *Promegatherium remulsum* fueron erigidos sobre la base de molariformes aislados, que no presentan, de hecho, ninguna característica diagnóstica, son considerados *nomina dubia*. Por lo tanto, la necesidad de un nuevo nombre específico se justifica plenamente.

Algunos detalles interesantes de la morfología dentaria de *Pyramiodontherium*, han sido comentados y discutidos por autores como Moreno y Mercerat (1891), Roth (1911), Cabrera (1928), De Iuliis (1996) y Carlini et al. (2002). Así, la inclinación de las crestas transversales de los molariformes, más notoria en los molariformes anteriores, fue notada por primera vez por Moreno y Mercerat (1891); Roth (1911) utiliza este carácter para reunir bajo el género *Plesiomegatherium* los ejemplares MLP 2-66 (Tipo de *Pyramiodontherium bergi*) y MACN Pv-2895 (Tipo de *Plesiomegatherium hansmeyer*). Por su parte, Cabrera

(1928) considera que la inclinación de las crestas transversales de los molariformes es un carácter inválido taxonómicamente, que pudo deberse a deformación post mórtem, e indica que él lo ha observado en distintos especímenes de *Megatherium*. De Iuliis (1996) comparte con Cabrera (1928) la idea de la invalidez del carácter. Sin embargo, habría que destacar que la disposición oblicua de las crestas se observa en todos los molariformes anteriores asignados a especies de este género; por lo tanto, debe considerarse dicha inclinación como un carácter válido para el género, independientemente del grado en que ésta se pueda presentar y que el mismo carácter pueda presentarse además en otras especies (*Plesiomegatherium hansmeyeri*).

La divergencia de las paredes del maxilar por delante de los M1 es un rasgo que se encuentra en todos los cráneos asignados a este género, además de presentarse en *Megathericulus patagonicus*. En general esta divergencia está ausente en especies cuaternarias; sí aparece (aunque en menor grado) en *Megatheriops rectidens* y, a juzgar por lo que se observa en las figuras de Cabrera (1928, lamina 1 a), también en *Megatheridium annectens*.

Respecto del número de taxones presentes en el Terciario del Noroeste argentino, se han reconocido tres géneros y seis especies: *Plesiomegatherium hansmeyeri*, *Pyramiodontherium bergi*, *Pyramiodontherium? carlesi*, *Pyramiodontherium brevirostrum*, *Pyramiodontherium scillatoyanei* y *Megatherium? uquiense*, aunque la procedencia exacta (tanto geográfica como estratigráfica) de algunas de ellas es discutida.

Como fuera mencionado, la localidad original de los restos de *Plesiomegatherium hansmeyeri* es incierta, dado que a pesar que Roth (1911) indica la provincia de Jujuy, Rovereto (1914) señala a la base de la Formación Tarija en Bolivia (ver *Plesiomegatherium*).

Los pocos de *Pyramiodontherium? carlesi* Kraglievich, 1930 proceden de Uquía, provincia de Jujuy. Éstos son de un tamaño considerablemente mayor al de las especies de *Pyramiodontherium* y presentan características similares a las de varios ejemplares de *Megatherium americanum*. Por otra parte, estos restos proceden del Plioceno tardío-Pleistoceno, es decir de una antigüedad menor a la de *Pyramiodontherium bergi*; así, es probable que pertenezcan en realidad a alguna especie del género *Megatherium*.

En cuanto a la procedencia de *Megatherium? uquiense*, estamos en la misma situación que con *Pyramiodontherium? carlesi*, en el sentido del desconocimiento de la localidad exacta donde fuera encontrado; cabe destacar que los restos de *Megatherium? uquiense* (MACN Pv- 5379 sensu Kraglievich 1930) no fueron hallados en las colecciones del MACN.

*Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium brevirostrum* proceden del Bajo de Andalhuala, ubicado en el Valle de Santa María, al sur de Chiquimil (provincia de Catamarca), pero la procedencia estratigráfica no es del todo segura. Los materiales tipo de

*Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium brevirostrum* pertenecen a colecciones antiguas del Museo de La Plata, obtenidas cuando aún no se había planteado la distinción entre "Araucanense" (Formación Andalhuala) y Formación Corral Quemado. Teniendo en cuenta que Riggs y Patterson (1939) y Marshall y Patterson (1981) indican que *Pyramiodontherium* se encuentra en la Formación Andalhuala en la región de Chiquimil y en la Formación Corral Quemado en el área de Puerta de Corral Quemado; y asimismo que en el Bajo de Andalhuala (Chiquimil) la unidad fosilífera mejor representada es la Formación Andalhuala, es probable que en definitiva los materiales tipo de *Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium brevirostrum* procedan de ésta y no de la Formación Corral Quemado, también aflorante en el área, pero en la que no se han efectuado recolecciones (Marshall y Patterson, 1981).

*Pyramiodontherium scillatoyanei* es la única especie procedente del Noroeste argentino con una procedencia geográfica y estratigráfica precisa.

En síntesis, el género *Pyramiodontherium* está representado por tres especies en el noroeste de la República Argentina: *Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium brevirostrum* presentes en el "Araucanense" de la provincia de Catamarca, muy probablemente procedentes de la Formación Andalhuala y *Pyramiodontherium scillatoyanei* en el Plioceno tardío de la provincia de La Rioja, a las que debe sumársele una cuarta, presente en el "Conglomerado osífero" de la Formación Ituzaingó (Mioceno Superior-Plioceno) en la provincia de Entre Ríos.



**Megatheridium** Cabrera, 1928

Diagnosis: megaterino de tamaño pequeño a mediano. Raíz del arco cigomático de posición anterior, a nivel del M1. Paladar levemente estrecho por delante de los M1. Margen posterior de la sínfisis mandibular a nivel del límite m1-m2. Abertura posterior del canal mandibular ubicada medialmente respecto del margen anterior del proceso coronoideo. Alto grado de hipsodoncia.

Especie tipo: *Megatheridium annectens* Cabrera, 1928.

Distribución geográfica y estratigráfica: Este de la provincia de Río Negro, Formación Río Negro. "Rionegrense" (Mioceno tardío-Plioceno).

Consideraciones sistemáticas

La especie *Megatheridium annectens* es creada por Cabrera (1928:348), sobre la base de fragmentos de cráneo y fragmentos de molariformes (MLP 2-69), procedentes de Coronel Pringles, territorio de Río Negro (Cabrera, 1928). Dicho autor comenta la posibilidad que pueda referirse a este género el *Megatherium istilarti* Kraglievich (1925b). Cabrera (1928:350) indica: "Al observar los rasgos típicamente megaterioides de este fósil, me ocurre pensar si tal vez podría referirse al mismo género el *Megatherium Istilarti* de Kraglievich. Dado lo exiguo del material que de uno y otro existe, sin embargo, nada puede afirmarse por ahora, excepto que no se trata, desde luego, de la misma especie".

Kraglievich (1930:152) refiere a esta especie una mandíbula (MACN Pv-2833) procedente del mismo territorio, la cual figura bajo el nombre de "*Megatherium rionegrensis* (Kraglievich)" en las fichas de la colección del paleontología de vertebrados del MACN, nombre que no se encuentra en los trabajos de este autor y que nunca fue publicado.

El ejemplar (Lámina 35, Figs. A, B, C) tipo de *Megatheridium annectens* no ha sido hallado en las colecciones del Museo de La Plata, en las que debería estar depositado.

***Megatheridium annectens* Cabrera, 1928**

Láminas 35, 36.

Diagnosis: la misma del género por monotipia.

Holotipo: MLP 2-69, porciones de cráneo desarticuladas, algunos molariformes sueltos (Cabrera, 1928) (Lámina 35).

Localidad tipo: "territorio de Río Negro, departamento de Coronel Pringles, sección VI, fracción c, lote 16, <<al norte seis leguas de la barranca>>, que equivale próximamente a la lat 40° 25' S. y long. 63° 20' W. (formación probablemente Ríonegrena)" (Cabrera, 1928:348).

Distribución geográfica y estratigráfica: la misma del género.

Material referido:

MACN Pv-2833: mandíbula sin las ramas ascendentes (Kraglievich, 1930, figs. 5 d y 6 d). "...descubierto en las típicas arenas azuladas..." (Kraglievich, 1930:152).

MACN Pv-15160: porción de paladar con ambas series dentarias y porción de rama mandibular con los m2-m4. Procedente de las arenas azuladas, Formación Río Negro.

Descripción

*Megatheridium annectens* es un megaterino de tamaño pequeño a mediano; es mayor que las especies de *Megathericulus* y de *Eomegatherium* y que "*Plesiomegatherium halmyronomum*"; menor que las especies de *Pyramiodontherium* y que *Megatheriops rectidens*; y mucho menor que *Megatherium americanum* y *Eremotherium laurillardi*.

Cabrera (1928:348) indica: "Los restos en que baso esta especie y el género *Megatheridium* pertenecen a un ejemplar no adulto todavía, como lo evidencian las suturas de la parte posterior del cráneo y el estado de los cóndilos occipitales; el desgaste de los dientes, sin embargo, así como la forma regular y bien definida de sus alvéolos, parecen indicar que el animal ya no podía ser considerado precisamente como joven, y que debía haber alcanzado ya, o estar próximo a alcanzar, el tamaño propio de sus especie. Este era más bien pequeño que grande; probablemente, su corpulencia no pasaría de la de *Eumylodon robustus* [hoy *Glossotherium robustum*]. Al examinar los fragmentos del cráneo que se conservan, lo primero que llama la atención, comparándolos con otros megaterios de

las capas araucanas, es la inserción maxilar del arco cigomático, emplazada al nivel del primer diente y todavía un poco más hacia delante que en *Megatherium americanum*, de modo que, mirando el maxilar en su cara palatina, la curva anterior de dicha inserción parece continuación del tabique alveolar anterior de dicho diente. Como consecuencia de esta posición, el canal suborbitario, que es doble, como en *Megatherium*, tiene su orificio anterior al nivel de la mitad delantera del mismo primer molariforme, mientras en *M. americanum* lo corriente es que abra al nivel del tabique alveolar que separa el primer diente del segundo. Con estos rasgos, que recuerdan los de las formas pampeanas, contrasta la mayor extensión, relativamente, de los maxilares delante de las series dentarias, pues, no obstante estar rotos anteriormente, llegan a una distancia del primer diente casi igual a la longitud de los tres primeros dientes juntos, mientras que en *Megatherium* la distancia que alcanzan excede poco de la longitud de los dos primeros dientes. Otro carácter digno de atención es la orientación del conducto lagrimal, que se abre hacia delante, y no hacia el interior de la cavidad orbitaria, como ocurre en *Megatherium*. En *Pyramiodontherium Bergi*, dicha abertura se halla también orientada algo hacia delante, aunque no tanto como en el fósil que nos ocupa".

"El occipital de *Megatheridium* es bastante estrecho y alto, en vez de ser ancho y bajo, como en *Megatherium*, si bien es cierto que la diferencia pudiera muy bien depender de la edad. Los cóndilos han perdido la porción epifisiaria, pero se advierte bien su forma, que no debió ser muy distinta de la que ofrecen los megaterios pleistocenos. Los escamosos poseen una apófisis cigomática relativamente larga y estrecha, con el borde inferior brusca y pronunciadamente convexo hacia su mitad. La cavidad glenoidea, muy ancha y bastante profunda, está limitada posteriormente por una tuberosidad que rodea el orificio auditivo externo y se prolonga hacia abajo y adentro, y que parece estar formada principalmente a expensas del tímpano, respondiendo así a la estructura peculiar descrita por C. Ameghino y Kraglievich<sup>1</sup>" [Nota: el número se refiere a la cita].

"Los dos molares que acompañan a los fragmentos del cráneo, uno de los cuales ocupaba el tercer alvéolo izquierdo, tienen la cresta posterior algo más estrecha y bastante más baja que la anterior, y su diámetro anteroposterior viene a ser igual al ancho de esta segunda cresta e inferior, por consiguiente, al diámetro transversal medio del diente".

El paladar MACN Pv-15160 (Lámina 36, Fig. A) es asignado a *Megatheridium annectens* por el hecho de presentar un tamaño y algunos detalles similares al del tipo; asimismo, proviene de las areniscas azuladas de la Formación Río Negro. Está mal preservado y presenta concreciones calcáreas que no permiten certificar varios de los caracteres anatómicos. Las series dentarias son rectas lingualmente y convexas labialmente y tienen un largo total de 145 mm. El M3 tiene un ancho transversal de 30 mm y el ancho del paladar entre ambas series es de 27 mm, es decir que es similar al ancho de los

molariformes, a diferencia de lo que se observa en la ilustración dada por Cabrera (1928, lamina 1 b) del tipo de *Megatheridium annectens* (MLP 2-69), en la que aparentemente el paladar es un poco más ancho que el ancho del m3. Los planos palatal y alveolar se encuentran en el mismo nivel, como ocurre en "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* (MLP 30-XII-10-21) y *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151).

La mandíbula MACN Pv-2833 (Lámina, 36. Figs. B y C), ilustrada por Kraglievich (1930, figs. 5 d y 6 d), preserva ambas ramas. Los molariformes son de contorno cuadrado, no están comprimidos anteroposteriormente como aparentemente lo están en la porción de paladar ilustrada por Cabrera (1928, lamina 1 b), aunque en ésta sólo se conservan los alvéolos.

En MACN Pv-2833 (Lámina 36, Fig. B), el margen posterior de la sínfisis mandibular se ubica a nivel del límite m1-m2 (Kraglievich, 1930, fig. 5 d); esta posición es similar a la de *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25) y *Megatherium altiplanicum* (Saint-André y De Iuliis 2001, fig. 4 b). En *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18), *Eomegatherium andinum* (MLP 2-204), *Eomegatherium nanum* (Kraglievich, 1930, figs. 5 a) y "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*, el margen posterior de la sínfisis mandibular se ubica por delante de la cara anterior del m1.

La abertura posterior del canal mandibular es medial respecto del proceso coronoideo, tal como se presenta en las especies de *Pyramiodontherium*, en *Megatherium americanum* y en *Eremotherium laurillardii*, entre otros, y a diferencia de *Megathericulus patagonicus* y *Eomegatherium andinum*, en los que se halla sobre el margen anterior del proceso coronoideo.

El m4 se ubica en una posición similar a la de *Pyramiodontherium bergi*, quizás un poco más anterior; por lo tanto no es visible completamente en vista lateral, ya que se interpone el margen anterior de la rama ascendente (Lámina 36, Fig. C). A nivel de dicho molariforme, el margen ventral de la mandíbula presenta una marcada escotadura, la cual también se presenta en *Megatherium americanum*. Respecto del grado de hipsodoncia, el ejemplar MACN Pv-2833 presenta un largo de la serie dentaria izquierda (m1-m4) de 146 mm y una altura máxima de la rama mandibular de 165 mm; así, el índice de hipsodoncia (De Iuliis, 1996; Bargo, 2001b) para *Megatheridium annectens* se calcula en 113%, siendo este valor similar a los obtenidos en ejemplares de *Megatherium americanum*.

La porción conservada de mandíbula MACN Pv-15160 (Lámina 36, Fig. D) tiene una largo de 100 mm entre el m2 y el m4; pese a la pobre preservación, puede constatarse que los molariformes son de sección esencialmente cuadrada.

## Discusión

El material tipo de *Megatheridium annectens* (MLP 2-69) no ha podido ser localizado en las colecciones de paleontología vertebrados del Museo de La Plata. De la observación de las figuras de Cabrera (1928) se deduce que, como expuso De Iuliis (1996), estamos en presencia de un individuo subadulto; el estado de inmadurez del individuo ya había sido notado por Kraglievich (1930).

Las características más importantes que pueden atribuirse a este ejemplar son: la posición anterior de la raíz anterior del arco cigomático, lo alargado del maxilar por delante del M1 y la divergencia anterior de la paredes del maxilar, carácter que comparte con *Megathericulus patagonicus*, *Pyramiodontherium bergi* y *Py. brevirostrum*, aunque en éstos la divergencia anterior es mucho más notoria.

En cuanto a la compresión anteroposterior de los molariformes, éstos, a pesar de que en la figura del holotipo dada por Cabrera (1928) los alvéolos aparecen comprimidos anteroposteriormente, no lo están en el fragmento de paladar MACN 15160 ni en la mandíbula MACN Pv-2833; además, el diámetro transversal del M3 no difiere sustancialmente del diámetro anteroposterior de dicho diente. Por lo tanto, la compresión observada en las figuras de Cabrera (1928) puede haberse debido a procesos post mortem.

Respecto de que los restos asignados a "*Megatherium istilarti*" puedan ser asignados a *Megatheridium*, resulta difícil realizar cualquier tipo de especulación. El fémur (MACN Pv-9674) tipo de "*Megatherium*" *istilarti* (Lámina 36, Fig. E) presenta un tamaño comparable al esperado para *Megatheridium*, pero no presenta ninguna otra característica afín en particular; por otra parte las carillas articulares distales no están bien preservadas como para determinar con claridad la asignación a cualquier otro género de Megatheriinae, inclusive al propio *Megatherium*. Con los elementos de juicio hoy disponibles, y hasta que no se conozca más material, no puedo saber exactamente a qué género pertenece "*Megatherium*" *istilarti* Kraglievich, pero es altamente probable que no corresponda al *Megatherium*; pues las pocas características preservadas en el fémur parecieran emparentarlo más con *Pyramiodontherium*.

## **Los Megatheriinae del Conglomerado osífero de la Formación Itzaingó (Mioceno Superior-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos**

### **Introducción**

La Subfamilia Megatheriinae presenta su mayor diversidad (5 géneros y 8 especies reconocidas) en el "Conglomerado osífero" de la Formación Itzaingó (Mioceno Superior-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos. Debido al carácter fragmentario y disociado de los restos exhumados del "Conglomerado osífero", que no permiten una adecuada comparación entre los taxones, se ha producido el reconocimiento de especies sobre la base de restos no homólogos; por otra parte, el grado de variación individual atribuida a este grupo tampoco ha sido considerada en la mayoría de los estudios referidos a megaterinos terciarios.

Por lo tanto, se procura actualizar el conocimiento de los Megatheriinae del Terciario de la provincia de Entre Ríos; sin embargo, ésta no resulta una tarea sencilla debido a que varios de los ejemplares en que fueron basadas algunas especies no han podido ser localizados y sólo se cuenta con las descripciones originales y algunos datos provistos por revisores posteriores. Parte de la información suministrada en este apartado ya ha sido aportada en esta Tesis durante el tratamiento taxonómico de algunos de los taxones involucrados; sin embargo, se estima que la problemática puede ser mejor comprendida si se consideran conjuntamente todos estos taxones cuyos restos proceden del "Conglomerado osífero".

### **Historia Taxonómica**

El primer taxón de Megatheriinae descrito para el "Conglomerado osífero" es *Promegatherium smaltatum* Ameghino, 1883, basado en un molariforme aislado, ilustrado más tarde el propio por Ameghino (1889, lamina XXXVII, figs. 8 y 8 a). Ameghino (1883, 1885) distingue *Promegatherium* de *Megatherium* por presentar el primero un tamaño menor y por la existencia, según su opinión, de esmalte en los molariformes, situación excepcional tratándose de un xenartro.

Ameghino (1885) erige *Megatherium antiquum* sobre la base de molariformes aislados que no presentan esmalte y cuya forma general semeja aquélla de los molariformes asignados a *Megatherium americanum*, pero que tienen un tercio del tamaño de este último.

Ameghino (1886) crea *Promegatherium remulsum* basado en fragmentos de molariformes, que en su concepto tenían la misma composición histológica que aquéllos de

*Promegatherium smaltatum*, es decir con esmalte, aunque con un tamaño similar al de *Megatherium americanum*.

Ameghino (1889, lamina LXXI, figs. 12 y 12 a) asigna un molar a *Orthotherium laticurvatum* (familia Megalonychidae), pero en 1891 lo refiere a su nueva especie *Promegatherium parvulum* (Ameghino, 1891).

En 1889, asigna nuevo material a *Promegatherium smaltatum*: una rama mandibular izquierda bastante completa, ilustrada en vista lateral (Ameghino, 1889, lamina LXXVI, fig. 2), en la que puede observarse que la abertura posterolateral del canal mandibular se ubica en la superficie lateral de la rama.

Burmeister (1891) se expresa muy en desacuerdo con las opiniones de Ameghino acerca de las características presentes en la mencionada mandíbula e indica que habiendo examinado el espécimen ilustrado por Ameghino (1889), los molariformes indudablemente no presentan esmalte y la abertura posterior del canal mandibular se ubica sobre la base del borde anterior del proceso coronoideo. Burmeister (1891:444) no reconoce la especie de Ameghino y la denomina *Megatherium nanus*, e indica "Por lo dicho debo rehusar el nombre *Promegatherium smaltatum*; ni el genérico, ni el específico es exacto: las especies terciarias son del mismo género de los cuaternarios y ninguno de ellos tiene esmalte en sus dientes". El cambio de nombre específico "*smaltatum*" por "*nanus*" realizado por Burmeister con el pretexto que los molariformes no tienen esmalte es insólito, e infringe las normas nomenclaturales ya vigentes a fines del Siglo XIX.

Ameghino (1892) responde a Burmeister insistiendo acerca de la presencia de esmalte; con respecto a la posición de la abertura del canal, Ameghino sugiere que Burmeister debe haber visto un material distinto.

Lydekker (1894) coloca la especie *Promegatherium smaltatum* en el género *Megatherium* y considera *Megatherium antiquum* y *Promegatherium remulsum* como sinónimos de ésta.

Kraglievich (1934:52) considera que *Promegatherium remulsum* no pertenece al género *Promegatherium*, dado que su tamaño se corresponde con el de *Pyramiodontherium* de la provincia de Catamarca.

Kraglievich (1930:154) erige el nuevo género y especie *Pliomegatherium lelongi* procedente del "Conglomerado osífero", basándose en una rama mandibular derecha sin molariformes depositada en el Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" cuyo número de colección es MACN Pv-13213; la distingue por la posición de la sínfisis y su contorno inferior. En el mismo trabajo funda *Pliomegatherium paranensis* basándose en un rama mandibular derecha (MACN Pv-5269) parcial con los m1 y m2, que resulta muy similar al ejemplar MACN Pv-13213. Mones (1986) la indica como *Pliomegatherium paranense*; asimismo, en la tarjeta correspondiente al ejemplar MACN Pv-

5269 dice "*Pliomegatherium caissoi*" y sobre la superficie del hueso dice "caixoi"; este nombre "in schedula" no fue utilizado nunca posteriormente en forma édit. Hoffstetter (1958), sin justificarlo, considera a *Pliomegatherium* sinónimo de *Promegatherium*.

Kraglievich (1930, figs. 5 a y 6 a) ilustra una rama mandibular izquierda refiriéndola a *Eomegatherium nanum*; en vista lateral se observa que la abertura posterior del canal mandibular se ubica cercana al margen anterior de la rama ascendente.

Kraglievich (1940) confirma la opinión de Burmeister (1891), en el sentido de que los molariformes de *Promegatherium smaltatum* carecen de esmalte y de que la posición de la abertura posterior del canal mandibular es errónea en la ilustración de Ameghino (1889). Asimismo, procura explicar el por qué de las diferencias entre Ameghino y Burmeister, indicando que probablemente los restos mandibulares observados por uno y otro han sido exactamente los mismos, pero que la posición en la que Ameghino ubicó la abertura posterior del canal mandibular se corresponde a la observada en el calco de una mandíbula derecha (probablemente MACN A-11560) de la misma procedencia, a la cual Ameghino tuvo acceso. Cabe destacar que Kraglievich (1940:670) considera que la mandíbula izquierda sobre la cual Ameghino y Burmeister basaron sus respectivas especies es la que lleva el número de colección MACN Pv-4995; sin embargo, esto no es así, dado que el ejemplar MACN Pv-4995 es una mandíbula derecha que conserva únicamente los m2-m3. Seguramente Kraglievich (1940:670) hacía referencia al ejemplar MACN Pv-4993 y no al MACN Pv-4995. Prueba de esto último es que Kraglievich (1940:684) erige *Eomegatherium nanus*, sobre la base del dentario izquierdo MACN Pv-4993 descrito como *Promegatherium smaltatum* por Ameghino y como *Megatherium nanus* por Burmeister (de acuerdo a Kraglievich, 1940). Así, Kraglievich (1940) mantiene el género y la especie establecidos por Ameghino (*Promegatherium smaltatum*) como válidos, esencialmente basándose en el molariforme aislado original (Ameghino, 1883) y en el calco de la mandíbula derecha con la abertura posterior del canal mandibular ubicada en la cara lateral de la rama; al mismo tiempo considera *Megatherium nanus* Burmeister, 1891 como la especie tipo de su nuevo género *Eomegatherium*. Sin embargo, la primera utilización del nombre genérico *Eomegatherium* para incluir una especie de la familia Megatheriinae corresponde a Kraglievich (1926a, fig. 4); allí, el autor ilustra un astrágalo (MACN Pv-4992) indicando que pertenecería a *Eomegatherium nanum*, en tanto que en 1940 (al igual que Burmeister, 1891) utiliza la grafía "*nanus*", incorrecta, puesto que el nombre genérico es neutro y no masculino.

Carlini et al. (2000) asignan un húmero derecho depositado en el Museo Regional de Villa Urquiza (MRVU) al género *Pyramiodontherium*, reconocido originalmente para el "Araucanense" (Mioceno tardío-Plioceno) de la provincia de Catamarca. Carlini et al. (2000) no incluyen en su listado de Megatheriinae hallados en el "Conglomerado osífero", por



considerarlas inválidas, *Promegatherium remulsum* y *Megatherium antiquum*. Tampoco las incluyen, por las mismas razones, en la lista presentada por Cione et al. (2000).

De lo antes expuesto se deduce que la historia de los estudios sobre los megaterios del Terciario de Entre Ríos adolece de errores, malas interpretaciones, discusiones a veces enconadas, omisiones, etc. Teniendo en cuenta estos antecedentes y las características particulares de los restos conocidos, no resulta sencillo discernir las hipótesis más probables, pues es imposible conciliar una gran parte de las opiniones vertidas; por consiguiente, resulta tarea difícil establecer una taxonomía adecuada de la fauna de megaterinos del "Conglomerado osífero".

## Discusión

Del nuevo estudio de diferentes materiales procedentes del "Conglomerado osífero" de la Formación Ituzaingó, puede inferirse que el número de especies válidas de megaterinos presentes es menor al considerado hasta el momento; no obstante, el establecimiento de las correspondientes sinonimias, así como la asignación genérica y específica de los ejemplares no resulta tarea sencilla. De este modo, además del ya mencionado problema relativo al material de comparación disponible (falta de asociación, material fragmentario), nos encontramos frente a la dificultad de determinar claramente caracteres que diferencien los taxones realmente válidos debido fundamentalmente a la variación individual que se observa en diferentes especies de la subfamilia. Esta variación fue observada en los ejemplares de una gran colección de *Eremotherium laurillardi* (Lund, 1842), procedente del Pleistoceno tardío de Florida (Daytona Beach, USA) y en otra de Jacobina (Bahia, Brasil). Así, Cartelle (1992), De Iuliis (1996) y Pujos y Salas (2004) han coincidido en la existencia de gran variabilidad individual de *Eremotherium laurillardi* y *Megatherium americanum*. Este grado de variación, observado en las citadas especies cuaternarias, inferimos que también debió estar presente en muchas especies terciarias, pero el número de ejemplares disponibles, sustancialmente menor, dificulta en parte los propósitos comparativos.

Como fuera mencionado, *Promegatherium* fue reconocido a base de la especie *Promegatherium smaltatum*, fundada en molariformes aislados, los cuales Ameghino (1883) creyó que presentaban esmalte y que suscitaron una serie de desacuerdos entre éste y Burmeister. Los materiales tipo de las especies de *Promegatherium* no han podido ser hallados, sólo se conservan calcos (MACN A-1547, MACN A-1582, MACN A-1588-92) que presuntamente corresponderían a los materiales originales (Lámina 37, Figs. A-H). Debido a este extravío, no se puede constatar la presencia o ausencia de esmalte en los molariformes

asignados a *Promegatherium*; pero como no se ha verificado la presencia de este tejido en ningún otro molariforme de un megaterino, e incluso no se ha constatado en ningún otro tardígrado, es altamente probable que éstos carecieran de esmalte, y que la observación por parte de Ameghino (1883, 1885) sea un error tal vez debido al tipo de fosilización de los restos. En el presente trabajo *Promegatherium* es considerado como un taxón válido, fundamentalmente basado en la particular posición en la que se ubica la abertura posterior del canal mandibular en el ejemplar MACN A-11560 (calco) referido a *Promegatherium smaltatum* (Lámina 37, Figs. I y J), pero la presencia de tres especies de este género es imposible de corroborar sin contar con los materiales originales sobre los cuales fueron erigidas. En lo que respecta a *Promegatherium remulsum* y *Promegatherium parvulum*, éstos debieran ser considerados *nomem dubium*, dado que, además de estar basados en restos muy fragmentarios, que no han sido hallados en las colecciones del MACN y que no presentan características particulares que permitan asignarlos a alguno de los géneros presentes en el "Conglomerado osífero", las pocas características anatómicas observadas a partir de las ilustraciones y calcos conservados en el MACN son comunes a cualquier Megatheriinae conocido.

Fuera del territorio entrerriano, Frenguelli (1920b) crea *Promegatherium insigne* basándose en un último molariforme, probablemente superior (1920b:275). El resto en cuestión procede de los alrededores de Esperanza (provincia de Santa Fe); respecto a la procedencia estratigráfica, Frenguelli (1920b:278) indica "La persistencia de este género en el gres de este horizonte, que, correspondiéndose exactamente al número 9 de nuestros perfiles entrerrianos se puede considerar araucano, establece un elemento más de parentesco entre las faunas mesopotamiense y araucana". Conste que "el piso número 9" de los perfiles entrerrianos corresponde, según Frenguelli (1920a), al "Hermosense", siendo mucho más moderno que el "nivel 3" atribuido por este autor a su "Conglomerados osíferos", del que proceden los restos de megaterinos de la provincia de Entre Ríos.

Con respecto a la morfología del molariforme, Frenguelli (1920b:275) indica "Los caracteres de su estructura corresponden exactamente a aquellos sobre los cuales Florentino Ameghino fundó este género de Megatheriidae; sus dimensiones, en cambio, son mucho mayores que las de las muelas de *Promegatherium remulsum* Amegh., que es la especie más grande de los *Promegatherium* conocidos. En efecto, presenta un diámetro ántero-posterior de 46 milímetros y un diámetro transversal máximo de 53. Por lo tanto sus dimensiones son comparables a las del *Megatherium americanum* Cuv.". En las páginas siguientes el autor describe las distintas capas que presenta el molar, incluida la supuesta de esmalte.

El material sobre el cual está basada esta especie no ha podido ser localizado; es mas, se desconoce dónde pudo haber estado localizado; por lo tanto, como ocurre con otros

restos, la única información que puede obtenerse es a partir del trabajo original en el que fuera descrito (y eventualmente, de otra fuente bibliográfica o histórica).

Con respecto a la presencia o no de esmalte, es imposible fundamentar adecuadamente una opinión, en tanto no se disponga del material en que fuera basada la especie. De la observación de la figuras (Frenguelli, 1920b, figs. 8 y 9) podemos indicar que en efecto se trata de un molariforme de megaterino y a juzgar por el contorno que puede apreciarse en la vista oclusal (Frenguelli, 1920b, fig. 9), estamos en presencia de un m1, probablemente superior (Lámina 37, Fig. K). Este contorno subtrapezoidal es común en los molariformes anteriores de varios miembros de la subfamilia (e. g. *Pyramiodontherium bergi*); además, cabe recordar que el M5 es mucho menor que los molariformes anteriores y, en general, no se observa en él con claridad el valle en "V" en vista lateral.

En cuanto a la asignación genérica o específica, con los datos disponibles es imposible determinar el estatus taxonómico del taxón. A juzgar por el tamaño es probable que estemos en presencia de algún ejemplar del género *Megatherium* (ver Kraglievich, 1934).

De Iuliis et al. (2004) consideran probable una afinidad entre el género *Promegatherium* y *Plesiomegatherium hansmeyer*, procedente de la provincia de Jujuy. A juzgar por las características observadas en uno y otro ejemplar, esta relación parece cuanto menos improbable, fundamentalmente debido a la particular ubicación de la abertura posterior de canal mandibular en *Promegatherium smaltatum*, que lo señalan como un megaterino poco avanzado.

*Pliomegatherium lelongi* (MACN Pv-13213) está representado por una porción derecha de mandíbula, sin los molariformes; a juzgar por el contorno de los alvéolos, las piezas dentarias han de haber sido de sección cuadrada, como ocurre en la mayoría de los megaterinos. La ubicación de la abertura posterior del canal mandibular no puede establecerse con certeza, pues el material no está bien conservado en esta región; aparentemente se hallaría en una posición medial respecto de la rama ascendente. Sin embargo, Kraglievich (1930, fig. 6 b) la ilustra en una posición cercana a la cara lateral del dentario.

Con respecto a la ubicación del m4 respecto del margen anterior de la rama ascendente puede comprobarse que, a pesar de que no se conserva dicho diente, es probable que la mayor parte de éste pudiera observarse en vista lateral, es decir, que estaría ubicado en una posición anterior respecto del margen anterior de la rama ascendente. Además, el margen posterior de la sínfisis mandibular se ubica a nivel de la parte media del m1.

*Pliomegatherium paranensis* (MACN Pv-5269) está representado por una porción de rama mandibular derecha, que conserva únicamente los m1 y m2; faltan los m3 y m4 y la

porción inferior de la mandíbula. El m1 es de sección subtrapezoidal y el m2 es un poco más cuadrado en sección. El contorno inferior de la mandíbula aparentemente sería similar al observado en *Pliomegatherium lelongi* y *Eremotherium laurillardi*. La abertura posterior del canal mandibular se ubica en una posición medial respecto de la rama ascendente, similar a la de *Pyramiodontherium* y *Megatherium*. Respecto de la posición del margen posterior de la sínfisis mandibular, en *Pliomegatherium paranensis* dicho margen se halla a nivel de la parte anterior del m1, en una situación algo más anterior que la de *Pliomegatherium lelongi*.

De la observación de los materiales tipo de *Pliomegatherium lelongi* y *Pliomegatherium paranensis*, podemos corroborar que el rango de variación que presentan entre sí es similar al observado entre los ejemplares de *Megatherium americanum* o de *Eremotherium laurillardi*. Asumiendo la hipótesis de que la variabilidad intraespecífica fue similar en los Megatheriinae cuaternarios y terciarios, se propone que ambos taxones son coespecíficos, siendo *Pliomegatherium paranensis* un sinónimo junior de *Pliomegatherium lelongi*.

*Eomegatherium nanum* es una especie compleja para tratar desde el punto de vista taxonómico; su tratamiento taxonómico por Kraglievich (1926a, 1930, 1940) resulta difícil de comprender, debido a que nos encontramos frente a importantes contradicciones de este autor respecto de cuál es el ejemplar tipo.

La primera vez que se utiliza el nombre combinado de *Eomegatherium nanum* corresponde Kraglievich (1926a, fig. 4) en la leyenda de la ilustración de un astrágalo (MACN Pv-4992) y, asimismo, es la primera vez que se utiliza el nombre *Eomegatherium* para hacer referencia a un género de Megatheriinae. Por otra parte, Kraglievich (1930:139) indica: "El género *Eomegatherium* lo he creado sobre la base de la rama mandibular de la formación Entrerriana tipo de *Megatherium nanum* Burmeister, atribuida por Ameghino a *Promegatherium smaltatum* Amegh. Además, he referido a *Eomegatherium nanum* (Burm.) un astrágalo de la misma formación Entrerriana, del que di una vista en Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, XXXIV, 1926, página 28, figura 4".

En un trabajo póstumo, Kraglievich (1940:685) realiza una presentación más formal de su género *Eomegatherium*, sobre la base de una rama mandibular MACN Pv-4993, y dice: "Ya he indicado las razones que motivan la creación de un nuevo género, tomando como tipo la rama mandibular de la colección Lelong, referida por Burmeister a *Megatherium nanus* y por Ameghino a *Promegatherium smaltatum*, figurada por éste bajo tal nombre en la lámina LXXVI, figura 2 del Atlas". En ese trabajo el autor realiza una minuciosa descripción del resto y lo compara con otros pertenecientes a varios megaterinos (e. g. *Promegatherium*, *Megathericulus*, *Megatherium*).

El ejemplar tipo de *Eomegatherium nanum* (MACN Pv-4993) no ha podido ser localizado en las colecciones del MACN, de modo que la única información podemos

obtenerla a partir de los trabajos de Ameghino (1889,1892), Burmeister (1891) y Kraglievich (1930, 1940).

Kraglievich (1930:152) indica "*Eomegatherium* Kragl. concuerda con *Promegatherium* Amegh. en muchos pormenores, pero posee el orificio del conducto dentario externo situado sobre el margen de la rama ascendente y, por este motivo, representa un eslabón algo más avanzado en la filogenia de los megatéridos, dado que los precursores santacruceanos de estos animales tuvieron colocado dicho orificio como en *Promegatherium*. La sínfisis mandibular de *Eomegatherium* se inicia muy adelante del primer diente y antes de alcanzar ese punto las dos ramas permanecen bastante alejadas entre sí de modo que, al unirse en la sínfisis, el borde inferior de la mandíbula forma una curva que se aprecia claramente desde la norma superior y desde la inferior".

Kraglievich (1930: figs. 5 y 6) ilustra varias porciones mandibulares, entre ellas aquélla asignada como tipo de *Eomegatherium nanum*, pero las ilustraciones son apenas esquemáticas, en ellas puede observarse: que la sección de los alvéolos de *Eo. nanum* es cuadrada; el límite posterior de la sínfisis es anterior al m1; la ubicación de la abertura posterior del canal mandibular, algo desplazada hacia el lateral externo; la ubicación anterior del m4 respecto del margen anterior de la rama ascendente; y la relación entre el largo de la serie dentaria y la altura de la rama horizontal, lo cual indicaría un índice de hipsodancia bajo.

A partir de la información édita disponible, podemos concluir que *Eomegatherium nanum* es una especie válida, fundamentalmente debido a la posición anterior del margen posterior de la sínfisis mandibular, por la ubicación de la abertura posterior del canal mandibular sobre el margen anterior de la rama ascendente y por las características observadas en el astrágalo MACN Pv-4992 (ver Brandoni, 2004; Brandoni et al. 2004).

El género *Pyramiodontherium* fue recientemente reconocido en la fauna de Entre Ríos a base de un húmero MRVU 107 (Carlini et al., 2000; Brandoni et al., 2001; Brandoni, 2005), el cual presenta un tamaño mayor que el de las especies antes tratadas y es claramente distinguible de éstas por su morfología. Algunos astrágalos (e. g. MACN Pv-4941), procedentes del "Conglomerado osífero" podrían ser asignados a *Pyramiodontherium*, dado que presentan características similares a las presentes en los astrágalos de *Pyramiodontherium bergi* (Moreno y Mercerat 1891) Cabrera, 1928, del "Araucanense", muy probablemente de la Formación Andalhuala de la provincia de Catamarca, y a *Pyramiodontherium scillatoyanei* De Iuliis, Ré y Vizcaíno, 2004, procedente del Miembro inferior de la Formación Toro Negro (Plioceno) de la provincia de La Rioja. A juzgar por las características anatómicas del húmero, podemos indicar que, en efecto, el género *Pyramiodontherium* está presente en el "Conglomerado osífero" pero representado por una nueva especie, distinta de aquéllas del Noroeste argentino.

En lo que respecta a la presencia del género *Megatherium* en el "Conglomerado osífero" de Entre Ríos, representado por *Megatherium antiquum*, en principio parece discutible debido a que hasta ahora las especies de *Megatherium* se circunscriben al Pliopleistoceno-Holoceno. Por otra parte, los molariformes sobre los cuales está basada *Megatherium antiquum* bien podrían pertenecer a *Pyramiodontherium*, dado el tamaño que presentan. Ya que los molariformes sobre los cuales Ameghino fundó esta especie no fueron hallados en las colecciones del MACN (sólo se conservan calcos del material original) y, fundamentalmente, dado que no presentan características diagnósticas, *Megatherium antiquum* debe ser considerado *nomen dubium*.

En síntesis, podemos concluir que en el "Conglomerado osífero" de la Formación Ituzaingó existen dos "grupos" de megaterinos: 1) formas de pequeño a mediano tamaño representadas por *Promegatherium smaltatum*, *Pliomegatherium lelongi* y *Eomegatherium nanum*; y 2) formas de mayor talla, representadas por *Pyramiodontherium* n. sp. Esta reducción en la diversidad propuesta de megaterinos en el "Conglomerado osífero" es congruente con la tendencia imperante en el tratamiento sistemático de otros grupos de mamíferos de dicha unidad (e. g. Rodentia, ver Vucetich et al., 2005).

## 5. FILOGENIA

### Introducción

Los primeros trabajos en los que se intenta una precisa comprensión de las relaciones filogenéticas entre los miembros de la subfamilia Megatheriinae corresponden a Cabrera (1928) y Kraglievich (1925c, 1930). No obstante, Ameghino (1889) intenta una síntesis de las relaciones entre los megaterinos que incluye algunos géneros hoy considerados sinónimos de *Megatherium*; tal vez la hipótesis más interesante que presenta sea aquella referida al antecesor de *Megatherium*: “El *Megatherium* es un sucesor directo e inmediato del *Promegatherium*...” (Ameghino, 1889:682).

Trabajos posteriores referidos a las relaciones filogenéticas, dentro de la subfamilia Megatheriinae, se deben fundamentalmente a De Iuliis (1994, 1996), Gaudin (1995, 2004), Saint-André y De Iuliis (2001), Carlini y Scillato-Yané (2004), Pujos y Salas (2004a, 2004b); Pujos (en prensa).

### La Familia Megatheriidae

La familia Megatheriidae, circumscripita a sus mas típicos representantes, aquéllos de la subfamilia Megatheriinae, ha sido en general considerada como un grupo monofilético (De Iuliis, 1994, 1996; Gaudin, 1995, 2004). En cambio, sí ha sido y es objeto de discusión el tema de cuáles son los otros grupos (si los hubiere) integrantes de dicha familia. Engelmann (1985), en un trabajo sobre la filogenia de los Xenarthra, concluye que la familia Megatheriidae incluye los megaterinos y la mayoría de los tardígrados considerados como pertenecientes a la subfamilia Nothrotheriinae. Así, según Engelmann (1985) el clado Megatheriidae incluye la subfamilia Megatheriinae, *Hapalops* y *Nothrotherium*; este último y los megaterinos son considerados por este autor grupos hermanos. Estas relaciones están basadas en características del astrágalo y en la posición que ocupa la abertura posterior del canal mandibular. La inclusión de los Nothrotheriinae dentro de la familia Megatheriidae había sido propuesta con anterioridad por varios autores, tales como Paula Couto (1979), McDonald (1985) y Scillato-Yané (1977, 1979). Por su parte, Scillato-Yané et al. (1976) y Paula Couto (1979) incluyen "Planopsinae" (Planopinae de acuerdo con Hoffstetter, 1982), Nothrotheriinae y Megatheriinae dentro de la familia Megatheriidae. Asimismo, Scillato-Yané (1982:34) incluye al perezoso viviente *Bradypus* dentro de la familia Megatheriidae, subfamilia Bradypodinae; aunque posteriormente lo transfirió a la familia Megalonychidae a base de un análisis filogenético (Carlini y Scillato-Yané, 2004). Por su parte, Patterson y

Pascual (1968, 1972) y Patterson et al. (1992) postulan una mayor afinidad de *Bradypus* con los Nothrotheriinae y de *Choloepus* con los Megalonychidae.

De Iuliis (1994) y Gaudin (1995, 2004), proponen un agrupamiento más tradicional (e. g. Hoffstetter, 1961), contrario a Engelmann (1985), en el que Megatheriinae y Planopinae son las únicas subfamilias dentro de la familia Megatheriidae; esta agrupación está basada, entre otros aspectos, en similitudes de la estructura del astrágalo y de la región auditiva.

Gaudin (2004), en uno de los últimos trabajos referidos a las relaciones filogenéticas de los perezosos, realiza un análisis filogenético que involucra 33 géneros de perezosos y 286 caracteres osteológicos del cráneo, mandíbula arco hiodeo y dentición. Según este autor, los Megatheria (nodo 23) incluyen a Megatheriidae y Nothrotheriidae; de esta manera, queda evidenciada una diferenciación a nivel familiar de los megaterinos y los notroterinos.

En cuanto al clado Megatheriidae, Gaudin (2004:273) indica: "The Megatheriidae includes not only the Plio-Pleistocene taxa *Megatherium* and *Eremotherium* (Fig. 8) but also the Santacrucian taxon *Planops*, a result concordant with the hypotheses of Scott (1903-04), De Iuliis (1994), Gaudin (1995) and others. The Megatheriidae is diagnosed by eight unequivocal synapomorphies (Appendix 4). These include an elongate mandibular symphysis and spout [62(3) and 68(2), Fig. 8], the lack of a clear demarcation between the posterior end of the symphysis and the ventral edge of the horizontal ramus of the mandible in lateral view [69(1), Fig. 8], the anterior displacement of the frontal postorbital process so that it lies at the same level as the maxillary foramen [178(1)] and a condylar foramen that is reduced in size [187(0), Fig. 8]. In addition, the three auditory region synapomorphies of the Megatheriidae identified by Gaudin (1995) also serve to diagnose this node".

Así, al igual que De Iuliis (1994) y Gaudin (1995), Gaudin (2004) acepta una mayor afinidad del clado *Megatherium*-*Eremotherium* con *Planops*; según este autor, la relación entre estos tres taxones está justificada por las ocho sinapomorfías mencionadas.

Carlini y Scillato-Yané (2004), realizan un análisis cladístico a base de caracteres mandibulares; los autores proponen una mayor afinidad de la subfamilia Megatheriinae (representada por *Megatherium* en el análisis) con los notroterinos. Carlini y Scillato-Yané (2004:432) indican "In the resultant tree Megatheriidae (Node 2) is supported by six characters (5, 6, 7, 9, 16 and 17); Nothrotheriinae + Megatheriinae (Node 3) is supported by seven characters (5, 6, 7, 8, 9, 16 and 17) [in this scheme the Prepootheriinae represent the sister group of the remaining Megatheriidae, partially in opposition to the proposal of Scott (1903-1904) and Gaudin (1995) who consider the prepootheres as more closely related to the megatheriines]; *Pronothrotherium* + *Nothrotheriops* (Node 4), the notrotherines sensu stricto, is supported by six characters (5, 6, 7, 8, 9 and 16), and Megalonychidae (Node 5) is supported by seven characters (2, 4, 5, 6, 7, 16 and 17)".



Según Carlini y Scillato-Yané (2004), la agrupación Nothrotheriinae + Megatheriinae (Nodo 3) está justificada por los caracteres: 5, presencia-ausencia de diastema; 6, sección del m1; 7, sección del m2; 8, presencia-ausencia de surcos laterales en el m1; 9, sección del m3; 16, altura de la rama mandibular expresado como el cociente entre el alto de la rama horizontal y el largo m1-m3; 17, robustez de la rama horizontal. Cabe destacar que los únicos estados de carácter que presenta en común está agrupación son aquéllos correspondiente a los caracteres 6, 7, 8, 9 y 16. Los respectivos estados de cada uno estos son: 6, sección del m1 subrectangular a subtrapezoidal, con las paredes anterior y posterior rectas y subparalelas; 7, sección del m2 subrectangular a subtrapezoidal, con las paredes anterior y posterior rectas y subparalelas; 8, surcos laterales en el m1 presentes; 9, sección del m3 subrectangular; 16, cociente entre la altura de la rama mandibular y el largo entre m1-m3, mayor a 1. No obstante, sólo el carácter 8 es exclusivo del clado Nothrotheriinae + Megatheriinae. Además de las cuestiones netamente relacionadas con el resultado obtenido en el análisis presentado, hay que destacar que según Carlini y Scillato-Yané (2004), los Nothrotheriinae claramente representan una subfamilia dentro de Megatheriidae, por consiguiente los autores tienen una visión distinta de aquélla planteada por Gaudin (2004) en la que los notroterios constituían una familia distinta de Megatheriidae. Sin embargo, Scillato Yané (com. pers., 2005) considera que probablemente es mayor la afinidad de los Megatheriinae con los Planopinae=Prepotheriinae y no con los Nothrotheriinae; y que el resultado del análisis filogenético del 2004 estuvo condicionado en lo que atañe a esta relación por la imposibilidad de utilizar muchos caracteres que justificarían la alternativa opuesta a la obtenida.

De lo antes dicho, se deduce que en general ha habido consenso sobre la monofilia de los Megatheriinae. No obstante, como fuera mencionado, en general sólo se consideraron taxones cuaternarios en los análisis previos. Sí quedan aún dudas sobre cuál es el grupo hermano de la subfamilia Megatheriinae, ya que dos análisis cladísticos recientes presentan resultados diferentes. Para Gaudin (2004) el grupo hermano de los Megatheriinae estaría representado por *Planops* (y consiguientemente por la subfamilia Planopinae), estando los notroterios en una familia distinta (Nothrotheriidae) de Megatheriidae; cabe indicar que esta separación a nivel familiar ya había sido planteada, al menos para aquéllos notroterios del Mioceno tardío-Pleistoceno (e. g. *Pronothrotherium*, *Nothrotherium*, *Nothropus*), por Gaudin (1994), McDonald (1994) y Gaudin y De Iuliis (1999). Para Carlini y Scillato-Yané (2004), el grupo hermano de los Megatheriinae estaría representado por los Nothrotheriinae, perteneciendo ambas subfamilias a la familia Megatheriidae.

Respecto de los Nothrotheriinae, cabe mencionar que tradicionalmente este grupo de perezosos ha sido incluido tanto en la familia Megatheriidae (Patterson y Pascual, 1972;

Scillato-Yané, 1979; Scillato-Yané et al., 1976, 1987; Paula Couto, 1979; Engelmann, 1985; McDonald, 1995; McKenna y Bell, 1997; Pujos, 2001; Carlini y Scillato-Yané, 2004; entre otros) como así también dentro de la familia Megalonychidae (Kraglievich, 1923, 1925a, 1931a; Hoffstetter, 1982; McDonald y De Muizon, 2002; De Muizon et al., 2003; entre otros). A las mencionadas opiniones, debe sumársele la de Gaudin (2004), quién, como fuera mencionado, los considera una familia distinta: Nothrotheriidae, que incluye al menos a *Pronothrotherium*, *Nothropus*, *Nothrotherium* y *Nothrotheriops*.

Por otra parte, vale destacar que no sólo las relaciones de los notroterios dentro los Megatheria (según Gaudin, 2004) o los Megalonychidae (según De Muizon et al., 2003) son poco claras, dado que no hay consenso acerca de qué jerarquía taxonómica tienen; también existen dudas acerca de cuáles son los taxones potencialmente pertenecientes a este grupo y, por consiguiente, cuáles son las posibles relaciones que éstos puedan tener entre sí.

### **La Subfamilia Megatheriinae**

Cabrera (1928) reconoce dos grupos principales de megaterinos pliopleistocenos basándose en la posición de la raíz anterior del arco cigomático y en la relación existente entre el largo del maxilar por delante de los M1 y el largo condilomaxilar. El largo condilomaxilar fue definido por Cabrera (1928) como la distancia desde el punto más posterior de un cóndilo occipital hasta el punto más anterior del maxilar del mismo lado.

Según Cabrera (1928) los dos grupos quedan bien definidos dado que, en el primero, el largo del maxilar por delante del M1 representa por lo menos un 20% del largo condilomaxilar y la inserción de la raíz anterior del arco cigomático se produce a nivel de la parte media o posterior de M2; en el segundo grupo el largo del maxilar representa un porcentaje inferior al 17% y la inserción de la raíz anterior del arco cigomático se presenta a nivel de la parte media o posterior del M1.

Cabrera (1928) utiliza los términos brevirrostrós y longirrostrós para designar, respectivamente, los grupos en cuestión; sin embargo, la longitud real del rostro se debe al largo de los premaxilares, los cuales solo se preservan ocasionalmente y, en general, en las formas pleistocenas. Sobre esta situación Cabrera (1928:345) expresa: "Podría tal vez decirse que hay megaterios longirrostrós y brevirrostrós si no fuese por que en estos animales la verdadera longitud del rostro no la dan los maxilares, sino los premaxilares, y así vemos que *Pyramiodontherium Bergi*, teniendo unos maxilares que sobresalen del primer molariforme un 21.3% de la longitud cóndilomaxilar, debía ser, sin embargo, un megaterio de rostro corto, a juzgar por lo breve de la porción sinfisaria de su mandíbula". Por lo tanto, Cabrera (1928) no define los grupos según éstos sean estrictamente brevirrostrós o

longirostros, sino basándose en el largo del maxilar y la posición de la raíz anterior del arco cigomático. Así, Cabrera (1928) incluye *Pyramiodontherium bergi* y *Megatheriops rectidens* dentro del grupo que presenta maxilar alargado y la inserción de la raíz del arco cigomático posterior. En el grupo con maxilar corto e inserción más anterior se encontrarían las especies pampeanas de *Megatherium* y *Megatherium medinae*.

Kraglievich (1925c) realiza aportes relacionados con las modificaciones que se produjeron en la parte distal del fémur de los megaterinos. El autor indica: "Siguiendo la serie filogenética de los *Megatheriidae* a partir de sus precursores santacrucenses de la Patagonia, difícilmente separables de los megalonicideos, se dispone ya de varios jalones interpolados entre el estado primordial en que la troclea además de hallarse conectada con ambos cóndilos ocupaba una posición central equidistante de ellos, hasta el extremo altamente especializado en que la troclea, desconectada del cóndilo interno, aparece ocupando su posición habitual en *Megatherium americanum*, es decir, a continuación e inmediatamente encima de la articulación condilar externa" (Kraglievich, 1925c:244). Más adelante Kraglievich (1925c:248) señala: "Semejante evolución morfológica de la troclea rotular (*facies patellaris*) como la que se observa en *M. americanum* cabe explicarse imaginando que a medida que la adaptación del animal durante la marcha y en procura de alimentos modificó la construcción del pie posterior, reduciendo sus dedos internos, mientras el enorme peso tendía de más en más en gravitar sobre la porción externa y el talón, la *facies patellaris*, originariamente dispuesta casi en el centro del extremo distal del fémur y desconectada ya del cóndilo externo, se restringió progresivamente concluyendo al fin por disponerse con un tamaño reducido a continuación y encima del cóndilo externo".

Por otra parte, Kraglievich (1930:153), en relación a la evolución de la morfología mandibular, indica: "Tanto la posición relativa del punto inicial (inferior) de la sínfisis, como la forma del contorno inferior de la mandíbula en este sitio, son caracteres de un gran valor diagnostico en el estudio de la sucesión filogenética de los megatéridos, pues mis investigaciones al respecto me han convencido de que, durante la evolución progresiva de estos animales, dicho punto inicial de la sínfisis experimentó un gradual retroceso con relación al orificio oclusal de los alvéolos dentarios, hasta colocarse, finalmente, en los megaterios pampeanos sobre una perpendicular al margen oclusal tirada desde la parte media, y aun la posterior, del segundo alvéolo".

Kraglievich (1930) observa que el punto posterior de la sínfisis mandibular se hace más posterior a medida que el grupo evoluciona, así como el modo en que varía el contorno inferior de la mandíbula, al incrementarse la altura del dentario. De esta manera, el autor llega a conclusiones no sólo relacionadas con el grado de evolución de los taxones, sino también en cuanto a la bioestratigrafía de algunos afloramientos terciarios; así, Kraglievich (1930:156) indica: "En consecuencia, podemos afirmar que los datos paleontológicos hasta

ahora conocidos atestiguan, inequívocamente, que la fauna rionegrense es mucho más reciente que cualquier fáunula friaseana, más que la de Entre Ríos con *Promegatherium* y *Pliomegatherium*, y más reciente todavía que la de Chasicó”.

“De esto se deduce como corolario que el piso rionegrense debe ser excluido de la formación friaseana y que Ameghino y Rovereto se equivocaron, como ya lo dije, al sincronizar con dicho piso los sedimentos de Laguna Blanca y río Fénix”.

En lo que respecta a las relaciones dentro de la subfamilia Megatheriinae utilizando herramientas de la sistemática filogenética, De Iuliis (1996) es quien presenta el primer cladograma referido especies dentro de la subfamilia Megatheriinae, utilizando los Planopinae como grupo externo. El resultado obtenido no aclara mayormente la filogenia del grupo, pero es de destacar que el análisis presenta baja homoplasia y que el problema de resolución se debe fundamentalmente al alto número de "missing data" o entradas faltantes en la matriz.

Saint-André y De Iuliis (2001) erigen la especie *Megatherium altiplanicum* y sugieren que ésta, *Megatherium americanum* y *Megatherium medinae* forman un clado, dentro del cual *Megatherium americanum* y *Megatherium altiplanicum* serían especies hermanas.

Pujos (en prensa) presenta un análisis filogenético en el cual se pone de manifiesto las relaciones existentes dentro del género *Megatherium*.

Por lo tanto, las relaciones filogenéticas de los integrantes de la subfamilia Megatheriinae están resueltas sólo parcialmente debido fundamentalmente a la carencia de datos para el análisis. Los estudios más modernos incluyen taxones cuaternarios, cuyas relaciones están mejor comprendidas que las existentes entre los taxones terciarios. Además, es de destacar que *Megatherium americanum* y *Eremotherium laurillardi* son las únicas especies bien conocidas, dado que, por presentar esqueletos completos, han podido ser estudiadas en cuanto a variación intraespecífica. Sobre este último punto, cabe mencionar la importancia que tienen las colecciones de *Eremotherium laurillardi* procedentes de Jacobina, Brasil y Daytona Beach, USA para la comprensión de dicha variación.

En lo que refiere a las especies terciarias es mucho menor la información editada con la que se cuenta; recientemente se han descrito dos nuevas especies: *Pyramiodontherium brevirostrum* (Carlini et al., 2002) y *Pyramiodontherium scillatoyanei* (De Iuliis et al., 2004).

### Hipótesis filogenéticas previas

De Iuliis (1996) realiza el primer estudio de las relaciones filogenéticas dentro de la subfamilia Megatheriinae utilizando metodología de la sistemática filogenética. Para su análisis, De Iuliis escoge la subfamilia Planopinae como grupo externo, dado que este autor la considera el grupo hermano de la subfamilia Megatheriinae (De Iuliis, 1994). Los taxones utilizados por De Iuliis (1996) son: *Megathericulus patagonicus*, "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*, *Megatheriops rectidens*, *Pyramiodontherium bergi*, *Eremotherium laurillardi*, *Megatherium medinae*, *Megatherium sundti* Philippi, 1893, *Megatherium tarijense* y *Megatherium americanum*.

El árbol de consenso obtenido por De Iuliis (1996) muestra un clado basal integrado por *Megathericulus patagonicus*-*Plesiomegatherium halmyronomum* y una politomía de los restantes taxones (*Megatheriops rectidens*, *Pyramiodontherium bergi*, *Eremotherium laurillardi*, *Megatherium medinae*, *Megatherium sundti*, *Megatherium tarijense* y *Megatherium americanum*).

Por su parte, Saint-André y De Iuliis (2001:641-642) utilizan seis caracteres en su análisis de las relaciones filogenéticas entre las especies de Megatheriinae. Respetando el idioma original, dichos caracteres son:

#### 1. Depth of the horizontal ramus of the dentary

The depth of the horizontal ramus of the dentary is important for determination of the evolutionary relationships among megatheriines (Kraglievich 1930). The relative increase in depth of the jaw reflects increased hypsodonty; the index of mandibular height to toothrow length multiplied by 100 provides a measure of hypsodonty (Zetti 1964; De Iuliis 1996). In *Eremotherium laurillardi*, the values for this index range between 66-83% and in *M. americanum* between 92-112%. The values for *M. medinae* are intermediate between these. The value in *M. altiplanicum* n. sp. is 101%, well within the range for *M. americanum*. De Iuliis (1996) ordered these states as follows:

Index between 66-83%: plesiomorphic (0)

Index between 83-92%: apomorphic (1)

Index between 92-112%: apomorphic (2).

## 2. Shape of the premaxilla

De Iuliis (1994) demonstrated that the small, triangular, and plate-like premaxillae of *E. laurillardii* are plesiomorphic (state 0), whereas the elongated, quadrangular, and robust premaxillae of *M. americanum* are derived (state 1). The premaxillae of *M. altiplanicum* n. sp. resemble those of *M. americanum*, but are somewhat less robust. Those of *M. medinae* have not been recovered.

## 3. Sutural attachment of the premaxillae

In *E. laurillardii* the premaxillae are only loosely attached to each other and to the maxillae, so that they are rarely recovered *in situ*. This condition is plesiomorphic (De Iuliis 1994, 1996). The premaxillae of *M. americanum* are, in contrast, strongly fused to each other and to the maxillae, and are almost always recovered *in situ* in adult individuals. They are sometimes broken, but small portions of their posterior ends are preserved. Strongly fused premaxillae are derived (De Iuliis 1994, 1996). The premaxillae of *M. altiplanicum* n. sp. are fused to each other and to the maxillae. As stated above, the premaxillae of *M. medinae* are unknown, but the maxillae bear deep articular pockets anterolaterally for the premaxillae that are similar to those of *E. laurillardii*. These observations indicate that the premaxillae of *M. medinae* were only weakly sutured to the maxillae, and probably each other, as occurs in *E. laurillardii*.

## 4. Torsion of the femur

The femoral diaphyseal shaft of megatheriines is twisted so that the greater trochanter lies posterior to a plane passing through the head of the femur and its distal condyles. The angle of torsion may be measured by placing the femur on a table with the head, greater trochanter, and lateral epicondyle in contact with the surface of the table. This raises the distomedial part of the bone (De Iuliis & Saint-André 1997). The angle is taken at the intersection between the surface of the table, and a line passing through the anteroposterior midpoints of the medial and lateral condyles and extended to the table.

The femur of *E. laurillardii* is moderately twisted, with values rarely surpassing 40°. The femur of *M. medinae* is similar, but in *M. americanum* it is markedly twisted. The greater trochanter projects more strongly posteriorly, and the angle of torsion is almost always greater than 40° (De Iuliis 1996; De Iuliis & Saint-André 1997). The morphology of the lateral margin of the femur is correlated with the degree of torsion. In *E. laurillardii*, the margin is nearly rectilinear. Hoffstetter (1952) stated that this character was also linked to the presence

of a diagonal crest-like protuberance extending from the greater trochanter to the medial entepicondyle on the posterior and nearly flat surface of the femur, as occurs also in *M. medinae*, *Paramegatherium incognitum* (which we regard as of questionable validity), and probably *M. istilarti*. In *M. americanum*, the lateral margin of the femur is strongly sigmoidal (see De Iuliis & Saint-André 1997: fig. 6). De Iuliis (1996) noted that the moderately twisted femur with a nearly rectilinear lateral margin characteristic of *E. laurillardii* is plesiomorphic (state 0); the strongly twisted femur with a sigmoidal lateral margin of *M. americanum* derived (state 1). *M. medinae* resembles *E. laurillardii*; *M. altiplanicum* n. sp. resembles *M. americanum*.

#### 5. Shape of the medial and lateral femoral margins

In *M. americanum* and *M. altiplanicum* n. sp. the middle part of the diaphysis is relatively more constricted than in *E. laurillardii* and *M. medinae*. The medial and lateral femoral margins in the first two species therefore are more concave, the femur is more robust, and the proximal and distal ends appear more prominent. In *E. laurillardii* and *M. medinae*, the diaphysis is relatively less constricted and the medial and lateral margins are more nearly parallel. This condition, also present in most other megatheriines, is plesiomorphic (state 0), that characteristic of *M. americanum* and *M. altiplanicum* n. sp. is apomorphic (state 1; De Iuliis 1996; De Iuliis & Saint-André 1997).

#### 6. Development of the patellar trochlea

In *E. laurillardii* and *M. medinae* the patellar trochlea is well-developed and extends medially past the sagittal plane on the anterior surface of the femur. This morphology occurs in nearly all other sloths, and De Iuliis (1996) and De Iuliis & Saint-André (1997) have shown that this condition is plesiomorphic (state 0). The exceptions are *M. americanum*, *M. istilarti* (see Kraglievich 1925b) and *M. altiplanicum* n. sp., in which the trochlear facet is reduced and restricted to the middle lateral quarter of the anterior surface of the femur. This condition is derived (state 1).

Como fuera mencionado, el resultado obtenido por Saint-André y De Iuliis (2001) indica que *Megatherium altiplanicum*, *Megatherium americanum* y *Megatherium medinae* forman un clado, dentro del cual *Megatherium americanum* y *Megatherium altiplanicum* son especies hermanas.

Por su parte, Gaudin (2004:273) indica "The sister- group relationship between *Eremotherium* and *Megatherium* (subfamily Megatheriinae, Node 25) is one of the most

robust nodes on the cladogram. It is diagnosed by 48 unambiguous synapomorphies, among them nine unique to the megatheriines (Appendix 4). Of these nine, seven are dental characters [15(0), 29(4), 30(5), 32(2), 33(3), 34(3), 36(2); Fig. 8]. The other two include a posterior external opening of the mandibular canal that faces anteromedial, lying on the internal surface of the ascending ramus [75(2)], and a lacrimal foramen that opens into a ventrally directed canal on the surface of the lacrimal bone [144(2), Fig. 8]".

Pujos (en prensa) realiza un análisis filogenético de la subfamilia Megatheriinae que incluye 14 especies de megaterinos (ingroup), 2 especies de no megaterinos (outgroup) y 32 caracteres. De las 14 especies de megaterinos, sólo 5 son terciarias (*Megathericulus patagonicus*, *Plesiomegatherium halmyronomum*, *Megatheriops rectidens*, *Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium brevirostrum*).

## Discusión

De Iuliis (1996) utiliza 12 caracteres en su análisis, de los cuales el 1.º y el 6.º no son informativos para la resolución de las relaciones dentro de los Megatheriinae, dado que se trata de sinapomorfías de la subfamilia, por lo cual su exclusión no modificaría el resultado obtenido. El análisis de De Iuliis (1996) no aclara la filogenia; esto se debe, como fuera mencionado antes, al alto número de entradas faltantes ("missing data") en las especies terciarias. Teniendo en cuenta el número de "missing data" (15,7% para el total de la matriz y 35% si consideramos únicamente los taxones terciarios) es lógico que el resultado no aclare en forma satisfactoria las relaciones dentro del grupo.

Saint-André y De Iuliis (2001) utilizan los caracteres mencionados en su análisis filogenético de la subfamilia Megatheriinae, pero sólo tratan los taxones cuaternarios de los géneros *Megatherium* y *Eremotherium*. No todos los caracteres usados por Saint-André y De Iuliis (2001) pueden ser fácilmente empleados para el análisis de los taxones terciarios; esto se debe fundamentalmente a que, en estos últimos, a menudo resulta dificultosa la observación del estado de carácter. Tal es el caso de la forma de los premaxilares (carácter 2) y del grado de adhesión de éstos (carácter 3), dado que en los taxones terciarios conocidos el premaxilar no se ha preservado; podría pensarse que no se ha preservado debido a que estaba débilmente unido al maxilar; pero hasta no contar con mejores elementos de juicio, considero que este carácter es inapropiado para realizar un análisis que incluya en su mayoría taxones terciarios. El grado de torsión del fémur, resulta de difícil aplicación dado que la variación individual que se presenta en la subfamilia genera rangos de torsión que suelen solaparse: 41º-10º en *Eremotherium laurillardii*, 57º-31º en



*Megatherium americanum* (De Iuliis, 1996) por lo cual la codificación del carácter resulta compleja.

En lo que respecta al trabajo de Gaudin (2004), debemos resaltar que el autor reconoce para la subfamilia Megatheriinae (incluyendo sólo el clado *Megatherium-Eremotherium*) 48 “unambiguous sinapomorphies”, de las cuales nueve son exclusivas de los Megatheriinae. Con respecto a las nueve “unambiguous sinapomorphies” exclusivas de la subfamilia Megatheriinae, hay que destacar que siete corresponden a caracteres dentarios y dado que el análisis involucra a varios grupos de tardígrados, debe hacerse una breve aclaración sobre la terminología utilizada por Gaudin (2004) respecto de los elementos dentarios. En el presente estudio, así como en general en los estudios previos sobre Megatheriinae, los dientes son denominados todos como molariformes, teniendo la serie superior 5 molariformes (M1-M5) y la inferior 4 (m1-m4); en otros grupos que presentan una fórmula dentaria igual (en número de piezas) a la de Megatheriinae (e. g. *Megalonychidae*, *Hapalops*, *Planops*) la serie superior presenta un primer diente denominado caniniforme (C1), separado por un diastema de los 4 molariformes (M1-M4), y la serie inferior presenta un primer diente también denominado caniniforme (c1), separado por un diastema de los 3 molariformes (m1-m3). De lo antes expuesto, se deduce que el caniniforme C1 de otros tardígrados es equivalente del M1 de megaterinos, el M1 de otros tardígrados es equivalente del M2 de Megatheriinae, y así sucesivamente; en la serie inferior ocurre lo mismo, el c1 de otros tardígrados es equivalente del m1 de megaterinos, el m1 de otros tardígrados es equivalente del m2 de megaterinos, y así sucesivamente. Aclarado esto, continuamos con las nueve sinapomorfías exclusivas de Megatheriinae según Gaudin (2004), las cuales son: carácter [15(0)], el m4 es el molariforme inferior de menor tamaño; en el carácter [29(4)], la sección del M1 es cuadrada; en el carácter [30(5)], sección del m1 rectangular; en el carácter [32(2)], sección del m2 cuadrada; en el carácter [33(3)], la sección de los M3 y M4 es cuadrada; en el carácter [34(3)], la sección del m3 es cuadrada; en el carácter [36(2)], la sección del m4 es trapezoidal; en el carácter [75(2)], la abertura posterior del canal mandibular se ubica anteromedialmente, sobre la superficie interna de la rama ascendente; en el carácter [144(2)], foramen lacrimal abriendo en un canal dirigido ventralmente, dispuesto sobre la superficie del hueso lacrimal. Al considerar los taxones terciarios, se observa que en general las secciones de los molariformes son un poco distintas de las presentadas por Gaudin (2004), dado que el contorno de los molariformes puede ser cuadrado, rectangular, subtrapezoidal o en forma de paralelogramo. En lo que respecta a la posición de la abertura posterior del canal mandibular, en algunos taxones terciarios (e. g. *Megathericulus*, *Eomegatherium*, *Promegatherium*) éste se ubica en forma distinta de la mencionada por Gaudin (2004).

Respecto del análisis de Pujos (en prensa), la importancia fundamental de los resultados obtenidos, radica en la resolución que se obtiene en las relaciones entre las especies del género *Megatherium*, ya que quedan evidenciados dos linajes distintos: en un clado aparecen *Megatherium americanum* y *Megatherium altiplanicum* agrupados según Saint-André y De Iuliis (2001) en el subgénero *Megatherium* (*Megatherium*); y en el otro, un linaje andino representado por *Megatherium sundti*, *Megatherium urbinai*, *Megatherium celendinense* (Pujos, en prensa), *Megatherium tarijense* y *Megatherium medinae* (Pujos, en prensa) incluidos en el subgénero *Megatherium* (*Pseudomegatherium*) Kraglievich, 1931b. Por otra parte, de los 32 caracteres utilizados por Pujos, 6 son no informativos para resolver las relaciones dentro de los megaterinos y por lo tanto su exclusión en el análisis no modificaría el resultado obtenido. Al igual que la matriz de datos de De Iuliis (1996), la matriz presentada por Pujos (en prensa) muestra un alto número de entradas faltantes o “missing data” (38% de datos faltantes en la matriz general y 58% considerando únicamente los taxones terciarios). Este valor alto de “missing data” para los taxones terciarios se debe a que Pujos utiliza un alto número de caracteres, de los cuales no es posible determinar el estado de carácter debido a la mala preservación de los restos de los representantes terciarios de la subfamilia.

De lo antes expuestos resulta evidente que, a pesar del avance habido en el estudio de las relaciones filogenéticas dentro de los Megatheriinae, aún restan algunas dudas acerca de las relaciones existentes entre los miembros más antiguos de la subfamilia. Pese a lo manifestado, durante el desarrollo de la presente Tesis, el estudio de nuevos restos atribuidos a especies ya conocidas ha permitido solucionar en parte el problema de los “missing data” para los taxones utilizados en De Iuliis (1996) y Pujos (en prensa), así como la inclusión de nuevos taxones.

## ANÁLISIS FILOGENÉTICO

En el presente análisis filogenético se utilizaron once taxones de Megatheriinae en total: ocho procedentes del Terciario de Argentina: *Megathericulus patagonicus*, “*Plesiomegatherium*” *halmyronomum*, *Plesiomegatherium hansmeyeri*, *Eomegatherium nanum*, *Megatheriops rectidens*, *Pyramiodontherium bergi*, *Pyramiodontherium brevirostrum* y *Pyramiodontherium scillatoyanei*, así como tres taxones procedentes del Cuaternario: *Eremotherium laurillardi*, *Megatherium tarijense* y *Megatherium americanum*, de los cuales sólo *Megatherium americanum* se encuentra en Argentina. Siguiendo a De Iuliis (1994, 1996) y Gaudin (2004), se utilizó *Planops* como grupo externo; los estados de carácter del outgroup fueron obtenidos a partir de la información contenida en Scott (1903-04), Hoffstetter (1961), Scillato-Yané y Carlini (1998) y material depositado en el Museo de La Plata. Se consideraron un total de trece caracteres esqueléticos. Dado que en el presente trabajo se considera la subfamilia Megatheriinae como un grupo monofilético, no se procede a examinar su monofilia. En el caso de los megaterinos terciarios, se cita el ejemplar concreto sobre el cual fue obtenido el estado de carácter.

### Caracteres que sustentan la monofilia de la subfamilia Megatheriinae

Existe una serie de rasgos característicos de todos los Megatheriinae; no obstante, éstos pueden observarse con algún grado de modificación en algunos otros grupos de perezosos.

En la subfamilia Megatheriinae y en algunos pocos Megalonychidae (e. g. *Schismotherium*, *Bradypus*, fide Carlini y Scillato-Yané, 2004) la serie dentaria está formada por 5 molariformes superiores y 4 inferiores; cada serie es continua, pues no presenta un diastema; todos los molariformes están separados unos de otros por una distancia similar. Todo esto contrasta con la presencia de diastema entre el primer diente (caniniforme) y el resto de los dientes (molariformes), tanto en la serie superior como en la inferior, como ocurre en Planopinae (=Prepotheriinae), Nothrotheriinae y Megalonychidae. En algunos casos no se han conservado los molariformes, pero este estado de carácter es perfectamente inferible observando la serie alveolar.

Los molariformes de los megaterinos y de algunos notroterinos (e. g. *Thalassocnus*, *Nothrotherium*, *Nothrotheriops*) se caracterizan por presentar una sección cuadrada, rectangular, relativamente trapezoidal, o bien en forma de paralelogramo; pero independiente de la forma que pueda tener la sección, las aristas entre dos caras contiguas son bien marcadas. En otros tardígrados (e. g. algunos Nothrotheriinae, Planopinae

(=Preprotheriinae), Megalonychidae y Mylodontidae) los molariformes presentan una sección circular a subelíptica, elíptico-rectangular, o son lobulados, pero en cualquiera de estos casos no quedan definidas aristas muy marcadas entre dos caras contiguas. La superficie oclusal de los molariformes de los megaterinos presenta dos crestas transversales, separadas por un valle en forma de "V"; esta morfología es bien clara en todos los dientes, a excepción del M5 que puede ser algo plano y presentar un borde en bisel; en Planopinae, Nothrotheriinae (a excepción de *Thalassocnus*, *Nothrotherium*, *Nothrotheriops*) y Megalonychidae, la superficie oclusal del molariforme presenta diferentes grados de concavidad y no se observan estructuras comparables a las crestas y el valle en "V"; en *Thalassocnus*, *Nothrotherium*, *Nothrotheriops* se presentan estructuras similares a las crestas y el valle en "V", pero no se observa la superficie de desgaste que se presenta en las crestas de los megaterinos

La fusión proximal de tibia y fíbula, la forma y tamaño del ectotimpánico, entre otros, son caracteres presentes en la mayoría de los restos referidos a megaterinos, pero no son conocidos para todos los miembros de la subfamilia.

## Caracteres utilizados en el análisis filogenético

### Carácter 1: compresión de los molariformes

En la subfamilia Megatheriinae tanto los molariformes superiores como inferiores presentan algunas secciones transversales desiguales, tanto entre los diferentes taxones como entre distintas piezas dentarias dentro de los mismos taxones. En aquellos megaterinos más modernos (*Megatherium*, *Eremotherium*) los molariformes son de sección cuadrada, en otros (e. g. *Pyramiodontherium*) puede haber molariformes de sección subtrapezoidal y otros en forma de paralelogramo sin ángulos rectos y en otros (e. g. *Megathericulus*) la sección puede ser marcadamente rectangular. Por lo tanto, es evidente que la sección de los molariformes es variable dentro de una especie, e inclusive dentro de un mismo ejemplar. Sin embargo, sí puede utilizarse como un carácter válido el grado de compresión de los molariformes; así tendríamos un grupo con molariformes isodiamétricos (largo mayor cercanamente igual al ancho mayor) independientemente de la sección que el molariforme pueda tener; y un grupo en el cual el ancho transversal es muy superior al largo anteroposterior.

En *Planops*, la sección de los molariformes es relativamente oval. En *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151, MLP 91-IX-7-18) y “*Plesiomegatherium*” *halmyronomum* (MLP 30-XII-10-21), el ancho transversal de los molariformes y/o de los alvéolos es mayor al largo, por lo que el contorno del molariforme es rectangular. En *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66, MACN Pv-13764, MLP 2-78, MACN Pv-8143, PVL (R-298)), *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25, MLP 31-XI-12-1), *Eomegatherium nanum* (Kraglievich 1930, fig. 5 a), *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818), *Plesiomegatherium hansmeyeri* (MACN Pv-2895), *Megatherium americanum*, *Megatherium tarijense* y *Eremotherium laurillardi*, los molariformes son más isodiamétricos.

La morfología de los molariformes se conoce para otros taxones, pero éstos no son incluidos en el análisis filogenético, dado que están basados en materiales fragmentarios o escasos. Así, *Pliomegatherium* y *Promegatherium* presenta molariformes de sección cuadrada y *Eomegatherium andinum* de sección rectangular.

### Codificación

- a) Molariformes comprimidos anteroposteriormente: 0 (Fig. 5.1, A, B).
- b) Molariformes no comprimidos (isodiamétricos): 1 (Fig. 5.1, C, D)

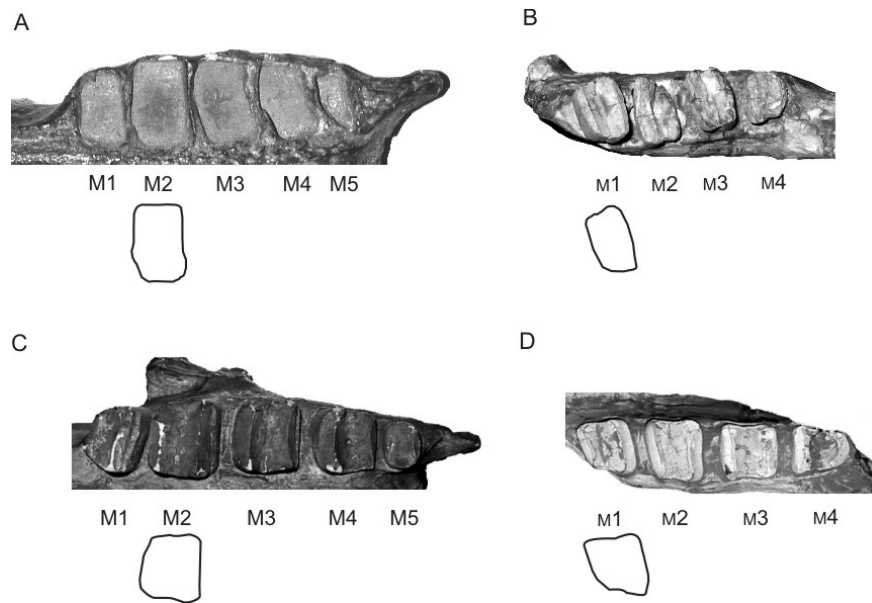


Fig. 5.1. A: *Megathericulus patagonicus*, serie superior izquierda; B: "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*, serie inferior izquierda. Molariformes comprimidos anteroposteriormente. C: *Pyramiodontherium bergi* serie superior izquierda; D: serie inferior izquierda. Molariformes isodiamétricos. M1-M5, m1-m4: series de molariformes. Debajo de cada imagen se dibuja el contorno de un molariforme.

Carácter 2: Largo de la porción predentaria del maxilar.

De Iuliis (1996) define el “Pre-Molariform Maxillary Lenght” (PMML) como la distancia entre el punto más anterior de la serie de molariformes, representada por el punto más anterior del M1 (o su alvéolo) y el límite en forma de “V” del contacto entre premaxilar y maxilar.

En los restos de megaterinos aquí estudiados no se han preservados los premaxilares, por lo cual resulta dificultoso determinar exactamente el límite en forma de “V” entre maxilar y premaxilar, ya que en muchos casos esta región no está muy bien preservada. Dado que se pretende evaluar el grado de desarrollo de la porción predentaria del maxilar (=“Pre-Molariform Maxillary Lenght”), se utilizó como valor de PMML la distancia entre el punto más anterior del M1 (o su alvéolo) y el punto más anterior del maxilar, ubicado por delante del contacto premaxilar-maxilar.

De Iuliis (1996) utiliza el “Pre-Molariform Maxillary Lenght Index” (PMMLI) como un índice para evaluar el largo del maxilar por delante de la serie de molariformes respecto de la longitud total de la serie dentaria. Así, el PMMLI se calcula como el cociente entre el PMML (De Iuliis, 1996) y el largo de la serie dentaria (MTRL de De Iuliis, 1996) multiplicado 100. Como fuera indicado, en este trabajo el PMML quedó definido, al menos para Megatheriinae, como la distancia entre el borde anterior del M1 o su alvéolo y la porción más anterior del maxilar. Por lo tanto, los valores de PMMLI obtenidos por De Iuliis (1996) y los aquí presentados difieren; no obstante, resultan igualmente informativos acerca del grado en que se desarrolla el maxilar por delante del M1.

Dado que el PMMLI depende del largo de la serie dentaria, éste se verá influenciado por la forma de molariformes (e. g. Molariformes comprimidos en *Megathericulus patagonicus*); así, en *Megathericulus patagonicus* que tiene una serie dentaria relativamente corta, los valores de PMMLI se verán sobrestimados.

Otra manera de evaluar el largo del maxilar por delante de la serie dentaria es mediante el cociente entre el PMML y el ancho transversal del paladar, medido entre el punto medio de cada molariforme. De esta manera el largo relativo del maxilar no está influenciado por el largo de la serie dentaria como sucedía con el uso del PMMLI, al menos en *Megathericulus patagonicus*. Vale la pena aclarar que en *Megathericulus patagonicus* la porción predentaria del maxilar es sumamente alargada, esto puede corroborarse simplemente con la observación directa y sin la necesidad de utilizar índice alguno.

La utilización del largo del maxilar por delante de la serie de molariformes (PMML) resulta útil para analizar las relaciones filogenéticas entre los Megatheriinae; sin embargo, la codificación del estado de carácter para el grupo externo resulta algo compleja y se necesita una breve aclaración. En *Planops* existe un diastema entre el primer diente (caniniforme) y

el resto de los dientes (molariformes); para evaluar el largo del maxilar por delante de la serie de molariformes (según De Iuliis, 1996), habría que utilizar como medida de PMML la distancia entre la cara anterior del M1 (segundo diente) y el límite en forma de "V" del contacto entre premaxilar y maxilar, con lo cual no se estarían midiendo distancias homólogas. Igualmente puede utilizarse el cociente entre el PMML (por delante del primer diente -caniniforme-) y el ancho transversal del paladar a nivel del primer diente, para cuantificar el largo del maxilar por delante de la serie dentaria.

En *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151), la porción predentaria del maxilar es muy alargada; en "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* (MLP 26-IV-10-1), *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66, PVL R-298, MACN Pv-13764), *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25, MLP 31-XI-12-1), *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818) y *Eremotherium laurillardi*, es alargada, con valores de PMMLI que varían entre 20 y 50. En *Megatherium americanum* y *Megatherium tarijense*, dicha porción es corta, por lo que los valores son en general menores a 20. De la misma manera, en presencia de una porción predentaria alargada, los valores de PMML/ ancho transversal serán mayores a 1; y aquellos taxones con regiones predentarias cortas tendrán valores de PMML/ ancho transversal menores a 1. En *Megathericulus patagonicus* la porción predentaria del maxilar es muy alargada (PMML/ ancho transversal cercano a 2); en "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*, *Pyramiodontherium bergi*, *Pyramiodontherium brevirostrum*, *Megatheriops rectidens* y *Eremotherium laurillardi*, es alargada con valores mayores a 1. En *Megatherium americanum* y *Megatherium tarijense*, los valores de PMML/ancho transversal son menores a 1.

#### Codificación

- a) Porción predentaria del maxilar alargada: 0 (Fig. 5.2, A, C).
- b) Porción predentaria del maxilar corta: 1 (Fig. 5.2, B, D).



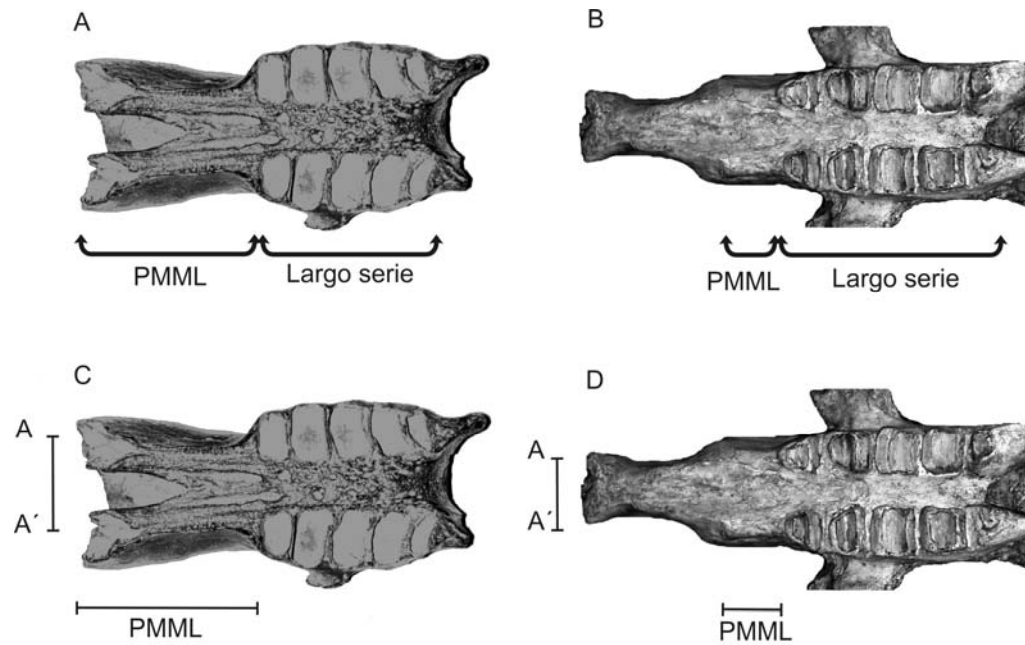


Fig. 5.2. A y C: *Megathericulus patagonicus*, porción predentaria del maxilar alargada. B y D: *Megatherium americanum*, porción predentaria del maxilar corta. En la figura A, el PMMLI es notablemente mayor a 20; en la figura B, el PMMLI es menor a 20. En la figura C, el PMML es mayor al ancho transversal de paladar; en la figura D, el PMML es menor al ancho del paladar. El segmento A-A' indica el ancho del paladar medido a nivel de la parte media de los M1.

Carácter 3: Posición del m4 respecto del margen anterior del proceso coronoideo.

En *Planops*, *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18), *Eomegatherium nanum* (Kraglievich 1930, fig. 6 a) y “*Plesiomegatherium*” *halmyronomum* (MLP 30-XII-10-21) el m4 se ubica por delante del margen anterior del proceso coronoideo, siendo totalmente visible en vista lateral. En *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66), *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25, MLP 31-XI-12-1), *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818), *Megatherium americanum*, *Megatherium tarijense* y *Eremotherium laurillardii* el m4 es más posterior, siendo sólo visible la parte anterior del m4, e incluso en algunos ejemplares de *Megatherium americanum* todo el m4 es cubierto por el proceso coronoideo.

#### Codificación

a) Margen posterior del m4 por delante del margen anterior del proceso coronoideo: 0 (Fig. 5.3, A).

b) Margen posterior del m4 por detrás del margen anterior del proceso coronoideo: 1 (Fig. 5.3, B).

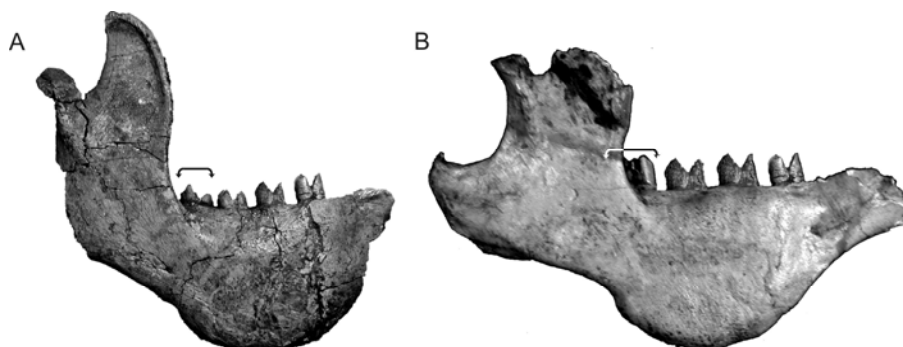


Fig. 5.3. A: *Megatheriinae* inc. sed., margen posterior del m4 anterior respecto del margen anterior del proceso coronoideo. B: *Megatheriops rectidens*, margen posterior del m4 posterior respecto del margen anterior del proceso coronoideo. El segmento indica el largo anteroposterior del m4. Imágenes parcialmente modificadas.

Carácter 4: Posición del borde posterior de la sínfisis mandibular respecto de la serie de molariformes inferiores.

Kraglievich (1930) ya había notado que a medida que el grupo evoluciona, el borde posterior de la sínfisis mandibular se ubica más posteriormente con respecto a la serie de molariformes inferiores. Dos estados de carácter pueden presentarse: uno, en el que el margen posterior de la sínfisis mandibular se ubica muy por delante del plano ubicado a nivel de la cara anterior del m1; dos, la sínfisis se ubica por detrás de este plano.

En *Planops*, *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18), *Eomegatherium nanum* (Kraglievich 1930, fig. 5 a) y “*Plesiomegatherium*” *halmyronomum* (MLP 30-XII-10-21) la sínfisis mandibular se ubica muy por delante de la pared anterior del m1. En *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66), *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25, MLP 31-XI-12-1), *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818), *Plesiomegatherium hansmeyer* (MACN Pv-2895), *Megatherium tarijense* y *Eremotherium laurillardi*, la sínfisis se ubica en algún punto entre la cara anterior del m1 y la cara posterior del m1. En varios ejemplares de *Megatherium americanum* la sínfisis se ubica detrás del límite m1-m2.

#### Codificación

- a) Margen posterior de la sínfisis mandibular por delante del m1: 0 (Fig. 5.4, A).
- b) Margen posterior de la sínfisis mandibular detrás de la cara anterior del m1: 1 (Fig. 5.4, B).

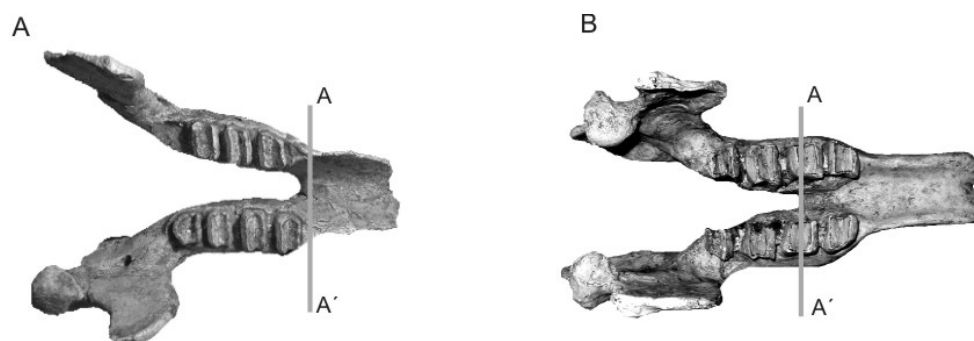


Fig. 5.4. A: Megatheriinae inc. sed., borde posterior de la sínfisis mandibular (segmento A-A') por delante de los m1. B: *Megatherium americanum*, borde posterior de la sínfisis mandibular (segmento A-A') por detrás de la cara anterior del m1.

Carácter 5: Posición de la abertura posterior del canal mandibular.

La ubicación de la abertura posterior del canal mandibular y su importancia en la filogenia de los megaterinos ha sido discutida por De Iuliis (1994, 1996).

En *Planops*, la abertura posterior del canal mandibular se halla sobre la cara lateral del dentario; en *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18) y *Eomegatherium nanum* (Kraglievich 1930, fig. 6 a), se encuentra sobre el margen anterior del proceso ascendente; en *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66), *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-1), *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818), *Plesiomegatherium hansmeyeri* (MACN Pv-2895) *Megatherium americanum*, *Megatherium tarijense* y *Eremotherium laurillardii* es medial respecto del proceso coronoideo.

En "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*, la ubicación exacta no se puede determinar, porque el ejemplar (MLP 30-XII-10-21) no presenta una buena preservación en esta área.

Codificación

- a) Abertura posterior del canal mandibular de posición lateral: 0 (Fig. 5.5, A).
- b) Abertura posterior del canal mandibular ubicada sobre el margen anterior del proceso coronoideo: 1 (Fig. 5.5, B).
- c) Abertura posterior del canal mandibular de ubicación medial respecto del proceso coronoideo: 2 (Fig. 5.5, C).

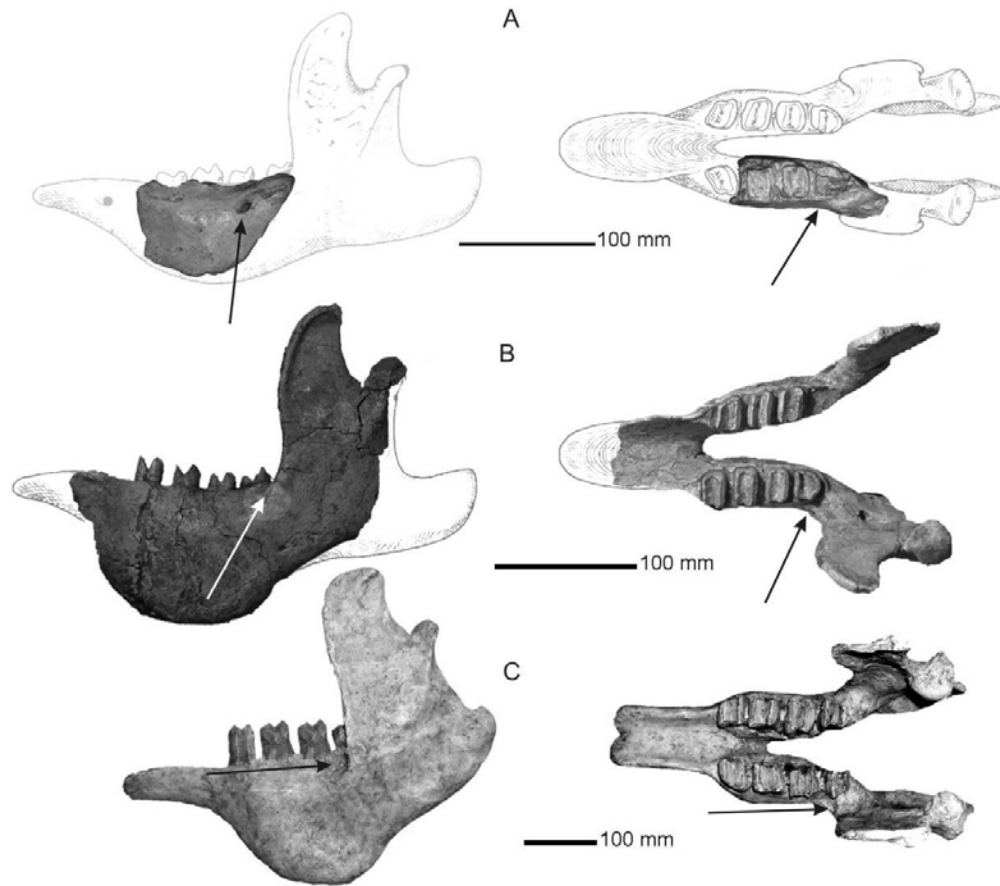


Fig. 5.5. A: *Promegatherium smaltatum*, abertura posterior del canal mandibular ubicada sobre la cara lateral de la rama mandibular. B: Megatheriinae inc. sed., abertura posterior del canal mandibular ubicada sobre el margen anterior del proceso coronoideo. C: *Megatherium americanum*, abertura posterior del canal mandibular de posición medial con respecto a la rama ascendente. La flecha indica la posición de la abertura. Esquemas obtenidos y modificados de De Iuliis (1994, fig. 8).

### Carácter 6: Grado de hipsodoncia.

Los molariformes de los megaterios son euhipsodontes, es decir, con crecimiento continuo y raíces que permanecen abiertas durante toda la vida. Una forma muy común de calcular el grado de hipsodoncia de los molariformes de los megaterinos es mediante el MBI (De Iuliis, 1996) o cociente entre el alto de la rama mandibular del dentario y el largo de la serie dentaria, multiplicado por 100 (Zetti, 1964; De Iuliis, 1996; Saint-André y De Iuliis, 2001; Bargo, 2001b, entre otros) (Fig. 5.6, A). Un claro ejemplo de la utilidad del índice de hipsodoncia, según los autores antes citados, es el que resulta de comparar los índices obtenidos en *Megatherium americanum* y *Eremotherium laurillardi*, ya que ambos taxones presentan una morfología de los molariformes similar y por consiguiente longitudes de series dentarias comparables (ver De Iuliis, 1996; De Iuliis et al., 2000; Bargo, 2001b). Sin embargo, este modo de calcular el índice de hipsodoncia no es siempre aplicable, o por lo menos no lo es cuando se pretende utilizarlo para comparar grados de hipsodoncia de algunos taxones terciarios de Megatheriinae. Un ejemplo de esta dificultad en la utilización lo representa el índice de hipsodoncia obtenido para "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*, dado que en este taxón el valor del índice de hipsodoncia resulta sobrestimado debido al acortamiento de la serie dentaria, acortamiento que se debe a la forma comprimida de los molariformes (ver carácter 1). De Iuliis (1996) utiliza otros métodos para calcular la hipsodoncia, que indican que "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* presentaría una hipsodoncia menor a la que resulta de la utilización del índice usado por Zetti (1964), Saint-André y De Iuliis (2001) y Bargo (2001b). Una situación similar a la de "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* se presenta en *Megathericulus patagonicus*, en el cual los molariformes también están comprimidos anteroposteriormente.

Otra manera de evaluar el grado de hipsodoncia es considerando la altura a la que se encuentra la serie alveolar superior respecto de un plano que pasa inmediatamente por debajo de los cóndilos occipitales (OCH de De Iuliis, 1996) (Fig. 5.6, B). Por otra parte, en aquellos taxones que históricamente son considerados con un MBI alto (i. e. *Megatherium americanum*) los planos palatal y alveolar no son coincidentes, es decir que, en vista medial, parte de la pared interna de los alvéolos es visible; en *Eremotherium laurillardi*, considerado con baja hipsodoncia (Saint-André y De Iuliis, 2001; Bargo, 2001a, 2001b), los planos mencionados son cercanamente coincidentes.

De lo antes expuesto, resulta que no existe una única manera de cuantificar la hipsodoncia en Megatheriinae y que los resultados variarán dependiendo del método utilizado. En el presente análisis se utiliza el grado de hipsodoncia como un carácter válido para analizar las relaciones entre los diferentes miembros de la subfamilia, pero la

codificación de los estados de carácter es parcialmente convencional, aunque se ha buscado la mayor objetividad posible.

En el caso del grupo externo, se consideró una hipsodoncia baja, justificada fundamentalmente en lo baja que es la rama mandibular y en los planos palatal y alveolar coincidentes. En *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151), los planos alveolar y palatal son coincidentes y la rama mandibular (MLP 91-IX-7-18) es aparentemente baja, el MBI no puede calcularse debido a que no se preservó la parte ventral de la mandíbula; en "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*, los planos mencionados son cercanamente coincidentes, el OCH es bajo, pero como fuera mencionado se obtiene un valor alto de MBI. *Eomegatherium nanum* (Kraglievich 1930, fig. 6 a), presenta MBI bajo (menor a 90). *Plesiomegatherium hansmeyeri* presenta planos distintos y MBI mayor a 90, es decir un valor alto. *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66), *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25, MLP 31-XI-12-1) y *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818) presentan MBI bajo (menor a 90), planos levemente distintos y OCH bajo. *Megatherium tarijense* presenta un MBI de 92,5 (De Iuliis 1996), *Megatherium americanum* presenta un rango de MBI que varía entre 92 y 112 (De Iuliis, 1996; Saint-André y De Iuliis, 2001), siendo el mayor valor entre los megaterinos, un OCH alto y los planos palatal y alveolar no son coincidentes. *Eremotherium laurillardi* presenta bajo OCH, planos cercanamente coincidentes y un MBI que varía entre 66 y 83 (De Iuliis, 1996; Saint-André y De Iuliis, 2001).

*Planops*, *Megathericulus patagonicus*, *Eomegatherium nanum*, "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*, *Pyramiodontherium bergi*, *Pyramiodontherium brevirostrum*, *Megatheriops rectidens* y *Eremotherium laurillardi* presentan el mismo grado de hipsodoncia. *Plesiomegatherium hansmeyeri* y *Megatherium tarijense* tiene hipsodoncia mayor a la de los taxones antes mencionados; finalmente *Megatherium americanum* presenta la mayor hipsodoncia.

#### Codificación

- a) Hipsodoncia baja: 0.
- b) Hipsodoncia media: 1.
- c) Hipsodoncia alta: 2.

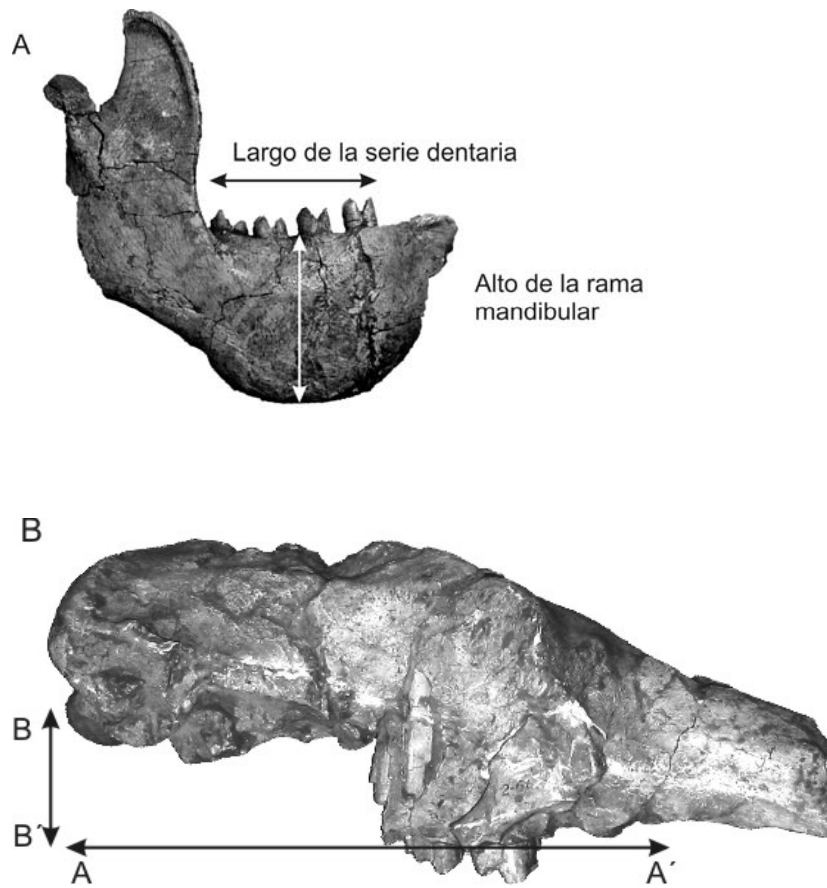


Fig. 5.6. A: *Megatherinae* inc. sed., los segmentos indican las distancias que fueron medidas para obtener los diferentes índices de hipsodoncia (Zetti, 1964; De Iuliis, 1996; Saint-André y De Iuliis, 2001; Bargo, 2001b). B: *Pyramiodontherium bergi*. El segmento A-A, indica el plano al que se encuentra la serie alveolar; el segmento B-B, indica la altura a la que se encuentran los cóndilos occipitales respecto del plano alveolar. El segmento B-B es igual a OCH de De Iuliis (1996).



Carácter 7: En el húmero, desarrollo de la cresta deltopectoral.

En algunos megaterinos, en la parte anterior del tercio distal de húmero, se desarrolla una cresta deltopectoral que se proyecta lateralmente. En *Planops*, *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18), *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818), *Pyramiodontherium bergi* (MACN Pv-2654), *Pyramiodontherium brevirostrum* (MACN Pv-13653) y *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1) se presenta una cresta deltopectoral desarrollada. En *Megatherium americanum*, *Megatherium tarijense* y *Eremotherium laurillardii* no se presenta la mencionada cresta, o queda reducida a una pequeña prominencia triangular.

#### Codificación

- a) Húmero con cresta deltopectoral desarrollada: 0 (Fig. 5.7, A).
- b) Húmero con cresta deltopectoral reducida o ausente: 1 (Fig. 5.7, B).

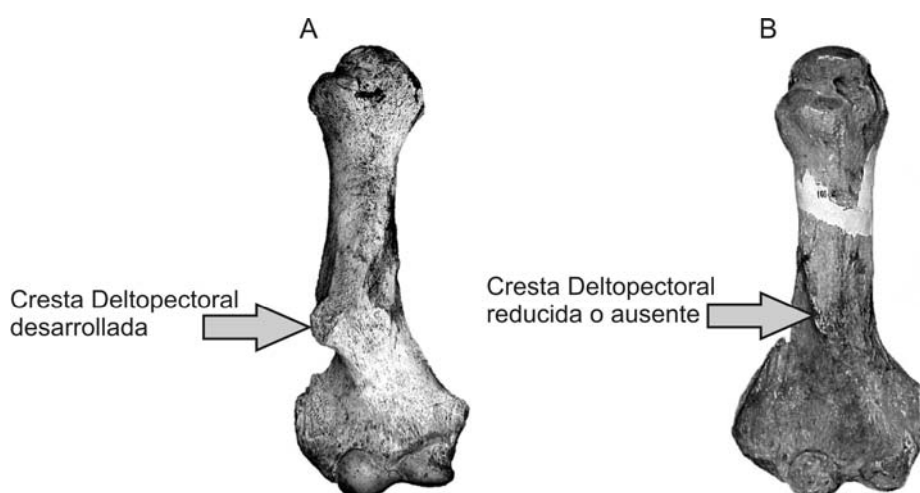


Fig. 5.7. A: *Megatheriops rectidens*, húmero con cresta deltopectoral desarrollada. B: *Megatherium americanum*, húmero sin desarrollo de la cresta deltopectoral.

Carácter 8: Robustez del húmero.

El húmero de los Megatheriinae, así como el de megaloníquidos y planopinos, es relativamente alargado y grácil; sin embargo, a diferencia de éstos, el foramen entepicondilar está ausente. Distalmente, se comprime anteroposteriormente a la vez que se ensancha, la superficie posterior es plana y se observa que la fosa olecraneana es relativamente profunda.

El ancho distal con respecto al largo es diferente en las distintas especies de megaterinos. La relación  $A/L \times 100$  (Ancho distal/Largo total, multiplicado por 100) refleja esta diferencia; en presencia de un húmero grácil, estilizado, el largo total es significativamente mayor que el ancho distal, por lo tanto el valor  $A/L \times 100$  será menor; en cambio en húmeros más robustos, en los que el hueso se ensancha notablemente, se produce un incremento relativamente mayor del ancho distal, obteniéndose valores de  $A/L \times 100$  mayores.

En los húmeros asignados a *Planops*, *Megathericulus patagonicus* (MLP 91-IX-7-18), *Pyramiodontherium bergi* (MACN Pv-2654), *Pyramiodontherium brevirostrum* (MACN Pv-13653), *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1) y *Megatheriops rectidens* (MACN Pv-2818), los valores de  $A/L \times 100$  son menores a 40. En *Megatherium tarijense*, *Megatherium americanum* y *Eremotherium laurillardi*, los valores de  $A/L \times 100$  son mayores a 40, incluso en algunos ejemplares de *Megatherium americanum* el ancho distal representa cerca del 50% del largo total del húmero.

## Codificación

- a) Húmero grácil: 0 (Fig. 5.8, A).
- b) Húmero robusto: 1 (Fig. 5.8, B).

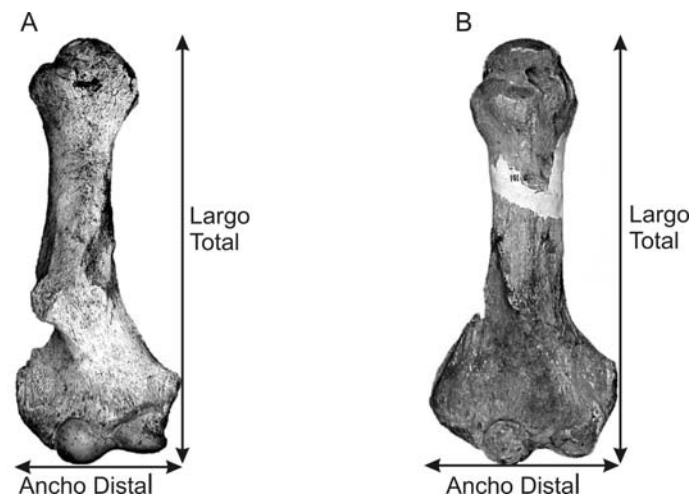


Fig. 5.8. A: *Megatheriops rectidens*, húmero grácil, relativamente mucho más largo que ancho ( $A/L \times 100$  menor a 40). B: *Megatherium americanum*, húmero más robusto, ancho distal relativamente mayor ( $A/L \times 100$  mayor a 40).

Carácter 9: En el fémur, desarrollo de la faceta patelar.

En muchos tardígrados (Planopinae, Megalonychidae, Mylodontidae) la faceta tiene una posición central respecto de la línea media de la diáfisis, desarrollándose como una superficie oval relativamente plana o levemente cóncava. En Mylodontidae, Planopinae (=Prepotheriinae) y algunos Megalonychidae, la faceta patelar está conectada con ambos cóndilos articulares, en otros Megalonychidae está desconectada de ambos cóndilos; en la mayoría de los Megatheriinae, la faceta patelar está únicamente conectada con el cóndilo lateral y separada del cóndilo medial por una porción de hueso no articular. Dentro de los Megatheriinae existen distintos desarrollos de la faceta patelar; en *Megathericulus patagonicus* (MLP 92-XI-15-2), la faceta es de posición central respecto de la línea media de la diáfisis y está conectada con ambos cóndilos articulares. En *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25), *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1), *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66) y *Eremotherium laurillardii*, está conectada únicamente con el cóndilo lateral, proyectándose medialmente como una prolongación de éste. En *Megatherium tarijense* y *Megatherium americanum*, la faceta patelar está conectada sólo con el cóndilo lateral y apenas se proyecta medialmente, es decir que está muy reducida.

Codificación

- a) Faceta patelar desarrollada, central y conectada con ambos cóndilos: 0 (Fig. 5.9, A).
- b) Faceta patelar conectada sólo con el cóndilo lateral y desarrollada: 1 (Fig. 5.9, B).
- c) Faceta patelar conectada únicamente con el cóndilo lateral y muy reducida: 2 (Fig. 5.9, C).

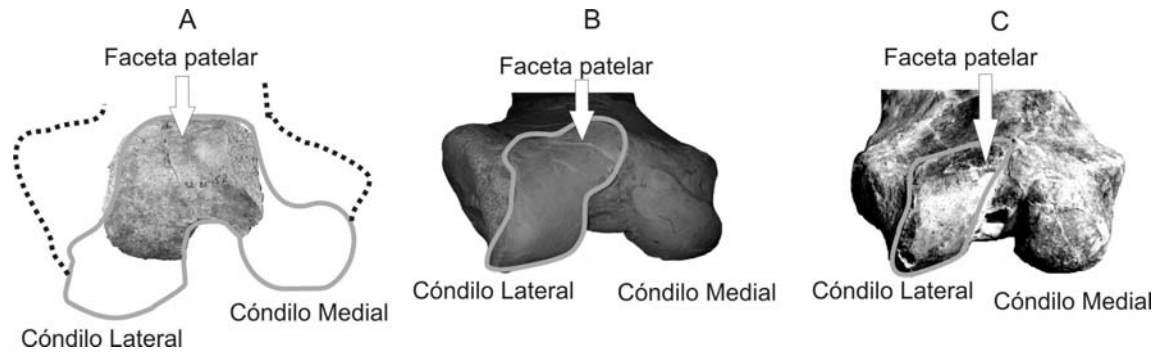


Fig. 5.9, A: *Megathericulus patagonicus*, faceta patelar desarrollada, central y conectada con ambos cóndilos. B: *Pyramiodontherium scillatoyanei*, faceta patelar conectada sólo con el cóndilo lateral y desarrollada. C: *Megatherium tarijense*, faceta patelar conectada únicamente con el cóndilo lateral y muy reducida.

Carácter 10: Forma de los márgenes medial y lateral del fémur.

En vista anterior los márgenes lateral y medial del fémur pueden presentar dos configuraciones: los márgenes lateral y medial del fémur son cercanamente paralelos, existe poco desarrollo del trocánter mayor y la diáfisis está poco comprimida lateromedialmente; o bien, los márgenes lateral y medial son cóncavos, el trocánter mayor esta muy desarrollado y la diáfisis está comprimida en su sector medio.

En los ejemplares de *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66), *Pyramiodontherium brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25), *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1) y *Megatherium americanum* los márgenes son cóncavos; en *Megatherium tarijense* y *Eremotherium laurillardi*, los márgenes son paralelos.

Codificación

- a) Fémur con márgenes paralelos: 0 (Fig. 5.10, A).
- b) Fémur con márgenes cóncavos: 1 (Fig. 5.10, B).

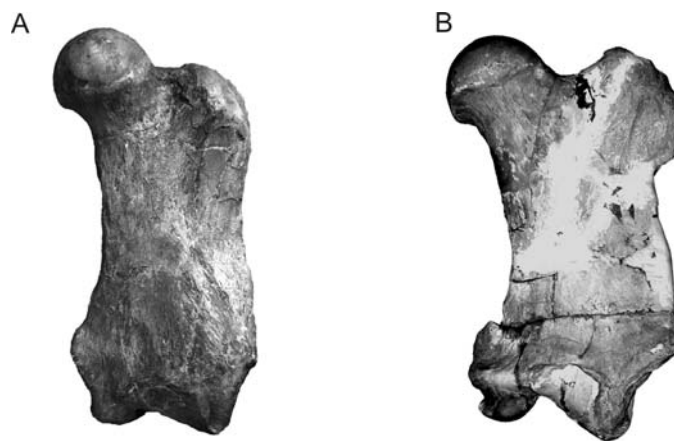


Fig. 5.10. A: *Megatherium tarijense*, fémur con márgenes lateral y medial cercanamente paralelos. B: *Pyramiodontherium bergi*, fémur con márgenes lateral y medial cóncavos.

Carácter 11: En el astrágalo, ubicación de la faceta navicular.

En el astrágalo, la ubicación de la faceta para el navicular ha sido considerada de importancia en la sistemática de los Megatheriinae (De Iuliis, 1996; Brandoni et al., 2004; Pujos y Salas, 2004a). En general, para evaluar este carácter se ha tenido en cuenta el porcentaje de la faceta para el navicular que se ubica por encima de la proyección del plano de la faceta discoidal. En *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151, MLP 91-IX-7-18, MLP 92-XI-15-2), aproximadamente la mitad de la faceta navicular se ubica por encima de la proyección del plano de la faceta discoidal. En *Eomegatherium nanum* (MACN Pv-4992), *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66), *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1) y *Eremotherium laurillardi*, aproximadamente un tercio de la faceta se ubica dorsalmente respecto al plano de la faceta discoidal. En *Megatherium americanum*, el borde más dorsal de la faceta navicular se ubica en la misma línea que el plano de la faceta discoidal; en *Megatherium tarijense*, la situación es intermedia entre la que presenta *Pyramiodontherium bergi*, *Pyramiodontherium scillatoyanei* y *Eremotherium laurillardi*, y la observada en *Megatherium americanum*.

Codificación

- a) 50% de la faceta navicular dorsal respecto del plano discoidal: 0 (Fig. 5.11, A).
- b) 33% de la faceta navicular dorsal respecto del plano discoidal: 1 (Fig. 5.11, B).
- c) Entre 33% y 0% de la faceta navicular dorsal respecto del plano discoidal: 2.
- d) Parte dorsomedial de la faceta navicular en la misma línea (0%) que el plano discoidal: 3.

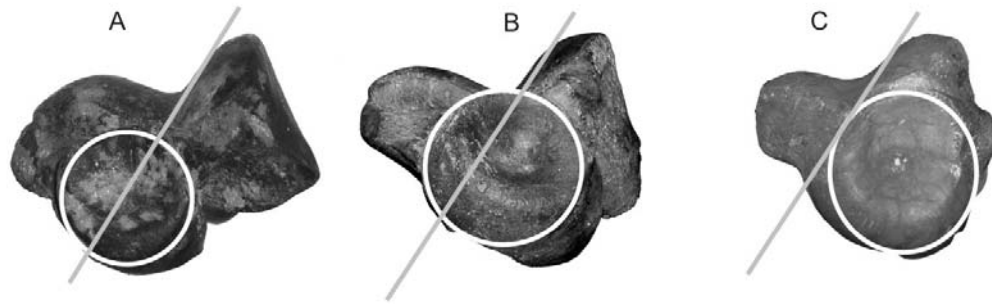


Fig. 5.11. A: *Megathericulus patagonicus*, aproximadamente el 50% de la faceta navicular (circulo blanco) dispuesta dorsomedialmente respecto del plano de la faceta discoidal (segmento gris). B: *Pyramiodontherium* sp., aproximadamente el 33% de la faceta navicular (circulo blanco) dispuesta dorsomedialmente respecto del plano de la faceta discoidal (segmento gris). C: *Megatherium americanum*, parte dorsomedial de la faceta navicular (circulo blanco) en la misma línea (0%) que el plano discoidal (segmento gris).



**Carácter 12:** En el astrágalo, ubicación de la porción ventral de la faceta fibular respecto de la faceta ectal.

La faceta fibular está dividida en dos porciones; una porción dorsal alargada en sentido anteroposterior que se reúne con la faceta discoidal, y una porción ventral que se proyecta ventralmente. En *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151, MLP 91-IX-7-18, MLP 92-XI-15-2), la porción ventral de la faceta fibular es alargada y contacta la faceta ectal. En "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* (MLP 28-X-11-81), *Eomegatherium nanum* (MACN Pv-4992), *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66), *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1), *Megatherium americanum*, *Megatherium tarijense* y *Eremotherium laurillardi*, la porción ventral de la faceta fibular es de sección relativamente circular y no contacta con la faceta ectal.

#### Codificación

- a) Porción ventral de la faceta fibular en contacto con la faceta ectal: 0 (Fig. 5.12, A).
- b) Porción ventral de la faceta fibular no contacta la faceta ectal: 1 (Fig. 5.12, B, C).

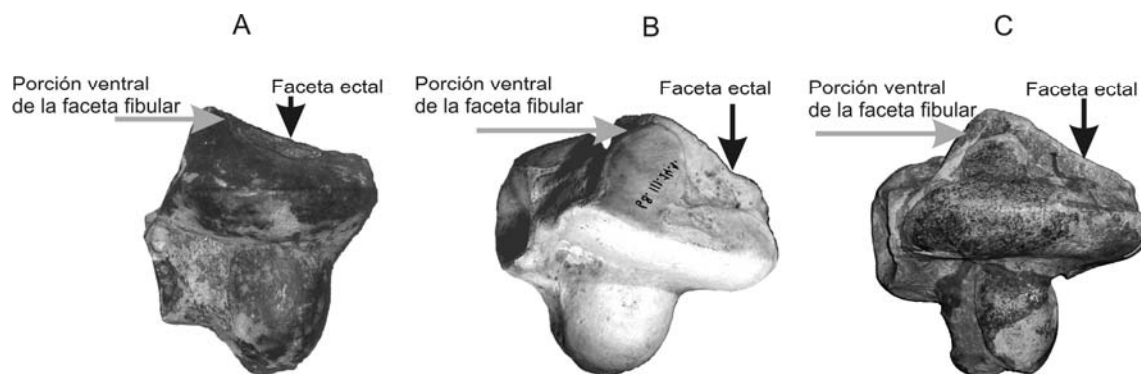


Fig. 5.12. A: *Megathericulus patagonicus*, porción ventral de la faceta fibular en contacto con la faceta ectal. B y C: *Pyramiodontherium scillatoyanei* y *Pyramiodontherium bergi* respectivamente, la porción ventral de la faceta fibular no contacta con la faceta ectal.

Carácter 13: En el astrágalo, distancia entre la faceta ectal y la discoidal.

De Iuliis (1994:583) indica la diferencia existente entre los megaterinos respecto de la distancia que separa a la faceta ectal de la faceta discoidal. En *Megathericulus patagonicus* (MACN A-11151, MLP 91-IX-7-18, MLP 92-XI-15-2), *Eomegatherium nanum* (MACN Pv-4992), *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66), *Pyramiodontherium scillatoyanei* (MLP 68-III-14-1), "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* (MLP 28-X-11-81) y *Eremotherium laurillardii* la separación entre ambas facetas es notoria; en *Megatherium americanum* y *Megatherium tarijense* ambas facetas están casi en contacto.

#### Codificación

- a) Faceta ectal y discoidal separadas: 0 (Fig. 5.13, A).
- b) Faceta ectal y discoidal casi en contacto: 1 (Fig. 5.13, B).

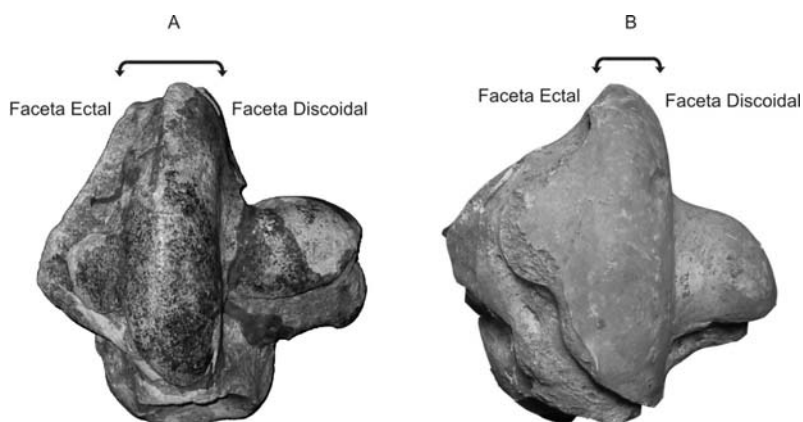


Fig. 5.13, A: *Pyramiodontherium bergi*, faceta ectal y discoidal separadas. B, *Megatherium americanum*, faceta ectal y discoidal casi en contacto.

### MATRIZ UTILIZADA EN EL ANALISIS

	1111
	1234567890123
<i>Planops</i>	0000000000000
<i>Megathericulus patagonicus</i>	0000100000000
<i>"Plesiomegatherium" halmyronomum</i>	0000?0?????10
<i>Eomegatherium nanum</i>	1?0010?????110
<i>Megatheriops rectidens</i>	10112000?????
<i>Pyramiodontherium bergi</i>	1011200011110
<i>Pyramiodontherium brevirostrum</i>	1011200011???
<i>Pyramiodontherium scillatoyanei</i>	??????0011110
<i>Plesiomegatherium hansmeyeri</i>	1?1121???????
<i>Eremotherium laurillardi</i>	1011201110110
<i>Megatherium tarijense</i>	1111211120211
<i>Megatherium americanum</i>	1111221121311

### **Procedimiento**

La matriz básica de datos fue analizada con el programa Tree Analysis Using New Technology (TNT), versión 1.0 (Goloboff et al., 2000). Para el análisis de la matriz de datos, se realizó una búsqueda exacta bajo pesos iguales, la regla de colapsamiento utilizada fue la de "minimun lenght". Los caracteres: grado de hipsodoncia (carácter 6) y, en el astrágalo, ubicación de la faceta navicular respecto del plano de la faceta discoidal (carácter 11), se analizaron tanto como aditivos, como de manera no aditiva.

Debido a que los agrupamientos definidos por sinapomorfías son una consecuencia del criterio de parsimonia, la polaridad de los caracteres queda determinada una vez establecido el enraizamiento. Así, la polaridad queda establecida a partir del enraizamiento con el grupo externo (*Planops*).

Además, se realizó un soporte de clados mediante el Bremer support relativo (Goloboff y Farris, 2001), que considera la cantidad de evidencia a favor y en contra para cada carácter de cada clado comparando las diferencias relativas de fit.

## Resultados

Se obtuvieron tres árboles de máxima parsimonia (Fig. 5.14), con número total de pasos de 19; índice de Consistencia (CI) =0,94; índice de Retención (RI) =0,96. En el árbol de consenso (Fig. 5.15) se indican los valores de Bremer support relativo.

### Descripción de los nodos

Nodo A (árboles 1, 2 y 3): (Megatheriinae). En el presente análisis filogenético no se utilizaron caracteres que sustenten la monofilia de la subfamilia Megatheriinae, dado que estudios previos (De Iuliis, 1994, 1996; Gaudin, 1995; 2004; Pujos, en prensa) lo han hecho de manera confiable. La subfamilia Megatheriinae queda definida por dos sinapomorfías principales: 1) la fórmula dentaria 5/4 sin diastema; y 2) la presencia en los molariformes de aristas bien marcadas entre dos caras contiguas y de dos crestas transversales separadas por un valle en “V”.

Nodo B (árboles 1, 2 y 3): Este el clado queda establecido por los Megatheriinae excepto *Megathericulus patagonicus*; se sustenta en que en el astrágalo, la porción ventral de la faceta fibular no contacta con la faceta ectal (carácter 12<sup>1</sup>).

Nodo C (árboles 1, 2 y 3): El clado (Eomegatherium-Eremotherium-Plesiomegatherium-Megatherium-Megatheriops-Pyramiodontherium), se establece por una única sinapomorfía: los molariformes no están comprimidos, siendo de sección cercanamente isodiamétrica (carácter 1<sup>1</sup>).

Nodo D (árboles 1, 2 y 3): (Eremotherium-Plesiomegatherium-Megatherium-Megatheriops-Pyramiodontherium), este clado queda establecido por tres sinapomorfías: el margen posterior del m4 se ubica por detrás del margen anterior del proceso coronoideo (carácter 3<sup>1</sup>); el margen posterior de la sínfisis mandibular se ubica por detrás de la cara anterior del m1 (carácter 4<sup>1</sup>); finalmente, la abertura posterior del canal mandibular se ubica medialmente respecto del proceso coronoideo (carácter 5<sup>2</sup>).

Nodo E (árboles 1, 2 y 3): (Eremotherium-Plesiomegatherium-Megatherium), dos sinapomorfías sostienen este clado: la ausencia o desarrollo de cresta deltopectoral en el húmero (carácter 7<sup>1</sup>) y la gran robustez del húmero (carácter 8<sup>1</sup>).

Nodo F (árboles 1, 2 y 3): (Plesiomegatherium-Megatherium), este clado se sustenta en cinco sinapomorfías: el poco desarrollo de la porción prementaria de maxilar (carácter 2<sup>1</sup>); una hipsodoncia media de los molariformes (carácter 6<sup>1</sup>); la faceta patelar está conectada únicamente al cóndilo lateral y está muy reducida (carácter 9<sup>2</sup>); entre el 33% y 0% de la faceta navicular dorsal respecto del plano de la faceta discoidal (carácter 11<sup>2</sup>); por

último, las facetas ectal y discoidal están muy próximas entre si, casi en contacto (carácter 13<sup>1</sup>).

Nodo G (árbol 1): (Pyramiodontherium), este clado se establece por una única sinapomorfía: los márgenes medial y lateral del fémur cóncavos (carácter 10<sup>1</sup>) que determina una homoplasia, probablemente un paralelismo, con *Megatherium americanum*.

Nodo H (árbol 3): (Pyramiodontherium-Megatheriops), este clado se establece por una única sinapomorfía: los márgenes medial y lateral del fémur son cóncavos (carácter 10<sup>1</sup>) que resulta en una homoplasia, probablemente un paralelismo, con *Megatherium americanum*.

*Megatherium americanum*: esta especie presenta tres autapomorfías; un alto grado de hipsodoncia en los molariformes (carácter 6<sup>2</sup>); el fémur presenta márgenes medial y lateral cóncavos (carácter 10<sup>1</sup>) que resulta en una homoplasia, posiblemente un paralelismo, con el clado (Pyramiodontherium-Megatheriops); la porción dorsomedial de la faceta para el navicular se ubica en la misma línea que el plano de la faceta discoidal (carácter 11<sup>3</sup>).

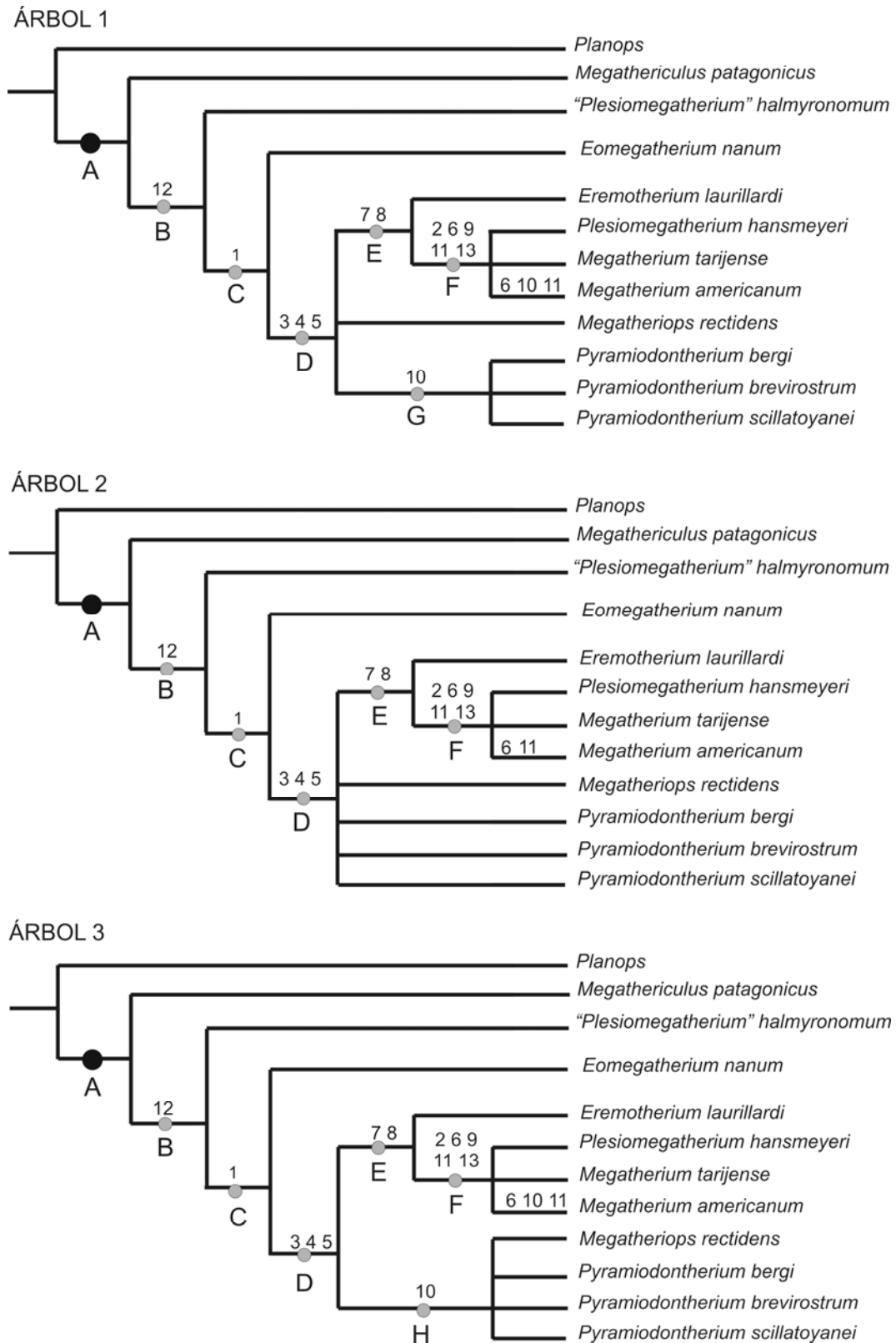


Fig. 5.14: Árboles de máxima parsimonia. Las letras indican los nodos y los números las sinapomorfías que sostienen cada clado.

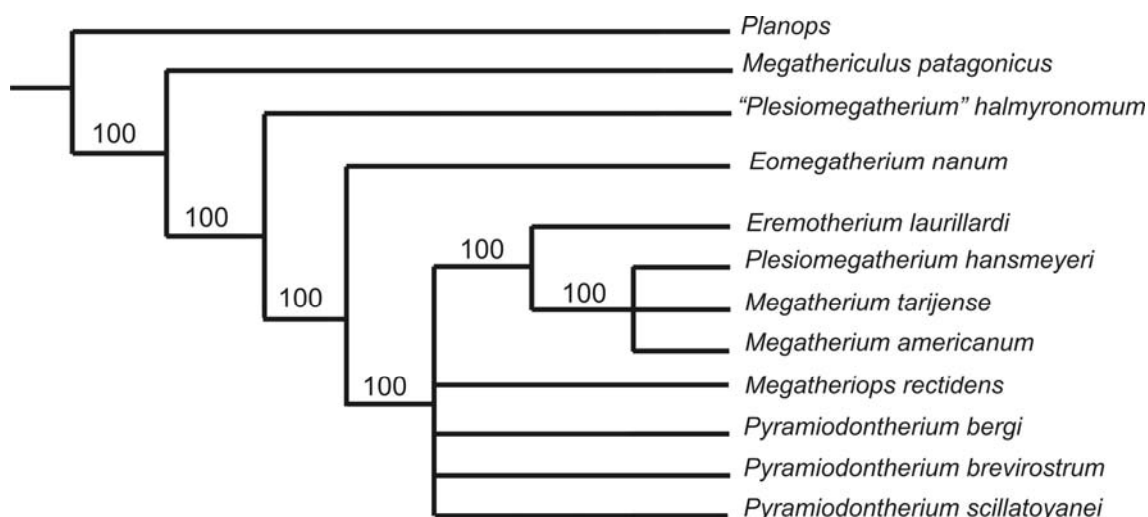


Fig. 5.15: Árbol de consenso estricto obtenido a partir de los 3 árboles más parsimoniosos. Los números en los nodos indican los valores de Bremer support relativo (Goloboff y Farris, 2001).

## Discusión

Como fuera mencionado, la subfamilia Megatheriinae queda definida por dos sinapomorfías principales: 1) las series dentarias están compuestas por 5 molariformes superiores y 4 inferiores; cada serie es continua, no presenta un diastema; y todos los molariformes están separados unos de otros por una distancia similar; y 2) la presencia en los molariformes de aristas bien marcadas entre dos caras contiguas y de dos crestas transversales separadas por un valle en "V", aunque esta última también aparece relativamente modificada en algunos Nothrotheriinae (e. g. *Thalassocnus*). Por su parte, Gaudin (2004) identifica 48 "unambiguous synapomorphies" para la subfamilia Megatheriinae, de las cuales 9 son exclusivas del clado *Megatherium-Eremotherium*, únicos géneros considerado en el análisis; por lo tanto la definición exacta de los caracteres y respectivos estados se vería modificada al tener en cuenta los taxones terciarios (e. g. contorno de los molariformes, posición de la abertura posterior del canal mandibular).

La variación individual observada en especies cuaternarias, y que se postula presente en las terciarias, sumado al hecho de que en muchos taxones terciarios los materiales sobre los cuales están basadas las especies tipo son fragmentarios, e incluso en alguno casos éstos se han extraviado, dificultan la definición de caracteres confiables para realizar un análisis filogenético más exhaustivo. Esta dificultad en la definición y codificación

de caracteres se vería resuelta si se contara con mayor cantidad de ejemplares de comparación de las especies que no han sido incluidas en el presente análisis; de igual manera, el número de caracteres utilizados se vería incrementado; con lo cual se podría estudiar en profundidad la variación individual en especies terciarias. Este limitado número de caracteres utilizados se refleja en el hecho de que los diferentes clados dentro del cladograma estén sustentados por pocos caracteres, lo cual es más notorio cuanto más basal es el clado estudiado.

La separación de *Megathericulus patagonicus* del resto de los megaterinos únicamente se sustenta en el carácter 12<sup>1</sup> (nodo B), ya que en el astrágalo de *Megathericulus patagonicus*, la faceta ectal y la porción ventral de la faceta fibular están en contacto. De esta manera el resultado indica que *M. patagonicus* es el más primitivo de los Megatheriinae, cosa que resulta esperable dado que es también uno de los más antiguos, procedente de sedimentos asignados al Colloncurensense (Mioceno medio).

La desconexión de la porción ventral de la faceta fibular de la faceta ectal del astrágalo se debe a que claramente se produce una reducción relativa de la primera, con lo cual, en una primera instancia, ambas facetas se desconectan; en un estadio posterior de la evolución, la porción ventral de la faceta fibular, ya reducida en tamaño, se limita a una proyección lunar o semilunar de la porción dorsal de la faceta fibular (e. g. *Megatherium americanum*). Esta reducción en superficie de la faceta fibular, se constata en la disminución que se produce en la faceta correspondiente de la fíbula. Muy posiblemente, esta menor relación entre fíbula y astrágalo esté relacionada con cambios, a lo largo de la evolución, en la postura que adopta el animal durante la locomoción; además, hay que tener en cuenta que también se produce una reducción en superficie de la faceta patelar del fémur, tal como fuera oportunamente señalado por Kraglievich (1925c). En definitiva, puede concluirse que, a medida que el grupo evoluciona, disminuye la relación entre las facetas laterales (externas) del fémur y la tibia-fíbula y de ésta última con el astrágalo debido a cambios en la postura; pero para confirmar esta hipótesis es necesario conocer nuevos restos y realizar estudios morfofuncionales que la avalen.

En el presente análisis *Megathericulus patagonicus* queda separado de "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* únicamente por el carácter mencionado. Cabe destacar que "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* presenta cerca del 50% de los caracteres con entradas faltantes; por lo tanto, es necesario conocer nuevo material de éste para poder tener una idea más precisa sobre las relaciones existentes entre *Megathericulus patagonicus* y "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*. De la comparación de los materiales que de uno y otro se dispone en este momento, resulta evidente que pertenecen a géneros distintos, pero una mejor justificación de esta diferenciación, mediante el uso de la cladística, no será posible hasta no contar con más datos para el análisis.



Resulta evidente que "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* presenta una mayor afinidad con *Megathericulus* y *Eomegatherium andinum* que con otros megaterinos (e. g. *Megatheriops*, *Pyramiodontherium*), dado que "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* tiene algunos rasgos (e. g. techo del paladar plano, plano palatal y plano alveolar cercanamente coincidentes, sección de los molariformes inferiores rectangular, borde posterior de la sínfisis mandibular por delante del m1, m4 anterior respecto del margen anterior de la rama ascendente) coincidentes con aquéllos presentes en *Megathericulus patagonicus* y *Eomegatherium andinum*. Sin embargo, presenta otros (bordes ventrales de las paredes de los maxilares convergiendo anteriormente, raíz del arco cigomático ubicada entre el límite M1-M2 y la mitad del M3, proceso angular elevado) que lo distinguen de éstos.

De Iuliis et al. (2004), a pesar de que indican varias de las características propias del ejemplar de Chasicó, consideran "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* incertae sedis. La evaluación de todos los caracteres presentes en "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* no permiten la inclusión de éste en ningún género previamente conocido; pero sí justifican la creación de un nuevo género de Megatheriinae cuya especie tipo es "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*, que presenta un grado evolutivo más "avanzado" que el de *Megathericulus patagonicus* y *Eomegatherium andinum* del Mayoense de Patagonia, pero más "primitivo" que aquél presente en los taxones del Huayqueriense del Centro y Noroeste argentino (e. g. *Megatheriops*, *Pyramiodontherium*).

En este mismo sentido, el análisis filogenético permite distinguir claramente "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* de *Plesiomegatherium hansmeyeri*. *Plesiomegatherium hansmeyeri* se diferencia del taxón de Chasicó por las sinapomorfías correspondientes a los nodos (C, D, E y F); por lo cual, el presente análisis justifica la separación genérica entre ambos taxones.

De Iuliis et al. (2004) sugieren esta diferencia genérica, pero que no es posible determinar claramente las relaciones entre ellos y mantienen el ejemplar procedente de Chasicó en el género *Plesiomegatherium*.

El clado (*Eomegatherium*-*Eremotherium*-*Plesiomegatherium*-*Megatherium*-*Megatheriops*-*Pyramiodontherium*) se establece por una única sinapomorfía: los molariformes no están comprimidos, siendo de sección cercanamente isodiamétrica (carácter 1<sup>1</sup>).

Los estados de carácter correspondientes a los caracteres mandibulares presentes en *Eomegatherium nanum* fueron obtenidos a partir de los trabajos de Ameghino (1889) y Kraglievich (1930, 1940). En *Eomegatherium andinum* (taxón no tratado en el análisis filogenético) se observa una compresión de los molariformes; por lo tanto, es necesario conocer nuevos materiales de estos taxones para poder discernir si ambas especies son cogenéricas. Por lo pronto, los restos mandibulares de *Eomegatherium nanum* (MACN Pv-

4993) no han podido ser hallados y sólo se cuenta con las descripciones e ilustraciones originales. *Eomegatherium andinum* está basado sobre restos fragmentarios (MLP 2-204), que no permiten su adecuada comparación con las otras especies del género, cabe destacar que los molariformes de *Eomegatherium andinum* no se preservaron y que la forma de éstos se infiere de la forma del contorno de los alvéolos.

En general, en aquellos mamíferos de mayor tamaño las superficies oclusales de los dientes son proporcionalmente mayores que en aquéllos de menor talla; en este sentido, es muy probable que esta situación se haya dado en el curso de la evolución de los megaterinos. Así, los molariformes de *Megatherium americanum* tendrían superficies oclusales relativamente mayores que aquéllas que se presentan en taxones de menor talla (e. g. *Megathericulus patagonicus*, "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*).

El resultado del análisis filogenético indica que los taxones prechasiquenses y chasiquenses (e. g. *Megathericulus patagonicus*, "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*) presentan molariformes comprimidos respecto de aquéllos taxones más modernos, en los que los molariformes son isodiamétricos (largo anteroposterior similar al ancho transversal). Una forma de explicar este cambio en el contorno de los molariformes es suponiendo un incremento del largo anteroposterior de cada diente. No obstante, podría postularse que el cambio desde molariformes de contorno rectangular (carácter 1<sup>0</sup>) a molariformes más isodiamétricos (carácter 1<sup>1</sup>) se debió a una disminución relativa del ancho transversal de cada molariforme respecto de su largo anteroposterior. Aunque no imposible, esto resulta poco probable, dado que durante el decurso evolutivo el ancho relativo de los molariformes también se incrementa.

El incremento en el tamaño de los molariformes fue notado por Kraglievich (1940:680) quien indica: "Se deduce, pues, que la evolución de los molariformes tercero y cuarto ha consistido en un alargamiento proporcional del diámetro anteroposterior". Por lo tanto, es altamente probable que la superficie oclusal de los molariformes de los megaterinos haya aumentado en el curso de la evolución y que dicho aumento sea el producto del incremento del largo anteroposterior del diente.

El clado (*Eremotherium*-*Plesiomegatherium*-*Megatherium*-*Megatheriops*-*Pyramiodontherium*), queda establecido por tres sinapomorfías: el margen posterior del m4 se ubica por detrás del margen anterior del proceso coronoideo (carácter 3<sup>1</sup>); el margen posterior de la sínfisis mandibular se ubica por detrás de la cara anterior del m1 (carácter 4<sup>1</sup>); finalmente, la abertura posterior del canal mandibular de ubicación medial respecto del proceso coronoideo (carácter 5<sup>2</sup>).

Si durante la evolución los Megatheriinae han ido creciendo en tamaño y, asimismo, han incrementado la superficie oclusal de cada molariforme (aumentando el largo anteroposterior de cada diente), entonces el largo total relativo de las series dentarias

también se incrementó. En la mandíbula, lo antedicho se ve reflejado en la posición relativa en que se disponen: el margen anterior del proceso coronoideo y el margen posterior de la sínfisis mandibular respecto de la serie dentaria (caracteres 3 y 4 respectivamente). En los taxones más antiguos (*Megathericulus patagonicus*, "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*), la proyección de los planos de los márgenes posterior de la sínfisis mandibular y anterior del proceso coronoideo no intersectan la serie dentaria inferior. A partir del Huayqueriense (Mioceno tardío) se produce el aumento relativo del largo de la serie dentaria, dado que aumenta el largo de cada molariforme respecto del ancho transversal (carácter 1<sup>1</sup>), con lo cual la proyección del plano del margen posterior de la sínfisis mandibular y del margen posterior del proceso coronoideo intersectan la serie dentaria en algún punto. Por ejemplo, en *Pyramiodontherium* el límite posterior de la sínfisis mandibular se ubica a nivel de la parte media de los m1 y el margen anterior del proceso coronoideo a nivel de la parte media del m4; en una situación más avanzada está *Megatherium americanum*, en el que el margen posterior de la sínfisis mandibular se halla por detrás del límite m1-m2, y el margen anterior del proceso coronoideo se posiciona por delante de la cara anterior del m4.

En el maxilar, el incremento del largo de las series dentarias queda manifiesto en el acortamiento relativo de la porción más anterior del maxilar respecto del largo total de la serie (carácter 2<sup>1</sup>).

En *Megathericulus patagonicus*, la porción anterior del maxilar es claramente alargada y muy diferente de la que se presenta en otros taxones más modernos; utilizando el PMMLI (De Iuliis, 1996) como un índice de este largo, resulta que la porción predentaria tiene un largo similar al largo total de la serie dentaria. No obstante, cabe recordar que en *Megathericulus patagonicus*, los valores de PMMLI se ven sobrestimados por el acortamiento del largo de la serie dentaria (por la compresión de cada molariforme). En los taxones huayquerienses esta distancia representa cerca del 50% del largo de la serie dentaria, en *Eremotherium* los valores están en torno al 25% y en *Megatherium americanum* en torno a 12% (ver De Iuliis, 1996). Por lo tanto, al igual que ocurre con la serie dentaria inferior, la superior también incrementa su largo a medida que el grupo evoluciona; y nuevamente este cambio anatómico estaría muy probablemente relacionado con los cambios en los requerimientos alimentarios, relacionados con el aumento en el tamaño corporal.

La ubicación de la abertura posterior del canal mandibular es un carácter importante en el estudio de la sistemática de los Megatheriinae. De Iuliis (1994) considera la posición medial de dicha abertura como un carácter diagnóstico de la subfamilia; sin embargo, la abertura puede presentar una posición diferente (e. g. *Megathericulus patagonicus*, *Promegatherium smaltatum*) (ver también De Iuliis, 1996).

El clado (Eremotherium-Plesiomegatherium-Megatherium) representa a los megaterinos más modernos (Plioceno superior-Pleistoceno), de los cuales, a excepción de *Plesiomegatherium hansmeyeri*, se cuenta con las mayor cantidad de ejemplares de comparación. Este clado se sustenta en características del húmero: la ausencia o poco desarrollo de la cresta deltopectoral (carácter 7<sup>1</sup>) y la mayor robustez del húmero (carácter 8<sup>1</sup>). De Iuliis (2003) discute varios aspectos referidos a manera en que se forma la cresta deltopectoral en varios Megatheriinae, fundamentalmente en *Megatherium americanum* y *Eremotherium laurillardii*. Según De Iuliis (2003), en varios megaterinos tempranos (e. g. *Megathericulus*, *Megatheriops*) las crestas deltoidea (para inserción del músculo deltoides) y pectoral (para inserción del músculo pectoral) se fusionan a nivel del tercio distal de la cara anterior del húmero formando la denominada cresta deltopectoral; mientras que en las especies pleistocenas esta cresta se reduce a una prominencia en forma de V. Las diferencias anatómicas existentes entre *Megatherium* y *Eremotherium* han sido ampliamente tratadas por Cartelle y De Iuliis (1995), De Iuliis (1996), De Iuliis y Saint-André (1997), De Iuliis y Cartelle (1999), Saint-André y De Iuliis (2001), De Iuliis (2003), Pujos (en prensa), entre otros.

El clado (Plesiomegatherium-Megatherium) es el que mejor sustento tiene, dado que se justifica por 5 sinapomorfías. Los resultados obtenidos a partir del análisis filogenético (además de sostener la diferencia genérica entre *Plesiomegatherium hansmeyeri* y "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*) indican que *Plesiomegatherium hansmeyeri* está íntimamente relacionado al género *Megatherium*. No obstante, con los elementos de juicio disponibles no es posible determinar si *Plesiomegatherium hansmeyeri* debe ser cambiado de género. Por lo tanto, al menos por el momento *Plesiomegatherium hansmeyeri* es un taxón válido, que estaría representando probablemente el grupo hermano del clado *Megatherium*. Por su parte, De Iuliis et al. (2004:224) aceptan una probable mayor afinidad de *Plesiomegatherium hansmeyeri* con *Promegatherium*, pero teniendo en cuenta la ubicación de la abertura del canal mandibular en uno y en otro, esto resulta muy poco probable.

Asimismo, cabe recordar que la procedencia exacta de *Plesiomegatherium hansmeyeri* es discutida; Roth (1911) y Cabrera (1928) indican que los restos proceden del "Araucanense" de Abra Pampa, provincia de Jujuy, mientras que Rovereto (1914) sostiene que en realidad proceden de la Formación Tarija (Bolivia); no obstante, esta última posible procedencia no ha sido tomada en cuenta en trabajos previos.

Respecto a las modificaciones dentarias, la más estudiada, no sólo desde el punto de vistas filogenético, sino también desde el punto de vista paleoecológico, es aquella relacionada con la hipsodoncia de los molariformes (carácter 6) (ver De Iuliis, 1996; Bargo, 2001a, 2001b; Bargo et al., 2003; Saint-André y De Iuliis, 2001, entre otros). *Megatherium*

*americanum* y *Eremotherium laurillardii* tienen tamaños corporales similares, además presentan forma y tamaño de los molariformes semejantes, con lo cual podría pensarse que los requerimientos alimentarios fueron similares en ambos taxones. Ahora bien, en general ha habido consenso que una de las diferencias más importantes entre *Megatherium americanum* y *Eremotherium laurillardii* consiste en el grado de hipsodoncia de los molariformes. Los análisis de los índices de hipsodoncia realizados por De Iuliis (1996), Bargo (2001b) y Saint-André y De Iuliis (2001), indican que los dos taxones son bien diferentes en este aspecto, presentando *Megatherium americanum* un grado de hipsodoncia mayor al de *Eremotherium laurillardii*. De Iuliis et al. (2000) y Bargo et al. (2003), relacionan las diferencias en el grado de hipsodoncia entre estos taxones con la diferencias en la distribución geográfica y exigencias ambientales que uno y otro presentan. Por otra parte, y desde un punto de vista paleoecológico, Bargo (2001a) considera que *Megatherium americanum* estaba preparado para consumir alimentos más blandos, con lo cual el concepto de que éste debió ser exclusivamente herbívoro debe ser reconsiderado (Bargo 2001a:189). Además de los hábitos herbívoros y/o folívoros de *Megatherium americanum*, no se descarta que éste haya consumido alimentos de origen animal, al menos durante lapsos eventuales de escasez de alimento de origen vegetal (Fariña, 1996; Fariña y Blanco, 1996; Fariña y Vizcaíno, 1999; Bargo, 2001a, 2001b, 2003).

El clado (Pyramiodontherium-Megatheriops) queda establecido por una única sinapomorfía: los márgenes medial y lateral del fémur cóncavos, aunque cabe destacar que el fémur de *Megatheriops rectidens* no se conoce, por lo que este estado de carácter se está infiriendo (optimizando). El análisis no resuelve las relaciones entre estos taxones, lo cual se debe fundamentalmente a la carencia de datos para el análisis. *Megatheriops rectidens*, *Pyramiodontherium bergi* y *Pyramiodontherium brevirostrum*, presentan los mismos estados de carácter para los caracteres craneanos y del húmero, pero no existen rasgos comparables en el resto del esqueleto de *Megatheriops rectidens*. Por su parte, los estados de carácter de los caracteres relacionados a poscráneo de *Pyramiodontherium scillatoyanei* coinciden en gran medida con aquéllos de las otras especies de *Pyramiodontherium*, pero se carece de datos craneanos de *Pyramiodontherium scillatoyanei* para el análisis.

El carácter márgenes medial y lateral del fémur cóncavos (carácter 10<sup>1</sup>), resulta en un probable paralelismo entre *Megatherium americanum* y el clado (Pyramiodontherium) para el árbol 1; y entre *M. americanum* y el clado (Pyramiodontherium-Megatheriops) para el árbol 3. En el árbol 2, probablemente el carácter se encuentre en el nodo D, produciéndose una reversión en *Eremotherium laurillardii* y *Megatherium tarijense*.

Los caracteres 9 (en el fémur, desarrollo de la faceta patelar), 10 (forma de los márgenes medial y lateral del fémur), 11 (en el astrágalo, ubicación de la faceta navicular), 12 (en el astrágalo, ubicación de la porción ventral de la faceta fibular respecto de la faceta

ectal) y 13 (en el astrágalo, distancia entre la faceta ectal y la discoidal), se refieren a características del miembro posterior. En general estudios filogenéticos previos (De Iuliis, 1996; Pujos, en prensa) han coincidido en la utilización de estos caracteres y su respectiva codificación. Sin embargo, las causas de las diferencias que se presentan entre los diferentes taxones no han sido estudiadas en profundidad, debido a que no se han preservado esqueletos completos de muchos de los taxones estudiados. Aparentemente las modificaciones que se presentan en la forma y disposición de las diferentes facetas están relacionadas con cambios en la postura; dado que en el curso de la evolución de los Megatheriinae aparentemente se pasaría de una postura predominantemente cuadrúpeda a otra predominantemente bípeda; en este sentido, varios estudios respecto de la postura y modo de locomoción en *Megatherium americanum* se han llevado a cabo en los últimos años (ver Casamiquela, 1974; Aramayo y Manera de Bianco, 1996; Casinos, 1996; Blanco y Czerwonogora, 2003).

Finalmente, cabe señalar que la reducida cantidad de material de taxones terciarios disponible para el estudio, dificulta las comparaciones y la realización de distintos tipos de análisis (e. g. morfológico, biomecánico, filogenético) se verá disminuido.

### **El Problema de las entradas faltantes: Una comparación con los análisis de De Iuliis (1996), Pujos (en prensa).**

Si en un análisis filogenético se incluye un taxón en la matriz que presenta entradas faltantes (?) para todos los caracteres excepto uno, se está incorporando una nueva observación al análisis, independientemente del alto número de entradas faltantes que se están incorporando simultáneamente; dado que éstas no construyen árboles, las entradas faltantes no influyen, en general, en la construcción de árboles (Kearney y Clark, 2003). No obstante, en algunos casos un alto número de entradas faltantes en la matriz de datos, genera una disminución del grado de resolución de las relaciones entre los taxones tratados.

Los diferentes análisis filogenéticos realizados de la subfamilia Megatheriinae han coincidido en dos aspectos: el reducido número de caracteres realmente válidos para el análisis (debido a la variación individual que se le atribuye al grupo) y el alto número de entradas faltantes, debido al escaso material con el cual se cuenta, en especial para los taxones terciarios. Tal es así que, de las aproximadamente 14 especies de megaterinos terciarios válidas, sólo 4 ó 5 han sido utilizadas en análisis filogenéticos recientes (De Iuliis 1996; Pujos, en prensa).

Como fuera indicado, De Iuliis (1996) utiliza 9 taxones de megaterinos y 12 caracteres; aunque algunos de ellos no son informativos para la resolución de las relaciones dentro de la subfamilia (son tratados como sinapomorfías de los Megatheriinae), por lo cual su exclusión no afecta el grado de resolución obtenido.

La matriz presentada por De Iuliis (1996:510) presenta un 15,7% de entradas faltantes; sin embargo, teniendo en cuenta únicamente los taxones terciarios presentes en Argentina (4 en total) el porcentaje de entradas faltantes asciende a 35%. Como fuera mencionado, el resultado obtenido por De Iuliis (1996) no aclara mayormente las relaciones entre los megaterinos, pero ha servido de punto de partida para estudios posteriores.

Pujos (en prensa) utiliza 14 taxones de Megatheriinae y 32 caracteres en su análisis filogenético; claramente se ve incrementado el número de caracteres respecto de los de De Iuliis (1996). Sin embargo, 6 de los caracteres de Pujos (en prensa) no resultan informativos para la resolución de las relaciones dentro de la subfamilia Megatheriinae, dado que son tratadas como sinapomorfías para la subfamilia. La matriz presentada por Pujos (en prensa) manifiesta un alto número de entradas faltantes: 38,3% para la matriz general y 58,1% si se considera sólo los taxones terciarios argentinos (5 en total). A pesar de este incremento en el número de entradas faltantes, Pujos (en prensa) obtiene un único árbol, en el que las relaciones entre los megaterinos cuaternarios quedan bien explicadas.

En el presente análisis se ve incrementado el número de taxones terciarios utilizados; la matriz está compuesta por 11 especies de Megatheriinae y 13 caracteres; de

las 11 especies utilizadas, 3 son cuaternarias, 7 son terciarias y una, *Plesiomegatherium hansmeyeri*, presenta una procedencia discutida, pero para estos fines comparativos se le atribuye una procedencia terciaria. Dado que en este trabajo la monofilia de la subfamilia es aceptada, no se incluyeron caracteres sinapomórficos de ella.

Así, la matriz general aquí presentada, muestra 23% de entradas faltantes y 31% de datos faltantes si se toman en cuenta únicamente los taxones terciarios.

De lo antes expuesto, resulta claro que la matriz general utilizada por De Iuliis (1996) es la que menos entradas faltantes expone; sin embargo, es la que exhibe la menor resolución de las relaciones entre los megaterinos considerados. Al considerar el número de las entradas faltantes sólo en taxones terciarios, la matriz aquí utilizada es la que tiene mayor cantidad de datos para el análisis; cabe destacar que este valor resulta relativamente menor si tenemos en cuenta que aquí aumenta el número de taxones terciarios utilizados. Así, al considerar el porcentaje de datos faltantes que en promedio tiene cada taxón terciario en cada una de las matrices utilizadas (% de entradas faltantes para taxones terciarios/ Número de taxones terciarios utilizados), la matriz presentada por De Iuliis (1996), exhibe un porcentaje promedio de entradas faltantes por taxón terciario de 8,85% (35% de entradas faltantes/ 4 taxones terciarios); Pujos (en prensa), 11,6% (58,1% de entradas faltantes/ 5 taxones terciarios); en este trabajo dicho valor es el menor de todos: 3,87% (31% de entradas faltantes/ 8 taxones terciarios). Por lo tanto, así como Pujos (en prensa) obtiene una buena resolución de las relaciones entre los megaterinos cuaternarios, los resultados aquí presentados son los de mejor resolución cuando se pretende conocer las relaciones entre los taxones terciarios.

Por otra parte, cabe mencionar que de los 13 caracteres aquí utilizados, 10 lo son por Pujos (en prensa) y 9 por De Iuliis (1996); aunque la definición precisa y codificación de los estados de carácter seguida por cada autor ha sido, en algunos casos, diferente.

Un ejemplo de cómo un alto número de entradas faltantes sí puede influir en el resultado final, se ve en la pobre resolución obtenida para el clado (*Pyramiodontherium*-*Megatheriops*). Los estados de carácter asignados a *Pyramiodontherium bergi*, *Pyramiodontherium brevirostrum* y *Megatheriops rectidens* son coincidentes para aquellos caracteres de los cuales puede obtenerse información para *Megatheriops rectidens* (caracteres 1-8), pero no así para *Pyramiodontherium scillatoyanei*, en el que únicamente se conoce información para dos de los ocho caracteres (caracteres 7 y 8), los cuales son coincidentes en los cuatro taxones.

Por su parte, *Pyramiodontherium scillatoyanei* presenta información para los caracteres 7-13, caracteres que también presentan información para *Pyramiodontherium bergi*, parcialmente para *Pyramiodontherium brevirostrum*, pero no así para *Megatheriops rectidens* (únicamente los caracteres 7 y 8 son comparables).



De los antes expuesto, se evidencia que la pobre resolución de las relaciones en el clado (Pyramiodontherium-Megatheriops) se debe a la gran similitud en los estados de carácter asignados a cada taxón y a la falta de datos de el análisis para los taxones *Megatheriops rectidens* y *Pyramiodontherium scillatoyanei*, dado que estos taxones son comparables únicamente en dos de los trece caracteres utilizados.

Por lo tanto, a pesar de que el incremento de entradas faltantes no necesariamente produce “artefactos” que reducen el grado de resolución de los análisis, la reducción de éstas solucionaría en gran medida el problema.

Kearney y Clark (2003) proveen una idea de las opciones para reducir los problemas de resolución en el uso de la cladística en análisis que incluyen restos fósiles que en general incrementan el número de entradas faltantes en las matrices; las autores los separan en dos grupos:

A priori:

- 1) No combinar taxones fósiles y actuales.
- 2) Excluir los caracteres cuyos estados se desconocen en taxones fósiles y actuales (e. g. caracteres de comportamiento, caracteres de partes blandas).
- 3) Borrar taxones fósiles de acuerdo al porcentaje de entradas faltantes que estos tengan.
- 4) Usar “Safe Taxonomic Reduction” (STR) para borrar equivalentes taxonómicos.
- 5) Construir taxones compuestos

A posteriori:

- 7) Identificar y borrar taxones “wildcards” y reanalizar.
- 8) Usar un método de consenso menos estricto.

De las opciones antes expuestas, en el presente análisis se optó por disminuir el número de entradas faltantes, no sólo reduciendo el número de taxones utilizados, sino también el número de caracteres utilizados, dado que la observación del estado de carácter es imposible de determinar a causa de la falta de material para la comparación (e. g. caracteres 1, 2, 3, 12, 14, 15, 16,17, 18, 19, 29, 30, 31 de Pujos, en prensa). Además, en otros casos, el grado de variación individual observado no permite discernir con exactitud el estado de carácter correspondiente a cada taxón (e. g. caracteres 5 y 28 de Pujos, en prensa). Algunos otros caracteres utilizados por Pujos (en prensa) debieran ser reconsiderados, dado que la asignación de estados de carácter es al menos discutible (e. g. número de cuneiformes -carácter 30- en *Megatherium americanum*, grado de fusión distal en tibia-fíbula -carácter 22- en *Megatherium americanum*).

En síntesis, el hallazgo de nuevos materiales que permitan reducir el número de entradas faltantes y así incluir un número mayor de caracteres, generará una mejor resolución de las relaciones filogenéticas de los megaterinos.

Por otra parte, con el fin de evaluar el grado de resolución que se obtiene cuando se tienen en cuenta la mayor cantidad de taxones y caracteres confiables, se procedió a combinar la matriz de Pujos (en prensa) y la aquí presentada. La matriz combinada quedó establecida por 18 taxones; *Planops* fue utilizado como grupo externo y el grupo interno quedó establecido por los siguientes taxones: *Megathericulus patagonicus*, “*Plesiomegatherium*” *halmyronomum*, *Eomegatherium nanum*, *Megatheriops rectidens*, *Pyramiodontherium bergi*, *Pyramiodontherium brevirostrum*, *Pyramiodontherium scillatoyanei*, *Eremotherium laurillardi*, *Eremotherium eomigrans*, *Plesiomegatherium hansmeyer*, *Megatherium americanum*, *Megatherium medinae*, *Megatherium sundti*, *Megatherium tarijense*, *Megatherium urbinai*, *Megatherium altiplanicum* y *Megatherium celendinense*. Se utilizaron 34 caracteres: los 13 de este trabajo (carácter 1-13), a los que se les agregó 21 usados por Pujos (carácter 14-34), los caracteres tratados por Pujos (en prensa) que se utilizaron en este trabajo fueron: 1, 2, 3, 5, 9, 10, 12, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 22, 23, 24, 25, 29, 30, 31, 32; la asignación de los estados de carácter de estos caracteres se obtuvo a partir de datos bibliográficos (e. g. De Iuliis, 1996; Pujos y Salas, 2004a), pero fundamentalmente a partir del trabajo de Pujos (en prensa), aunque en algunos casos la asignación difiere de la indicada por Pujos. Nueve del total de los caracteres propuestos resultan no informativos, por lo que su exclusión del análisis no modifica el resultado obtenido.

Los caracteres utilizados y sus respectivos estados de caracteres fueron los siguientes:

Carácter 1: Compresión de los molariformes (De Iuliis, 1996, carácter 3).

a) Molariformes comprimidos anteroposteriormente: 0.

b) Molariformes no comprimidos (isodiamétricos): 1.

Carácter 2: Largo de la porción predentaria del maxilar.

a) Porción predentaria del maxilar alargada: 0.

b) Porción predentaria del maxilar corta: 1.

Carácter 3: Posición del m4 respecto del margen anterior del proceso coronoideo (modificado de De Iuliis, 1996, carácter 4).

- a) Margen posterior del m4 por delante del margen anterior del proceso coronoideo:  
0.
- b) Margen posterior del m4 por detrás del margen anterior del proceso coronoideo:  
1.

Carácter 4: Posición del borde posterior de la sínfisis mandibular respecto de la serie de molariformes inferiores (modificado de De Iuliis, 1996, carácter 5).

- a) Margen posterior de la sínfisis mandibular por delante del m1: 0.
- b) Margen posterior de la sínfisis mandibular detrás de la cara anterior del m1: 1.

Carácter 5: Posición de la abertura posterior del canal mandibular (modificado de De Iuliis, 1996, carácter 6).

- a) Abertura posterior del canal mandibular de posición lateral: 0.
- b) Abertura posterior del canal mandibular ubicada sobre el margen anterior de la base del proceso coronoideo: 1.
- c) Abertura posterior del canal mandibular de ubicación medial respecto de la base del proceso coronoideo: 2.

Carácter 6: Grado de hipsodoncia (modificado de De Iuliis, 1996, carácter 7).

- a) Hipsodoncia baja: 0.
- b) Hipsodoncia media: 1
- c) Hipsodoncia alta: 2.

Carácter 7: En el húmero, desarrollo de la cresta deltopectoral (De Iuliis, 1996, carácter 8).

- a) Húmero con cresta deltopectoral desarrollada: 0.
- b) Húmero con cresta deltopectoral reducida o ausente: 1.

Carácter 8: Robustez del húmero.

- a) Húmero grácil: 0.
- b) Húmero robusto: 1.

Carácter 9: En el fémur, desarrollo de la faceta patelar (modificado de De Iuliis, 1996, carácter 10).

- a) Faceta patelar desarrollada, central y conectada con ambos cóndilos: 0.
- b) Faceta patelar conectada sólo con el cóndilo lateral y desarrollada: 1.
- c) Faceta patelar conectada únicamente con el cóndilo lateral y muy reducida: 2.

Carácter 10: Forma de los márgenes medial y lateral del fémur (Saint-André y De Iuliis, 2001, carácter 5).

- a) Fémur con márgenes paralelos: 0.
- b) Fémur con márgenes cóncavos: 1.

Carácter 11: En el astrágalo ubicación de la faceta navicular (modificado de De Iuliis, 1996, carácter 11).

- a) 50% de la faceta navicular dorsal respecto del plano discoidal: 0.
- b) 33% de la faceta navicular dorsal respecto del plano discoidal: 1.
- c) Entre 33% y 0% de la faceta navicular dorsal respecto del plano discoidal: 2
- d) Parte dorsomedial de la faceta navicular en la misma línea (0%) que el plano discoidal: 3.

Carácter 12: En el astrágalo, ubicación de la porción ventral de la faceta fibular respecto de la faceta ectal (De Iuliis, 1996, carácter 12).

- a) Porción ventral de la faceta fibular en contacto con la faceta ectal: 0.
- b) Porción ventral de la faceta fibular no contacta la faceta ectal: 1.

Carácter 13: En el astrágalo, distancia entre la faceta ectal y la discoidal.

- a) Faceta ectal y discoidal separadas: 0.
- b) Faceta ectal y discoidal casi en contacto: 1.

Caracteres utilizados de acuerdo a Pujos, en prensa, en negrita figura el número de carácter asignado por Pujos (se respeta el idioma original)

Carácter 14 **(3)**. Premaxilla/maxilla fusion (De Iuliis, 1994; 1996 and character 3, St-André and De Iuliis, 2001).

- a) Absent: 0.
- b) Present: 1.

Carácter 15 **(14)**. Anterior functional digits.

- a) 5 (I-V): 0.
- b) 4 (II-V): 1.
- c) 3 (III-V): 2.

Carácter 16 **(15)**. Fusion of the proximal and second phalanges of anterior digit III.

- a) Absent: 0.
- b) Present: 1.

Carácter 17 **(16)**. Metacarpal-carpal-complex.

- a) Absent: 0.
- b) Present: 1.

Carácter 18 **(17)**. Mc III morphology.

- a) Y-shaped: 0.
- b) Reduction of the medial branch of the "Y": 1.
- c) I-shaped: 2.

Carácter 19 **(18)**. Continuous articular facets of the atlanto-axial joint (De Iuliis, 1996: 182).

- a) Present: 0.
- b) Absent: 1.

Carácter 20 **(22)**. Distal fusion between tibia and fibula.

- a) Absent: 0
- b) Partial: 1
- c) Complete: 2

Carácter 21 **(29)**. Number of posterior functional digits.

- a) 5 (I-V): 0.
- b) 3 (III-V): 1.

Carácter 22 **(30)**. Number of cuneiforms:

- a) 3 (meso, ento, and ecto): 0.
- b) 2 (meso-ento and ecto): 1.

Carácter 23 **(31)**. Number of phalanges of the fourth posterior digit.

- a) 3: 0.
- b) 2: 1.

Carácter 24 **(32)**. Crural index or tibio-femoral index ( $CI = (L \text{ tibia} / L \text{ fémur}) \times 100$ ) (De Iuliis, 1996).

- a)  $<90$ : 0.
- b)  $>90$ : 1.

Carácter 25 **(1)**. Post-palatine notch.

- a) U-shaped: 0.
- b) V-shaped: 1.

Carácter 26 **(2)**. Morphology of premaxilla (character 2, St-André and De Iuliis, 2001, modified).

- a) Short, sub-triangular and plate-like: 0.
- b) Elongated and Y-shaped (or X-shaped): 1.

Carácter 27 **(5)**. Morphology of occipital condyles and occipital area.

- a) Hollowed occipital condyles, posteroventrally inclined and round occipital area: 0.
- b) Moderately inclined occipital condyles and moderately round occipital area: 1.
- c) Prominent and posteriorly extended occipital condyle, subrectilinear occipital area (in lateral view): 2.

Carácter 28 **(9)**. Dental formula 5/4 molariform cheek teeth in a continuous (i. e., no diastema) series (character 1, De Iuliis, 1996, modified).

- a) Absent: 0.
- b) Present: 1.

Carácter 29 **(10)**. Morphology of the occlusal surface (character 2, De Iuliis, 1996). Modificado de Pujos (en prensa).

- a) Present as a peripheral wall: 0.
- b) Present as two transverse crests separated by a V-shaped groove: 1.

Carácter 30 **(12)**. Degree of rugosity of the ectotympanic (after Patterson et al., 1992 and Gaudin, 1995, modified).

- a) Strong: 0.
- b) ILght: 1.

Carácter 31**(19)**. Robustness of the femur (character 9, De Iuliis, 1996, modified).

- a) Weak (almost cylindrical as occurs in Santacrucian sloths): 0.
- b) Strong (flattened aspect): 1.
- c) Very strong: 2.

Carácter 32 **(23)**. Odontoid process of the astragalus.

- a) Absent: 0.
- b) Present: 1.

Carácter 33 **(24)**. Ectal facet of the astragalus largely expanded with occasional closing of the sulcus tali.

- a) Absent: 0.
- b) Present (often): 1.

Carácter 34 **(25)**. Angle between discoid and odontoid facets of the astragalus (after De Iuliis, 1996).

- a)  $>120^\circ$ : 0.
- b) Between 100 and  $120^\circ$ : 1.
- c)  $<100^\circ$ : 2.

La matriz queda conformada de la siguiente manera:

Caracteres de Pujos (en prensa)		
	1111 111111222222222233333	
	1234567890123 456789012345678901234	
<i>Planops</i>	0000000000000	000000000000000000000
<i>Megathericulus patagonicus</i>	000010000?000	0?????0????1???1???100
" <i>Plesiomegatherium</i> " <i>halmyronomum</i>	0000?0?????10	0?????????????111????2
<i>Eomegatherium nanum</i>	1?0010?????110	?????????????????11???102
<i>Megatheriops rectidens</i>	10112000?????	0???????????0?011?????
<i>Pyramiodontherium bergi</i>	1011200011110	0?????01001?0?011?2102
<i>Pyramiodontherium brevirostrum</i>	1011200011???	0?????0???10?011?21??
<i>Pyramiodontherium scillatoyanei</i>	??????0011110	??????0???1??????2102
<i>Plesiomegatherium hansmeyeri</i>	1?1121???????	?????????????????11???1??
<i>Eremotherium laurillardi</i>	1011201110110	021110011101011111111
<i>Megatherium tarijense</i>	1111211120211	011101111100121101101
<i>Megatherium americanum</i>	1111221121311	111121211100111102111
<i>Eremotherium eomigrans</i>	101121111011?	00?11001????01111110?
<i>Megatherium medinae</i>	1111211110211	0?????10???00?211?1101
<i>Megatherium sundti</i>	1111211110???	0?????0?????0?211?2???
<i>Megatherium altiplanicum</i>	1111221121???	1?????1?????????11?2???
<i>Megatherium urbinai</i>	1?????11110111	?1110?01110?????1?1111
<i>Megatherium celendinense</i>	11??2111??210	01?1?101?????12?1?111

Se utilizó el programa Tree Analysis Using New Technology (TNT), versión 1.0 (Goloboff et al., 2000). Para el análisis de la matriz de datos, se realizó una búsqueda exacta bajo pesos iguales, la regla de colapsamiento utilizada fue la de "minimun lenght".

De este análisis, se obtuvieron 39 árboles más parsimoniosos de 55 pasos, índice de consistencia (CI)= 76 e índice de retención (RI)= 82. El árbol de consenso estricto (Fig. 5.16) muestra una buena resolución de las relaciones entre los taxones terciarios más primitivos y de las relaciones entre *Megatherium americanum* y *M. altiplanicum* que forman un clado dentro de una gran politomía formada por aquellas especies pertenecientes a géneros más modernos (i. e. *Plesiomegatherium*, *Eremotherium*, *Megatherium*).

Siguiendo a Kearney y Clark (2003), se procedió a utilizar un método de consenso menos estricto, para lo cual se realizó un consenso de la mayoría (corte en 50%) (Fig. 5.17); en este consenso se muestran aquellos clados que aparecen en más del 50% de los árboles



más parsimoniosos. Así, se ve que para los taxones más primitivos existe un muy buen apoyo de los cladogramas, dado que estos aparecen en el 100% de los árboles; además, este árbol muestra un buen sostén del clado *Eremotherium laurillardi*-*Eremotherium eomigrans* (84%), del clado *Megatherium tarijense*-*Megatherium medinae* (84%) y del clado *Megatherium americanum*-*Megatherium altiplanicum* (100%). La información contenida en esta nueva matriz es insuficiente para resolver las relaciones dentro del clado *Pyramiodontherium*-*Megatheriops rectidens* debido a la ausencia de datos para el análisis. Por otra parte, *Plesiomegatherium hansmeyeri* estaría relacionado con el clado que involucra a especies de *Megatherium* (*Pseudomegatherium*) de acuerdo a Pujos y Salas (2004b) y Pujos (en prensa), aunque con un bajo soporte del clado (53%).

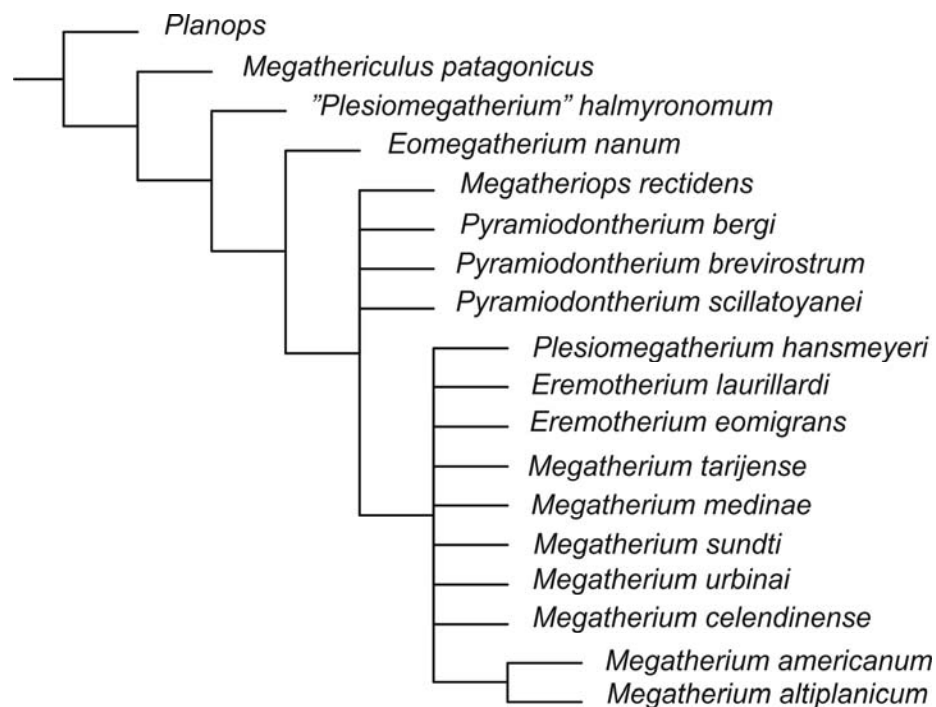


Fig. 5.16: Árbol de consenso estricto obtenido a partir de la combinación de las matrices.

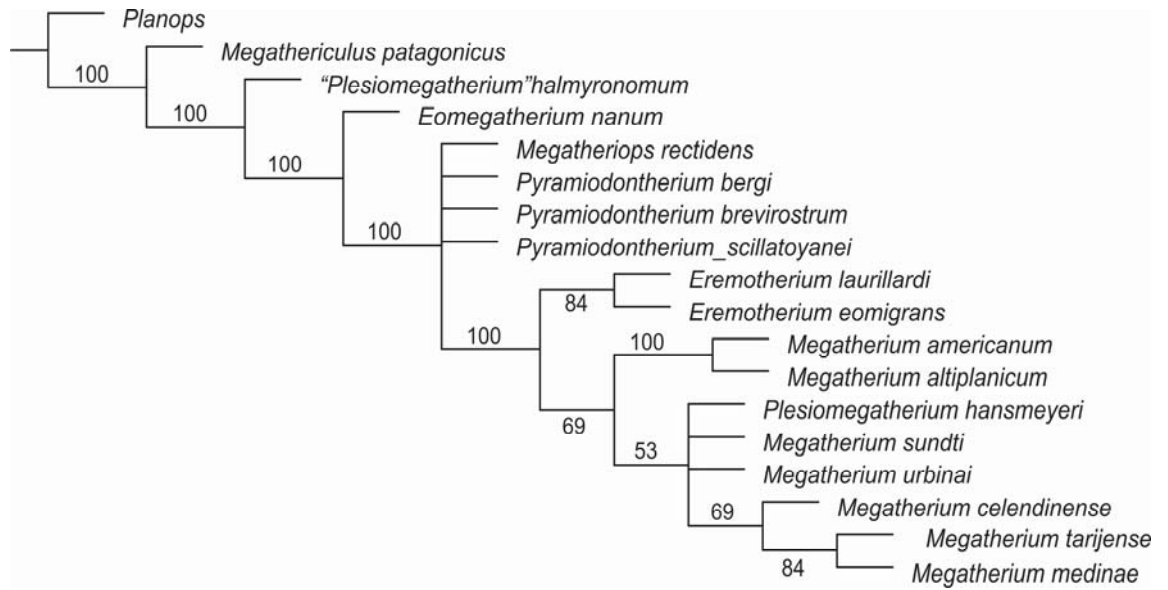


Fig. 5.17: árbol de consenso de la mayoría (corte en 50%). Los números en los nodos indican el número de veces, expresado en porcentajes, que el clado aparece en los árboles más parsimoniosos.

## 6. PALEOBIOGEOGRAFÍA

La subfamilia Megatheriinae cuenta con un biocrón que abarca el lapso que va desde la Edad Colloncurensis ("Friasense") de Patagonia (Mioceno medio), hasta la Edad Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano).

Los registros más antiguos de la subfamilia Megatheriinae en Argentina se retrotraen al Mioceno medio de Patagonia, e incluyen los géneros del lapso "Friasense" (en sentido amplio), el cual estaría representado en América del Sur por tres faunas sucesivas, Colloncurensis, Laventense y Mayoense. Hirschfeld (1985) señala la presencia de restos de megaterinos en el Laventense de Colombia. Es decir, que para el Mioceno, el registro fósil indica que los Megatheriinae están distribuidos en el noroeste de América del Sur y en el oeste de Patagonia. Los megaterinos de La Venta (Colombia) no han sido estudiados en profundidad debido a lo escaso de los restos preservados; a juzgar por lo poco que se conoce, estamos en presencia de dos taxones emparentados con *Megathericulus* (cf. *M. patagonicus*) y *Eomegatherium* (cf. *Eo. andinum*, *Eo. cabrerai*), respectivamente, ambos presentes en el Mayoense de Patagonia (Kraglievich, 1930; Scillato-Yané et al., 1993; Brandoni y Carlini, 2004). Así, para el Mioceno medio de América del Sur, los Megatheriinae probablemente se hayan distribuido de manera homogénea a lo largo del oeste del continente sudamericano, aunque una distribución más amplia, que abarcara toda América del Sur, no debe descartarse. Respecto de la relación geográfica entre Patagonia y La Venta, Candela y Morrone (2003:373) señalan: "Más allá de estas incertidumbres, las similitudes faunísticas entre La Venta y las mencionadas faunas fósiles de Argentina, expresadas aquí en el trazo I, indica que ellas serían las descendientes de una biota ancestral ampliamente distribuida en el pasado". En este sentido, la mayoría de los Megatheriinae estudiados en esta Tesis se distribuyen entorno al "trazo generalizado I" de Candela y Morrone (ver Candela y Morrone, 2003, fig. 7). Más adelante los autores señalan: "En síntesis, los componentes del trazo generalizado I indican una biota ancestral muy antigua (originada al menos en el Deseadense), y ampliamente distribuida en el pasado desde el sur de Patagonia hasta el noroeste de América del Sur..." (Candela y Morrone, 2003:375).

De aquéllos Megatheriinae que se registran en el norte de América del Sur, es poca la información con que se cuenta; recientemente Carlini et al. (en prensa) describen nuevos Megatheriinae procedentes del Mioceno tardío-Plioceno de Venezuela; los autores consideran que entre estos megaterinos estaría el "antecesor" de *Eremotherium*, de amplia distribución geográfica durante el Pleistoceno. Así, muy probablemente la historia de los Megatheriinae del norte de América del Sur comenzó con algún taxón íntimamente relacionado con los primitivos megaterinos patagónicos, para luego dar origen a la serie

filética propuesta por Carlini et al. (i. e. *Proeremotherium*-*Eremotherium*). Sin embargo, es necesario conocer nuevos y mejores materiales como para poder esclarecer la evolución del linaje más tropical de *Megatheriinae*.

En lo que respecta a los *Megatheriinae* del cono sur de América del Sur, la mayoría de sus representantes se registran en Argentina. Durante el Colloncurensense ("Friasense") los primeros *Megatheriinae* de Argentina (y de hecho los primeros *Megatheriinae*) están, representados por *Megathericulus primaevus*, de la provincia de Neuquén y *Megathericulus patagonicus* procedente de los niveles inferiores de Laguna Blanca, provincia de Chubut, aunque la estratigrafía y biocronología de las sedimentitas portadoras es al menos discutible. Independientemente de cuál sea exactamente la especie más antigua de *Megatheriinae*, lo cierto es que *Megathericulus* es el género más antiguo conocido.

Durante el Mayoense de Patagonia, se registra: *Megathericulus patagonicus* (Scillato-Yané et al. 1993; De Iuliis et al., enviado) y *Eomegatherium*, con dos especies *Eomegatherium andinum* y *Eomegatherium cabrerai* (Kraglievich, 1930; Brandoni y Carlini, 2004). Como fuera mencionado, éstos guardan una relación muy estrecha con aquéllos registrados en el Laventense de Colombia.

Durante el lapso que abarca al Mioceno medio-tardío, se produce un ingreso del mar en territorio argentino, evento conocido con el nombre de "ingresión marina paranense" o "entrerriense". Aceñolaza (1976) considera que se produjo un único evento ingresivo, en tanto que Frenguelli (1920a) reconoce tres ingresiones distintas: Paranense, Entrerriense y Rionegrense. El ingreso del mar se produce a partir del noreste de la provincia de Buenos Aires, para luego extenderse hacia el centro y norte del país, y llegar por lo menos hasta el sur de Bolivia y Paraguay. La evidencia de la ingresión son las distintas formaciones de origen marino reconocidas en gran parte del Noroeste de Argentina (e. g. Formación Paraná, provincia de Entre Ríos; Formación San José, en las provincias de Tucumán y Catamarca, Formación Yecué en Bolivia, Formación Camacho en el Uruguay). El límite oriental de la transgresión se ubicó al oeste del Uruguay y al Sudoeste de la provincia de Entre Ríos; el límite occidental está menos delimitado (Marengo, 2000). En términos generales fue un mar somero, de baja salinidad y con una temperatura similar a la que se presenta actualmente en los mares adyacentes. A pesar que la ingresión marina ha sido estudiada por diferentes autores (véase Ramos y Alonso, 1995; Gavriloff y Bossi, 1998), no ha habido consenso respecto a sus aspectos cronológicos más precisos; no obstante, se acepta en general que se produjo en el período Mioceno medio-tardío, probablemente entre los 11 y los 13 Ma.

Este mar, que pudo conectarse con los mares producto de otras ingresiones que se produjeron en distintos puntos de América del Sur (Fig. 6.1), sumado a eventos relacionados con la elevación de la cordillera de los Andes durante el período de desarrollo de la

ingresión, fueron probablemente responsables de una diferenciación geográfica que condicionó la futura evolución de los Megatheriinae.

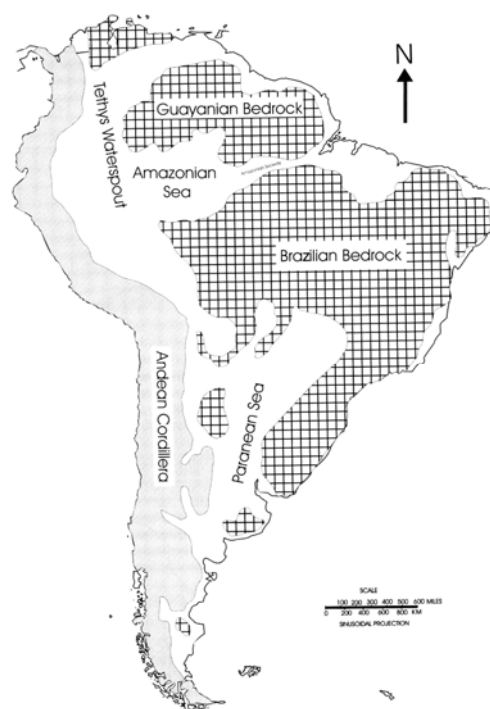


Fig. 6.1: Principales áreas geográficas afectadas por las incursiones marinas del Mioceno medio-Mioceno tardío (modificado de Donato et al., 2003).

A partir de la retirada del mar (Mioceno tardío), comienza un nuevo ciclo sedimentario y con él el periodo denominado "Edad de las Planicies Australes" (Pascual y Bondesio, 1982), cuya duración abarca aproximadamente el lapso temporal que va desde los 11 Ma hasta los 3 Ma (Pascual et al, 1996; Ortiz Jaureguizar, 1998).

En el Chasiquense (Mioceno tardío), únicamente se registra "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* en la Formación Arroyo Chasicó (sudeste de la provincia de Buenos Aires); "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* presenta características más evolucionadas que sus hermanos patagónicos. No se conoce ningún otro taxón de megaterino cuyos restos se hayan exhumado en sedimentitas atribuibles a la Edad Chasiquense. Un resto de mandíbula procedente de la informalmente conocida "Formación Saladillo" (Mioceno) (Powell, com. pers.) presenta una morfología similar a la de "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*, pero la determinación exacta de la procedencia de estos restos aún está en progreso.

Durante el Huayqueriense (Mioceno tardío) se registra la mayor diversidad genérica de Megatheriinae conocida; en las Huayquerías de Mendoza, *Megatheriops rectidens*; *Pyramiodontherium* está representado por tres especies: *Pyramiodontherium bergi* y

*Pyramiodontherium brevirostrum* en Andalhuala, provincia de Catamarca, y una nueva especie en el "Conglomerado osífero" de la Formación Ituzaingó, en la provincia de Entre Ríos (Cione et al., 2000); además de estas localidades, el género se distribuye en la provincia de Tucumán.

En el "Conglomerado osífero" de la Formación Ituzaingó se registra la mayor diversidad de Megatheriinae: cuatro géneros monoespecíficos: *Promegatherium smaltatum*, *Eomegatherium nanum*, *Pliomegatherium lelongi* y una nueva especie de *Pyramiodontherium*. Así, la diversidad de Megatheriinae en esta unidad, después de la presente revisión, es menor a la considerada en trabajos previos; no obstante sigue siendo la unidad con mayor diversidad para el Mioceno tardío.

El registro de Megatheriinae durante el Plioceno argentino es problemático y no hay datos estratigráficos y geográficos precisos para poder esclarecer la biogeografía de la subfamilia durante este lapso. Únicamente *Pyramiodontherium scillatoyanei* presenta información geográfica y estratigráfica exacta, este taxón se registra en la provincia de la Rioja durante el Plioceno tardío (De Iuliis et al., 2004).

La procedencia geográfica y estratigráfica de *Plesiomegatherium hansmeyeri* es dudosa (ver Roth, 1911; Rovereto, 1914; Cabrera, 1928); según Roth (1911) los restos proceden de Abra Pampa, provincia de Jujuy, de sedimentos pliocenos (sensu Cabrera, 1928); sin embargo, la procedencia exacta es discutida, dado que Rovereto (1914) afirma que no proceden de Abra Pampa, sino de la Formación Tarija en Bolivia (Pleistoceno Medio). La importancia de conocer la procedencia precisa de *Plesiomegatherium hansmeyeri* radica en que éste presenta características que lo vinculan con el género *Megatherium*, cuyo registro comienza en el Plioceno de Bolivia (Saint-André y De Iuliis, 2001). La presencia de *Plesiomegatherium hansmeyeri* en el Noroeste de Argentina, o en su defecto en Tarija (Bolivia), sería un elemento más que indicaría que es en el altiplano donde debe buscarse los orígenes del clado *Megatherium*, tal como fuera expuesto por Saint-André y De Iuliis (2001).

Una vez diferenciado el género *Megatherium*, a principios del Plioceno o incluso antes, la historia de este clado siguió dos caminos diferentes; por un lado se diferenció un linaje andino, cuyas especies (e. g. *Megatherium tarijense*, *M. urbinai*, *M. sundti*, *M. medinae*), reunidas en el subgénero *Megatherium* (*Pseudomegatherium*) Kraglievich, 1931, se distribuyeron en altas altitudes de los Andes centrales; por otro lado, aquéllas reunidas en el subgénero *Megatherium* (*Megatherium*) que se distribuyeron en bajas altitudes, fundamentalmente en las pampas argentinas (e. g. *M. americanum*) y en el altiplano de Bolivia (i. e. *M. altiplanicum*) (Saint-André y De Iuliis, 2001; Pujos, en prensa; Pujos y Salas, 2004a y b). En este sentido, Saint-André y De Iuliis (2001) consideran la posibilidad de que

haya existido una amplia similitud ecológica entre el Altiplano (durante el Plioceno) por un lado y las regiones argentinas de baja altitud durante el Pleistoceno por el otro.

Por otra parte, el resultado de análisis filogenético indica que las especies más primitivas se hallan en afloramientos más antiguos y aquéllas más derivadas en rocas más modernas (Fig. 6.2).

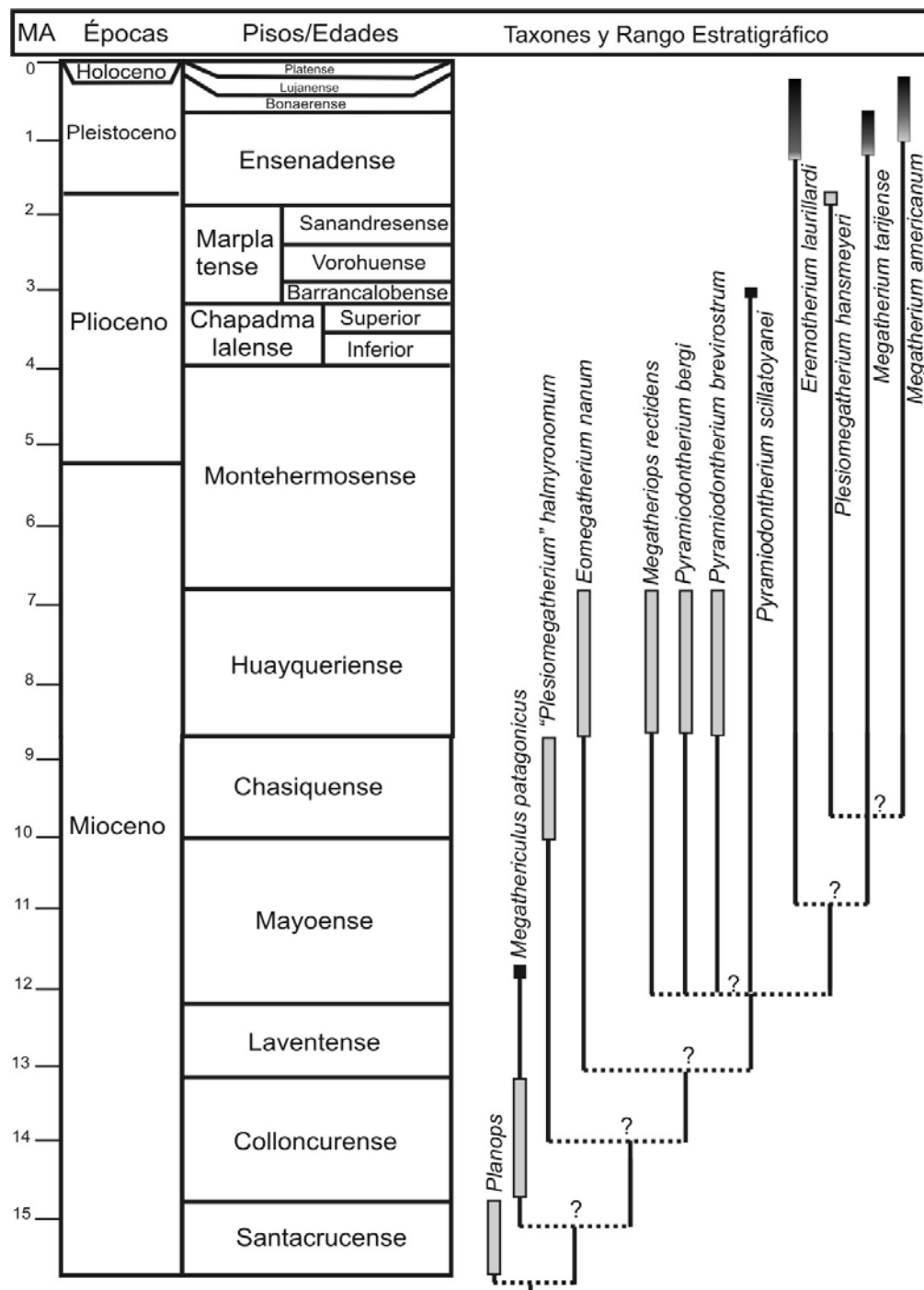


Fig. 6.2. Cladograma de consenso y rango estratigráfico de las especies consideradas en el análisis filogenético. Las barras en gris indican las probables distribuciones temporales máximas; las barras en negro representan distribuciones con buen control estratigráfico. Las divergencias de las especies hermanas se muestran esquemáticamente, lo cual no implica conocimiento del tiempo exacto de cladogenesis.



## 7. CONCLUSIONES

### Sistemáticas:

- 1) En Argentina el género *Megathericulus* cuenta con sólo dos especies: *Megathericulus patagonicus* y *Megathericulus primaevus*; por su parte, *Megathericulus friasensis*, además de que muy probablemente no sea un megaterino, procede de territorio chileno.
- 2) La evaluación de todos los caracteres presentes en "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* no permiten la inclusión de éste en ningún género previamente conocido; pero sí justifican la creación de un nuevo género de Megatheriinae cuya especie tipo es "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*, que presenta un grado evolutivo más "avanzado" que el de *Megathericulus* y *Eomegatherium* del Mayoense de Patagonia, pero más "primitivo" que aquel presente en los taxones del Huayqueriense del Centro y Noroeste argentino (e. g. *Megatheriops*, *Pyramiodontherium*).
- 3) *Pliomegatherium* está representado por una única especie, *Pliomegatherium lelongi*, siendo *Pliomegatherium paranensis* sinónimo junior de ésta.
- 4) *Eomegatherium* está representado por tres especies, *Eo. andinum*, *Eo. cabrerai* y *Eo. nanum*; la primera presenta características más primitivas que las dos últimas, las cuales son muy semejantes entre sí.
- 5) Para el "Conglomerado osífero" de la Formación Ituzaingó (Mioceno medio-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos, la diversidad de megaterinos es menor a la planteada por estudios previos. No obstante, el establecimiento de las correspondientes sinonimias, así como la asignación genérica y específica de los ejemplares no resulta sencilla, debido fundamentalmente a características relacionadas con el modo de depositación de la unidad.
- 6) *Promegatherium smaltatum* es la única especie de este género, debiéndose considerar a *Promegatherium parvulum* y *Promegatherium remulsum* nomen dubium.
- 7) *Megatherium antiquum* del Terciario de Entre Ríos debe considerarse nomen dubium.
- 8) *Pyramiodontherium* está representado por tres especies en el Noroeste de la Argentina (*Pyramiodontherium bergi*, *Pyramiodontherium brevirostrum* y *Pyramiodontherium scillatoyanei*), a las que debe sumársele una nueva especie procedente del Terciario de Entre Ríos. Por su parte *Pyramiodontherium? carlesi* representaría un ejemplar de *Megatherium*.
- 9) Probablemente el género *Megatherium* no se registre durante el Mioceno tardío-Plioceno temprano, pues *Megatherium? uquiense* y *Megatherium gaudryi* originalmente

considerados como taxones terciarios, procederían en realidad de sedimentos cuaternarios; por su parte, aquellos restos sobre los cuales está basado *Megatherium istilarti* seguramente pertenecen a especies del género *Pyramiodontherium*.

De esta manera se hipotetiza que el género *Megatherium* tiene su origen muy probablemente en el Plioceno medio del altiplano de Bolivia (Saint-André y De Iuliis, 2001), o incluso antes, y hace su aparición en territorio argentino en el Plioceno más tardío.

#### Filogenéticas y Evolutivas:

1) *Megathericulus patagonicus* es el megaterino más antiguo conocido y el más primitivo. Sin embargo, restan algunas dudas por resolver acerca de la estratigrafía y cronología del "Friasense".

2) *Plesiomegatherium* resulta parafiletico.

3) *Plesiomegatherium hansmeyer* está relacionado con el origen del clado *Megatherium*.

4) Las relaciones entre las especies de *Pyramiodontherium* y *Megatheriops rectidens* son difíciles de establecer debido fundamentalmente a la insuficiencia de datos para el análisis.

5) La variación intraespecífica presente en especies cuaternarias, también está presente en la terciarias; este hecho sumado a la pobreza del material con que se cuenta, dificulta la resolución de los análisis filogenéticos, ya que no es fácil definir un alto número de caracteres confiables que sean aplicables a la mayoría de los taxones.

6) A pesar de que son pocos, los caracteres usualmente utilizados en análisis filogenéticos de los Megatheriinae muestran muy buen soporte. Este limitado número de caracteres utilizados se refleja en que los diferentes clados dentro del cladograma estén sustentados por pocos caracteres, ésto es más notorio cuanto más basal es el clado estudiado.

#### Paleobiogeográficas:

1) Para el "Friasense" en sentido amplio de Patagonia existieron cuatro especies de megaterinos: *Megathericulus patagonicus*, *Megathericulus primaevus*, *Eomegatherium cabrerai* y *Eomegatherium andinum*.

2) En el Chasicuense del suroeste de la provincia de Buenos Aires existió una única especie de megaterino "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum*.

3) *Eomegatherium* se distribuyó en Patagonia durante el "Friasense" y en Entre Ríos durante el Huayqueriense.

4) El género *Pyramiodontherium* se distribuyó durante el Huayqueriense en las provincias de Catamarca y Entre Ríos.

5) La evaluación de los caracteres presentes en *Plesiomegatherium hansmeyeri* no parecieran confirmar la procedencia de éste planteada por Rovereto (1914) contra la indicada por Roth (1911) y Cabrera (1928); sin embargo, es necesaria nueva información para dilucidar esta cuestión.

6) En el "Conglomerado osífero" aparentemente coexistieron taxones emparentados con los más antiguos megaterinos patagónicos (i. e. *Eomegatherium*) y algunos (i. e. *Pliomegatherium*) relacionados con *Eremotherium*, de amplia distribución durante el Pleistoceno americano.

7) *Megatherium* tiene su origen en el Plioceno de Bolivia, muy probablemente a partir del límite Plioceno-Pleistoceno comenzó a ampliar su distribución. De acuerdo a Pujos y Salas (2004a), un linaje ocupó áreas andinas y otro ocupó áreas bajas, abiertas, hasta llegar hasta el sur de la Patagonia durante el Pleistoceno.

### **Perspectivas para futuras investigaciones**

A pesar que De Iuliis (1996) realiza un trabajo minucioso sobre los géneros *Eremotherium* y *Megatherium*, considero que aún quedan dudas sobre la diversidad de este último. De Iuliis (1996) considera que *Megatherium gallardoi* C. Ameghino y Kraglievich, 1921, *Megatherium lundí* Gervais y Ameghino, 1880, y *Megatherium gaudryi* Moreno, 1888, entre otros, son sinónimos de *Megatherium americanum* Cuvier, 1796; esta sistemática está basada en la variación individual que el autor considera que existe en la subfamilia. Cabe destacar que Saint André y De Iuliis (2001) consideran a *Megatherium gallardoi* como un taxón válido. Por este motivo, creo que es necesario realizar un nuevo estudio del género *Megatherium*, o al menos de aquellos ejemplares exhumados en territorio argentino.

No obstante, es necesario precisar la procedencia geográfica y estratigráfica para poder realizar un estudio más detallado de este género; los datos de procedencia con que se cuenta actualmente muchas veces son incompletos, imprecisos y hasta erróneos.

En los últimos años, se ha producido un importante avance en el campo de la biomecánica y la morfología funcional; por lo tanto sería interesante realizar estudios morfofuncionales en taxones terciarios; si bien el material con que se cuenta no es abundante, considero que una primera aproximación puede realizarse en cuestiones relacionadas con la postura, la locomoción, y con el modo y tipo de alimentación de estos Megatheriinae terciarios.

Para avanzar en la comprensión de la paleobiogeografía de este grupo es necesario contar con nuevos materiales que presenten un buen control estratigráfico.

Por otra parte, es necesaria la revisión de gran parte la fauna fósil de vertebrados del "Conglomerado osífero" de la provincia de Entre Ríos, dado que no sólo la diversidad de Megatheriinae ha sido sobrestimada en trabajos previos, sino que también lo ha sido la de otros grupos de vertebrados (e. g. Megalonychiidae, Hydrochoeridae).

## 8. BIBLIOGRAFÍA

Aceñolaza, F. G. 1976. Consideraciones bioestratigráficas sobre el Terciario marino de Paraná y alrededores. *Acta Geológica Lilloana* 13 (2): 91-107.

Ameghino, C. 1919. Sobre los mamíferos fósiles del piso Araucanense de Catamarca y Tucumán. *Actas de la Primera Reunión Nacional de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales* (Tucumán, 1916) 2:150-153.

Ameghino, C. y Kraglievich, L. 1921. Descripción del “*Megatherium gallardo*” C. Amegh. descubierto en el Pampeano inferior de la ciudad de Buenos Aires. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 31: 134-156.

Ameghino, F. 1883. Sobre una nueva colección de mamíferos recogidos por el Profesor Pedro Scalabrini en las barrancas del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 5: 257-306.

Ameghino, F. 1885. Nuevos restos de mamíferos fósiles Oligocenos recogidos por el Profesor Pedro Scalabrini y pertenecientes al Museo Provincial de la ciudad de Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 8: 5-207.

Ameghino, F. 1886. Contribuciones al conocimiento de los mamíferos fósiles de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 9 (1-2): 5-228.

Ameghino F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* (eds), 1027 p.

Ameghino, F. 1891. Mamíferos y Aves fósiles argentinos. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 240-259.

Ameghino, F. 1892. Réplique aux critiques du Dr. Burmeister sur quelques genres de mamifères fossiles de la République Argentine. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 12: 437-470.

Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 58: 225-291.

Ameghino, F. 1906. Les Formations Sedimentaires du Crétacé Supérieur et du Tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 15 (ser. 3a, 8): 1-568.

Aramayo, S. y Manera de Bianco, T. 1996. Edad y nuevos hallazgos de icnitas de mamíferos y aves del yacimiento paleoicnológico de Pehuén-Có (Pleistoceno tardío). Provincia de Buenos Aires, Argentina. *1º Reunión Argentina de Icnología, Asociación Paleontológica Argentina*, Publicación Especial 4: 47-57.

Bargo, M. S. 2001a. The ground sloth *Megatherium americanum*: skull shape, bite forces, and diet. *Acta Palaeontologica Polonica* 46 (2): 173-192.

Bargo, M. S. 2001b. *El aparato masticatorio de los perezosos terrestres (Xenarthra, Tardigrada) del Pleistoceno de Argentina. Morfometría y biomecánica*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina, 400 pp. Inédita.

Bargo, M. S. 2003. Biomechanics and paleobiology of the Xenarthra: The state of the art (Mammalia: Xenarthra). *Senckenbergiana Biologica* 83 (1): 41-50.

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 (3): 601-610.

Bargo, M. S., De Iuliis, G. y Vizcaíno, S. F. 2003. Hypsodonty in Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada) and its correlation with dietary and habitat preferences. XIX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Buenos Aires. *Ameghiniana* 40 (4): 52R.

Bidegain, J. C. 1993. Primeros análisis paleomagnéticos en sedimentos del Cenozoico tardío en las márgenes del río Paraná. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 48 (3-4): 247-256.

Bidegain, J. C. 1999. Stratigraphic and paleomagnetic studies in marine and continental sediments of SW Entre Ríos, Argentina. *Quaternary International* 62 (1999): 21-34.

Blanco, R. y Czerwonogora, A. 2003. The gait of *Megatherium* Cuvier 1796 (Mammalia, Xenarthra, Megatheriidae). *Senckenbergiana Biologica* 83 (1): 61-68.

Bondesio, P., Rabassa, J., Pascual, R., Vucetich, M. G. y Scillato-Yané, G. J. 1980a. La Formación Collón-Curá de Pilcaniyeu Viejo y sus alrededores (Río Negro, República Argentina). Su antigüedad y las condiciones ambientales según su distribución, su litogénesis y sus vertebrados. *Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología* 3: 85-99. Buenos Aires, Argentina, 1978.

Bondesio, P., Laza, J. H., Scillato-Yané, G. J., Tonni, E. P. y Vucetich, M. G. 1980b. Estado actual del conocimiento de los vertebrados de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno temprano) de la provincia de Buenos Aires. *Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología* 3: 101-127. Buenos Aires, Argentina, 1978.

Bossi, G. E. y Palma, R. M. 1982. Reconsideración de la estratigrafía del Valle de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina. *5º Congreso Latinoamericano de Geología* (Buenos Aires, 1982) Actas 1: 155-172.

Bossi, G. E., Ovejero, R. y Strecker, M. 1987. Correlación entre los perfiles del Terciario superior en la Puerta de Corral Quemado-Hualfín y de entre Ríos (Chiquimil), provincia de Catamarca, Argentina. *10º Congreso Geológico Argentino* (Tucumán, 1987) Actas 2: 117-120.

Bossi, G. E., Muruaga, C. M., Hernando, A. y Ahumada, A. L. 1993. Geología y estratigrafía de la cuenca neógena Santa María-Hualfín (deptos. Santa María y Belén, provincia de Catamarca). *12º Congreso Geológico Argentino y 2º Congreso de Exploración de Hidrocarburos* Actas 2: 156-165.

Brandoni, D. 2004. Los Megatheriinae (Xenarthra, Tardigrada) de la Formación Ituzaingó (Mioceno Superior-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos. Reunión Anual de Comunicaciones Científicas APA, Diamante, 2004 *Ameghiniana* 41 (4): 7R.

Brandoni, D. 2005. Los Megatheriinae (Xenarthra, Tardigrada) de la Formación Ituzaingó (Mioceno Superior-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos. INSUGEO, *Miscelánea* 14: 27-35.

Brandoni, D., Carlini, A. A. y Scillato-Yané, G. J. 2001. Una nueva especie de *Pyramiodontherium* (Xenarthra, Megatheriinae) en el "Mesopotamiense" (Mioceno tardío-Plioceno temprano) de Entre Ríos, Argentina. XVII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Esquel. *Ameghiniana* 38 (4): 4R-5R.

Brandoni, D., Carlini, A. A., Pujos, F. y Scillato-Yané, G. J. 2004. The pes of *Pyramiodontherium bergi* (Moreno & Mercerat, 1891) (Xenarthra, Phyllophaga): the most complete pes of a Tertiary Megatheriinae. *Geodiversitas* 26 (4): 643-659.

Brandoni, D. y Carlini, A. A. 2004. Nuevos restos de Megatheriinae (Xenarthra, Phyllophaga, Megatheriidae) en el "Mayoense" (Mioceno Medio) de Santa Cruz. XX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, La Plata. *Ameghiniana* 41 (4): 37R.

Bravard, A. 1858. *Monografía de los terrenos marinos Terciarios de las cercanías del Paraná*. Imprenta del Congreso de la Nación (Versión facsimilar). Buenos Aires, 1995, V-XII + 1-107 pp.

Burmeister, H. 1891. Continuación a las adiciones al examen crítico de los mamíferos terciarios. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 401-461.

Cabrera, A. 1928. Sobre algunos megaterios Pliocenos. *Revista del Museo de La Plata* 31: 339-352.

Cabrera, A. 1929. La estructura de la Mano y del Pie en el megaterio. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 107: 425-443. Buenos Aires.

Cabrera, A. 1937. Notas sobre el Suborden Typotheria. *Notas Museo de La Plata, Paleontología* 2 (8) 17-43.

Cabrera, A. 1939. Un nuevo representante Santacrusense de la Familia Megatheriidae. *Notas del Museo de La Plata, Paleontología* 4: 475-483.

Cabrera, A. 1944. Los gliptodontes del Araucaniano de Catamarca. *Revista del Museo de La Plata (nueva serie) sección Paleontología* 3: 5-76.



Candela, A. M. y Morrone, J. J. 2003. Biogeografía de puercoespines neotropicales (Rodentia: Hystricognathi): Integrando datos fósiles y actuales a través de un enfoque panbiogeográfico *Ameghiniana* 40 (3): 351-378.

Carlini A. A., Pascual, R., Reguero, M., Scillato Yané, G. J., Tonni, E. P. y Vizcaíno, S. F. 1990. The first paleogene land placental mammal from Antarctica: its paleoclimatic and paleobiogeographical bearings. *IV International Congress of Systematic and Evolutionary Biology*. Washington, 1990. Evolutionary Biology. Washington, 1990.

Carlini, A. A., Scillato-Yané, G. J., Noriega, J. I. y Aceñolaza, F. 2000. Perezosos terrestres (Xenarthra, Tardigrada) del "Mesopotamiense" (Fm. Ituzaingó, Mioceno tardío-Plioceno) de la Provincia de Entre Ríos, Argentina. *Studia Geologica Salmanticensia* 36:13-27.

Carlini, A. A., Brandoni, D., Scillato-Yané, G. J. y Pujos, F. 2002. Una nueva especie de megaterino (Xenarthra, Megatheriidae) del Mioceno Tardío-Plioceno de Catamarca, Argentina. *Ameghiniana* 39 (3): 367-377.

Carlini, A. A. y Scillato-Yané, G. J. 2004. The oldest Megalonychidae (Xenarthra: Tardigrada); phylogenetic relationships and an emended diagnosis of the family. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abh.* 233: 423-443; Stuttgart.

Carlini, A. A., Brandoni, D. y Sánchez, R. (en prensa). First megatheriines (Xenarthra, Phyllophaga, Megatheriidae) from the Urumaco (Late Miocene) and Codore (Pliocene) Formations, Estado Falcón, Venezuela. *Journal of Systematic Paleontology*.

Cartelle, C. 1992. *Edentata e megamamíferos herbívoros extintos da Toca dos Ossos (Ourolândia, Bahia, Brasil)*. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 301 pp.

Cartelle, C. y De Iuliis, G. 1995. *Eremotherium laurillardi*: the panamerican Late Pleistocene Megatheriid sloth. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15 (4): 830-841.

Casamiquela, R. M. 1974. El bipedalismo de los megaterioideos. Estudio de pisadas fósiles en la Formación de Río Negro típica. *Ameghiniana* 11: 249-282

Casamiquela, R. M. y Sepulveda, F. 1974. Catalogación crítica de algunos vertebrados fósiles Chilenos. III. Los megaterioideos. Sobre *Megatherium medinae* Philippi. *Ameghiniana* 11 (2): 97-123.

Casinos, A. 1996. Bipedalism and quadrupedalism in *Megatherium* Cuvier 1796: an attempt at biomechanical reconstruction. *Lethaia* 29: 87-96.

Castellanos, A. 1923. Le limite plio-pléistocène et el problème de l'homme tertiaire dans la République Argentine. *Revista Universidad Nacional de Córdoba* 10 (1): 110-122.

Cattoi, N. V. 1966. *Xenarthra*. In Pascual et al., Paleontografía Bonaerense, fasc. IV, Vertebrata: 59-100. La Plata.

Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1995a. Chronostratigraphy and "Land-Mammal Ages" in the Cenozoic of southern South America: principles, practices, and the "Uquian" problem. *Journal of Paleontology* 69: 135-159.

Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1995b. El estratotipo de los pisos Montehermosense y Chapadmalalense (Plioceno) del esquema cronológico sudamericano. *Ameghiniana* 32: 369-374. Buenos Aires.

Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1995c. *Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico superior de la región pampeana*. In Alberdi, M. T., G. Leone & E. P. Tonni (Eds.) Evolución biológica de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el mediterráneo occidental. Monografías CSIC 12: 47-74. Madrid.

Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1996. Reassessment 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*. In : Rabassa and Salemme (éds), Quaternary vertebrate palaeontology in South America, vol. Special Volume: 23-51.

Cione, A. L. y Tonni, E. P. 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European Vertebrate-Bearing units. *Bollettino Della Società 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*. In: R. E. de Barrio, R. O. Etcheverry, M. F. Caballé y E. Llambías (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., Azpelicueta, M. M., Bond, M., Carlini, A. A., Casciotta, J., Cozzuol, M., De La Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F. J., Noriega, J. I., Scillato-Yané, G. J., Soibelzon, L., Tonni, E. P., Verzi, D. H y Vucetich, M. G. 2000. Miocene Vertebrates From Paraná, Eastern Argentina", INSUGEO, *Serie Correlación Geológica* 14: 191-237.

Código Argentino de Estratigrafía. 1992. Comité Argentino de Estratigrafía, Asociación Geológica Argentina, serie B (Didáctica y Complementaria) N° 20: 64 pp.

Cozzuol, M. A. 1993. *Mamíferos Acuáticos del Mioceno Tardío de Argentina. Sistemática, Evolución y Biogeografía*. Tesis Doctoral (inédita), Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 148 pp.

Crisci, J. V. 1982. Parsimony in evolutionary theory: Law or methodological prescription? *Journal of Theoretical Biology*. Special Issue on Unsolved Problems 97: 35-41.

Cuvier, G. 1796. Notice sur le squelette d'une très grande espèce de quadrupède inconnue jusqu'à présent trouvé au Paraguay et déposé au cabinet d'histoire naturelle de Madrid. *Magasin Encyclopédique: ou Journal des Sciences, des Lettres et des Arts*. 1 (3): 303-310.

De Alba, E. 1953. Geología del Alto Paraná, en relación con los trabajos de derrocamiento entre Ituzaingó y Posadas. *Revista Asociación Geológica Argentina* 8 (3): 129-161.

De Carles, E. 1911. Ensayo geológico descriptivo de las Guayquerías del Sur de Mendoza (Departamento de San Carlos). *Anales del Museo Nacional de Ciencias Natural* 22 (serie 3, at. 4): 77-95.

De Iuliis, G. 1994. Relationships of the Megatheriinae, Nothrotheriinae, and Planopsinae: some skeletal characteristics and their importance for phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14 (4): 577–591.

De Iuliis, G. 1996. *A Systematic Review of the Megatheriinae (Mammalia: Xenarthra: Megatheriidae)*. Unpublished Doctoral Thesis, University of Toronto, Toronto, 781 pp.

De Iuliis, G. 2003. Toward a morphofunctional understanding of the humerus of Megatheriinae: the identity and homology of some diaphyseal humeral features (Mammalia, Xenarthra, Megatheriidae). *Senckenbergiana Biologica* 83 (1), 68-78.

De Iuliis, G. y Cartelle, C. 1993. The medial carpal and metacarpal elements of *Eremotherium* and *Megatherium* (Xenarthra: Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 13 (4): 525-533.

De Iuliis G. y Saint-André, P. A. 1997. *Eremotherium sefvei* nov. sp. (Mammalia: Xenarthra: Megatheriidae) from the Pleistocene of Ulloma, Bolivia. *Geobios* 30: 453-461

De Iuliis, G. y Cartelle, C. 1999. A new giant megatheriine ground sloth (Mammalia: Xenarthra: Megatheriidae) from the Late Blancan to Early Irvingtonian of Florida. *Zoological Journal of the Linnean Society* 127: 495-515.

De Iuliis, G., Bargo, M. S. y Vizcaíno, S. F. 2000. Skull morphology variation and mastication in the fossil giant armadillos *Pampatherium* spp.; with remarks on related genera (Mammalia: Xenarthra: Pampatheriidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20 (4): 743-754.

De Iuliis, G., Ré, G. H. y Vizcaíno, S. F. 2004. The Toro Negro Megatheriine (Mammalia, Xenarthra): a new species of *Pyramiodontherium* and a review of *Plesiomegatherium*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24 (1): 214-227.

De Iuliis, G., Brandoni, D. y Scillato-Yané, G. J. (enviado). New remains of *Megathericulus patagonicus* Ameghino, 1904 (Xenarthra, Megatheriidae): information on primitive features of megatheriines. *Journal of Paleontology*.

De Muizon, C, McDonald, H. G., Salas, R. y Urbina, M. 2003. A new species of aquatic sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Xenarthra) from the Late Miocene of Peru. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23 (4) 886-894.

Doering, A. 1882. Informe oficial de la Comisión científica agregada al Estado Mayor General de la expedición al Río Negro. Geología. Buenos Aires: 299-530.

Donato, M., Posadas, P., Miranda-Esquivel, D., R. Ortiz Jaureguizar, E. y Cladera, G. 2003. Historical biogeography of the Andean region: evidence from *Listroderina* (Coleoptera: Curculionidae: Rhytirrhini) in the context of South American geobitic scenario. *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 339-352.

Engelmann, G. F. 1985. *The phylogeny of the Xenarthra*. Pp. 51-64, in: *The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilinguas*, G. G. Montgomery, ed. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 451 pp

Fariña, R. A. 1996. Trophic relationships among Lujanian Mammals. *Evolutionary Theory* 11 (2): 125-134.

Fariña, R. A. 2002. *Megatherium*, el pelado: sobre la apariencia de los grandes perezosos (Mammalia; Xenarthra, Tardigrada) cuaternarios. *Ameghiniana* 39 (2) 241-244.

Fariña, R. A. y Blanco, R. E. 1996. *Megatherium*, the stabber. *Proceedings of the Royal Society B* 263 (1377): 1725-1729.

Fariña R. A. y Vizcaíno S. F. 1999, A century after Florentino Ameghino: The palaeobiology of the Quaternary Land Mammal Fauna of South America revisited, *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 255-277.

Farris, J. S. 1983. *The logical basis of phylogenetic analysis*. Pp. 7-36, in N. L. Platnick and V. A. Funk. Editores. *Advances in cladistics*. Columbia University Press. New York.

Fidalgo, F., Laza, J. H., Porro, N. y Tonni, E. P. 1979. Algunas características de la Formación Arroyo Chasicó y sus relaciones geológicas. *Actas del Séptimo Congreso Geológico Argentino I*: 213-225.

Fidalgo, F. y Porro, N. 1980. Apéndice Geológico. In: Bondesio et al. Estado actual del conocimiento de los vertebrados de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno temprano) de la provincia de Buenos Aires. *Actas II Congreso Argentino de Paleontología y*

*Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología* (3): 101-127. Buenos Aires, Argentina, 1978.

Flynn, J. J. y Swisher, C. C. 1995. *Cenozoic South American Land-mammal ages: correlation to global geochronologies*. In: W.A. Berggren, D.V. Kent, and J. Handerbol (eds.). *Geochronology, Time scales, and Correlation: Framework for a Historical Geology*. SEPM Special Publication 54: 317-333.

Frenguelli, J. 1920a Contribución al conocimiento de la geología de Entre Ríos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 24: 55-256.

Frenguelli, J. 1920b. Excursión en los alrededores de Esperanza (Provincia de Santa Fe). *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 24: 257-292.

Frenguelli, J. 1928. Observaciones geológicas en la región costanera sur de la Provincia de Buenos Aires. *Anales de la Facultad de Ciencias de la Educación* 2:1-145. Entre Ríos.

Galvan, A. F. y Ruiz Huidobro, O. J. 1965. Geología del Valle de Santa María. Estratigrafía de las formaciones mesozoico-terciarias. *Actas Segundas Jornadas Geológicas Argentinas*, Tucumán 3: 217-230.

Gaudin, T. J. 1994. Phylogeny of the Tardigrada (Xenarthra, Mammalia): the craniodental evidence. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14 (Suppl.): 27A.

Gaudin, T. J. 1995. The ear region of edentates and the phylogeny of the Tardigrada (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 672-705.

Gaudin, T. J. 2004. Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140: 255-305.

Gaudin, T. J. y De Iuliis, G. 1999. The Late Miocene sloth *Nothropus priscus*, with comments on the phylogeny of the Nothrotheriidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19 (Suppl. 3): 46A.

Gavriloff, I. J. C. y Bossi, G. E. 1998. The paleogeographical problem of the Parana marine transgression (Middle Tertiary) and its western paralic margin in NW Argentina. 15 *International Sedimentological Congress*, Abstract 368-370.

Gervais, H. y Ameghino, F. 1880. *Los mamíferos fósiles de la América del Sud*. F. Savy-Ignon Hermanos. Paris-Buenos Aires. 225 pp.

Goin, F. J., Pardiñas, U. F. J. y Lezcano, M. 1994. Un nuevo resto de cenolestido *Pliolestes* Reig, 1955 (Mammalia, Marsupialia) del Plioceno de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 31 (1): 15-21.

Goloboff, P. A., Farris, J. S. y Nixon K. C. 2000. *T. N. T. Tree Analysis Using New Technology. Version 1.0*. Program and Documentation available from the authors, and at [www.zmuc.dk/public/phylogeny](http://www.zmuc.dk/public/phylogeny)

Goloboff, P. A. y Farris, J. S. 2001. Methods for quick consensus estimation. *Cladistics* 17: S26-S34

Groeber, P. 1929. Líneas fundamentales de la geología del Neuquén, sur de Mendoza y regiones adyacentes. *Boletín de la Dirección General de Minería, Geología e Hidrología*. Vol. 58, 110 pp. Buenos aires.

Hennig, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematics*. Deutscher Zentralverlab, Berlin. 370 pp.

Hennig, W. 1965. Phylogenetic Systematics. *Annual Review of Entomology* 10: 97-116.

Hennig, W. 1966. Phylogenetic Systematics. University of Illinois, Press, Urbana. 263 pp.

Herbst, R. 2000. La Formación Ituzaingó (Plioceno). Estratigrafía y distribución. INSUGEO, *Serie Correlación Geológica* 14: 181-190.

Hirschfeld S. E. 1985. *Ground Sloths from the Friasian La Venta Fauna, with additions to the Pre-Friasian Coyaima Fauna of Colombia, South America*. University of California Publications, Geological Sciences 128 1-91.

Hoffstetter, R. 1952, Les mammifères pléistocènes de la République de l'Equateur. *Mémoires de la Société Géologique de France* (66): 1-391.

Hoffstetter, R. 1958. *Xenarthra*. In: J. Piveteau (ed), *Traité de Paléontologie*. 6 (2): 535-563. Masson et Co., Paris.

Hoffstetter, R. 1961. Description d'un squelette de *Planops* (Gravigrade du Miocène de Patagonie), *Mammalia* 25 (1): 57-96.

Hoffstetter R. 1982. *Les Edentés Xénarthres, un groupe singulier de la faune néotropicale (origine, affinités, radiation adaptative, migrations et extinctions)*. In: *Proceedings of the First International Meeting on "Palaeontology, Essential of Historical Geology"*, Venise, Montanaro Galitelli (éds), vol. 385-443.

Janvier, P. 1984. Cladistics: Theory, purpose, and evolutionary implications. In Pollard, J. W. (Editors). *Evolutionary Theory: Paths into the Future*. Pp: 39-75.

Kraglievich, J. L. 1952. El perfil geológico de Chapadmalal y Miramar. Resumen Preliminar. *Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicionales de Mar del Plata* 1: 8-37.

Kraglievich, L. 1922. *Amphiocnus paranense* n. gen., n. sp. Un probable precursor del *Megalocnus* de la isla de Cuba en la Formación Entrerriana. *Physis* 6: 73-77.

Kraglievich, L. 1923. Descripción de dos cráneos y otros restos del género "*Pliomorphus*" Ameghino procedentes de la Formación Entrerriana de las Barrancas del Río Paraná. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 33:1-56.

Kraglievich, L. 1925a. Un nuevo eslabón en la serie filogenética de la Subfamilia Nothrotherinae: *Senetia mirabilis*. Nuevo género y especie de la Formación Entrerriana. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 33:177-193.

Kraglievich, L. 1925b. Cuatro nuevos Gravigrados de la fauna araucana chapadmalense. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural "Bernardino Rivadavia"* 33: 215-235.



Kraglievich, L. 1925c. *Paramegatherium nazarrei*, nuevo Megateridio descubierto en el Territorio del Neuquén. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural "Bernardino Rivadavia"* 33: 237-254.

Kraglievich, L. 1926a. Notas sobre gravigrados de Sud América. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 34: 21-36.

Kraglievich L. 1926b. Presencia del género "*Nothrotherium*" Lydek. (= "*Coelodon*" Lund) en la fauna pampeana *Nothrotherium torresi*, n. sp., *Revista del Museo de La Plata*, 29: 169-186.

Kraglievich, L. 1930. La formación friaseana del Río Frías, Río Fénix, Laguna Blanca, etc. Y su fauna de mamíferos, *Physis. Revista de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales* 10: 127-161.

Kraglievich, L. 1931a. Un Notrotherio pampeano gigantesco *Nothrotherium roverei* Kraglievich. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural "Bernardino Rivadavia"* 36: 503-513.

Kraglievich, L. 1931b. *Megatherium LUNDI Seijoi*, nueva subespecie pleistocena de Uruguay. *Revista de la Sociedad Amigos de la Arqueología* 5: 81-89.

Kraglievich, L. 1932. Nuevos apuntes para la geología y paleontología uruguayas. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo*. Serie 2, Tomo 3: 257-321.

Kraglievich, L. 1934. *La antigüedad Pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal deducida de su comparación con las que le precedieron y le sucedieron*. Imprenta "El Siglo Ilustrado" Montevideo: 1-136.

Kraglievich, L. 1940. *Los megaterios miocenos y pliocenos de la Argentina*. In: Torcelli y Marelli (eds), Kraglievich, L.: *Obras de Geología y Paleontología*. 3: 669-712.

Kearny, M. y Clark, J. M. 2003. Problems due to missing data in phylogenetic analyses including fossils: a critical review. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23 (2): 263-274.

Kleinert, K. y Strecker, M. R. 2001. Climate change in response to orographic barrier uplift: Paleosol and stable isotope evidence from the late Neogene Santa María basin, northwestern Argentina. *Geological Society of America Bulletin* 113 (6): 728-742.

Kitching, I. J.; Forey, P. L.; Humphries, C. J. y Williams, D. M. 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. 2nd ed., Oxford University Press Inc, New York.

Lizuain Fuentes, A. y Sepúlveda, E. 1979. Geología del Gran Bajo del Gualicho (provincia de Río Negro). *Actas del Séptimo Congreso Geológico Argentino* I: 407-422.

Lund, P. W. 1842. Blik paa Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordomvaeltning. Fjerde Afhandling: Fortsaettelse af Pattedyrene. *Detkongelige Danske Videnscavernes Selskabs Skrifter; Naturvidenskabelige og mathematisk Afhandlinger* 9: 137-208.

Lydekker, R. 1894. Contributions to a knowledege of the fosil vertebrates of Argentina, 2. *Anales del Museo de La Plata, sección Paleontología* 3:1-118.

Marengo, H. G. 2000. Rasgos micropaleontológicos de los depósitos de la transgresión Entrerriense-Paranense en la cuenca Chaco-Paranense y Noroeste Argentino. *INSUGEO, Serie Correlación Geológica* 14: 29-45.

Marshall, L. G. 1990. Fósil Marsupialia from the type Friasian Land Mamad Age (Miocene), Alto Río Cisnes, Aisen, Chile. *Revista Geológica de Chile* 17 (1): 19-55.

Marshall, L. G., Pascual, R., Curtis, G. H. y Drake, R. E. 1977. South American geochronology: radiometrisic time scale for Middle to Late Tertiary mammal-bearing horizons in Patagonia. *Science* 195: 1325-1328.

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.; Butler, R. F., Drake, R. E. y Curtis, G. H. 1982. Geochronology of Type Uquian (Late Cenozoic) Land Mammal Age, Argentina. *Science* 216: 986-989.

Marshall, L. G., Hoffstetter, R. y Pascual, R. 1983. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata Mémoire Extraordinaire* 1-93.

Marshall, L. G., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Bombin, M. y Mones, A. 1984. Mammals and Stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Paleovertebrata, Mémoire Extraordinaire* 1-76.

Marshall, L. G., Drake, R. E., Curtis, G. H., Butler, R. F., Flanagan y K. M., Naeser, C. W. 1986. Geochronology of type Santacrucian (Middle Tertiary) Land Mammal Age, Patagonia, Argentina. *Journal of Geology* Vol. 94 (4): 448-457.

Marshall, L. G. y Salinas, P. 1990. Stratigraphy of the Río Frías Formation (Miocene), along the Alto Río Cisnes, Aisen, Chile. *Revista Geológica de Chile* 17 (1): 57-58.

Matthew, W. D. y Paula Couto, C. de. 1959. The Cuban edentates. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 117 (1): 1-56.

McDonald, H. G. 1985. *The shasta ground Sloth* *Nothrotheriops shastensis* (*Xenarthra, Megatheriidae*) in the middle Pleistocene of Florida. In : Montgomery (éds), The evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas, vol. Press, 95-104.

McDonald, H. G. 1987. *A systematic review of the Plio-Pleistocene scelidotheres ground sloths (Mammalia: Xenarthra: Mylodontidae)*. Unpublished Doctoral Thesis. University of Toronto, Toronto. 478 pp.

McDonald, H. G. 1994. A reexamination of the relationships of megalonychids, nothrotheres, and megatheres. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14 (Suppl. 3) 37A.

McDonald, H. G. 1995. Gravigrade Xenarthrans from the early Pleistocene Leisey Shell Pit 1A, Hillsborough County, Florida. *Bulletin Florida Museum of Natural History* 37 Pt. II (11): 345-373.

McDonald, H. G. 1997. *Xenarthrans: Pilosans*. Pp. 233-245, in R. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli, and J. J. Flynn (eds) *Vertebrate Paleontology on the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington.

McDonald, H. G. y De Muizon C. 2002. The cranial anatomy of *Thalassocnus* (Xenarthra, Mammalia): a derived nothrothere from the Neogene of the Pisco Formation (Peru). *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 349–365.

McKenna, M. C. y Bell, S. K. 1997. *Classification of Mammals Above the Species Level*. Columbia University Press, New York, 640 pp.

Mones, A. 1986. Paleovertebrata Sudamericana. Catálogo Sistemático de los Vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I. Lista Preliminar y Bibliográfica. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 82: 1-625.

Mones, A. 1988. Notas paleontológicas Uruguayas, IV. Nuevos registros de mamíferos fósiles de la Formación San José (Plioceno-¿Pleistoceno Inferior?) (Mammalia: Xenarthra; Artiodactyla; Rodentia). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*. 20 (1): 255-277.

Moreno, F. P. 1888. Informe preliminar de los progresos del Museo de La Plata durante el primer semestre de 1888. *Boletín del Museo de La Plata* (Provincia de Buenos Aires): 1-35.

Moreno, F. P. y Mercerat, A. 1891. Exploración arqueológica de la Provincia de Catamarca: paleontología. *Revista del Museo de La Plata* 1: 222-236.

Orgeira, M. J. y Valencio, D. 1984. Estudio paleomagnético de los sedimentos asignados al Cenozoico tardío aflorantes en la Barranca de Los Lobos, provincia de Buenos Aires. *Actas IX Congreso Geológico Argentino* 4: 162-173

Ortiz Jaureguizar, E. 1998. Paleoecología y evolución de la fauna de mamíferos de América del Sur durante la "Edad de la Planicies Australes" (Mioceno superior-Plioceno superior) *Estudios Geológicos* 54: 161-169.

Owen R. 1851. On the *Megatherium* (*Megatherium americanum*, Cuvier and Blumenbach). I. Preliminary observations on the exogenous processes of vertebrae. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 141 (2): 719-764.

Owen R. 1855. On the *Megatherium* (*Megatherium americanum*, Cuvier and Blumenbach). II. Vertebrae of the trunk. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 145 (2): 359-388.

Owen R. 1856. On the *Megatherium* (*Megatherium americanum*, Cuvier and Blumenbach). III. The Skull. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 146 (2): 571- 589.

Owen R. 1858. On the *Megatherium* (*Megatherium americanum*, Cuvier and Blumenbach). IV. Bones of the Anterior Extremities. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 148 (1): 261-278.

Owen R. 1860. On the *Megatherium* (*Megatherium americanum*, Cuvier and Blumenbach). V. Bones of the Posterior Extremities. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 149 (2): 802-829.

Pascual, R., 1961. Un nuevo *Cardiomyinae* (Rodentia, Caviidae) de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno inferior) de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 2 (4): 61-69.

Pascual, R. 1965. Los *Toxodontidae* (Toxodonta, Notoungulata) de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno inferior) de la provincia de Buenos Aires. Características geológicas. *Ameghiniana* 4 (4): 101-132.

Pascual, R. 1970. Evolución de comunidades, cambios faunísticos e integraciones biocenóticas de los vertebrados cenozoicos de Argentina. *Actas Congreso Latinoamericano de Zoología* (2): 991-188. Caracas.

Pascual, R., Ortega Hinojosa, J., Gondar, D. y Tonni, E. P. 1965a. Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires* 6: 165-193.

Pascual, R., Pisano, J. y Ortega, E. 1965b. Un nuevo *Octodontidae* (Rodentia, Caviomorpha) de la Formación Epecuén (Plioceno medio) de Hidalgo (provincia de La Pampa). Consideraciones sobre los *Ctenomyinae* Reig, 1958, y la morfología de sus molariformes. *Ameghiniana* 4 (1): 19-31.

Pascual, R. y Odreman Rivas, O. 1971. Evolución de las comunidades de vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8 (3-4): 372-412.

Pascual, R. y Odreman Rivas, O. 1973. Las unidades estratigráficas del Terciario portadoras de mamíferos. Su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastróficos. *Actas V Congreso Geológico Argentino*. Villa Carlos Paz, Argentina (3): 293-338.

Pascual, R., Bondesio, P., Scillato-Yané, G. J., Vucetich, M. G. y Gasparini, Z. 1978. Vertebrados. VII Congreso Geológico Argentino. *Relatorio Geología y Recursos Naturales del Neuquén* 177-185.

Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E. y Prado, J. L. 1996. Land Mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30: 265-319.

Patterson, B. y Pascual, R. 1968. Evolution of mammals on southern continents. *Quarterly Review of Biology* 43: 409-451.

Patterson, B. y Pascual, R. 1972. *The fossil mammal fauna of South America*, pp. 247-309. In Keast, A., F. C. Erk, y B. Glass, eds. *Evolution, Mammals, and Southern Continents*. State University of New York Press, Albany.

Patterson, B., Segall, W., Turnbull, W. D. y Gaudin, T. J. 1992. The Ear Region in Xenarthrans (=Edentata: Mammalia) Part II. Pilosa (Sloths, Anteaters), Palaeonodonta, and a Miscellany. *Fieldiana Geology, new series* 24: 1-79.

Paula Couto, C. de. 1979. *Tratado de Paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciencias. Río de Janeiro. 590 pp.

Peirano, A. 1945. Estudio geológico de la quebrada de Amaicha, Departamento de Tafí, provincia de Tucumán. Con referencias preliminares al valle de Santa María (parte tucumana). *Cuadernos de Minería y Geología* (Publicación Nº 384) IV-C.2 (14): 32-60.

Peirano, A. 1946. Estudio geológico de la quebrada de Amaicha, Departamento de Tafí, provincia de Tucumán. Con referencias preliminares al valle de Santa María (parte tucumana). *Cuadernos de Minería y Geología* (Publicación N° 400) IV-C.4 (16): 6-37.

Peirano, A. 1956. Observaciones generales sobre tectónica y los depósitos terciarios del cuadrángulo 26°S-64°30' 0-28° 30'S-67°0 en el noroeste argentino. *Acta Geológica Lilloana* 1: 61-144.

Philippi, R. A. 1893. Vorläufige nachricht über fossile säugethierknochen von Ulloma, Bolivia. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft* 45: 87-96.

Pujos, F. 2001. Nouvelles données sur le genre *Nothrotherium* Lydekker, 1889 et validité des espèces *N. maquinense* (Lund, 1839) et *N. esquivanense* (Reinhardt, 1878). *Geobios* 34, 3: 349-356.

Pujos, F. en prensa. *Megatherium celendinense* sp. nov. from the Pleistocene of Peruvian Andes and the megatheriine phylogenetic relationship. *Palaeontology* 49 (1).

Pujos, F. y Salas, R. 2004a. A new species of *Megatherium* (Mammalia: Xenarthra: Megatheriidae) from the Pleistocene of Sacaco and Tres Ventanas, Peru. *Palaeontology* 47 (3): 579-604.

Pujos, F. y Salas, R. 2004b. A systematic and paleogeographic review of fossil Xenarthra from Peru. *Bulletin de l'Institut Français d'Etudes Andines* 33: 331-378.

Rabassa, J. 1979. Estratigrafía de la región de Pilcaniyeu. Comallo, provincia de Río Negro. *Actas del Séptimo Congreso Geológico Argentino* I: 731-746.

Ramos, V. A. 1970. Estratigrafía y estructura del Terciario en la Sierra de los Colorados (Provincia de La Rioja), República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 25 (3): 359-382.

Ramos, V. A. y Alonso, R. N. 1995. El Mar Paranense en la Provincia de Jujuy. *Revista del Instituto de Geología y Minería* N° 10: 73-80.

Rassmuss, J. 1919. Actas de la sección Paleontología. *Actas de la Primera Reunión Nacional de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales* (Tucumán, 1916) 2: 183-184.

Reig, O. A. 1952. Descripción previa de nuevos ungulados y marsupiales fósiles del plioceno y del eocuatnario argentinos. *Revista del Museo de Ciencias Naturales y Tradicionales de Mar del Plata* 1: 119-129.

Reig, O. A. 1955. Un nuevo género y especie de cenolestinos del Plioceno de la Provincia de Buenos Aires (República Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 10 (1): 60-71. Buenos Aires.

Reig, O. 1957. Nota previa sobre los marsupiales de la Formación Chasicó. *Ameghiniana* 1 (3): 27-31

Riggs, E. S. y Patterson, B. 1939. Stratigraphy of Late-Miocene and Pliocene deposits of the Province of Catamarca (Argentina) with notes on the faunae. *Physis* 14: 143-162.

Rodríguez Brizuela, R. 2003. Nuevos hallazgos de vertebrados en la Formación Toro Negro (Plioceno de La Rioja) e interpretación paleoambiental. XIX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Buenos Aires. *Ameghiniana* 40 (4): 70R.

Roth, S. 1898. Apuntes sobre la geología y paleontología de los territorios de Río Negro y Neuquén. *Revista del Museo de La Plata* 9: 141-172.

Roth, S. 1908. Beitrag zur Gliederung der Sedimentablagerungen in Patagonien und der Pampas region. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Päläontologie* Vol. 26: 119-150.

Roth, S. 1911. Un Nuevo Género de la Familia Megatheridae. *Revista del Museo de La Plata* Vol. 18: 7-21.

Roth, S. 1920. Investigaciones geológicas en la llanura pampeana. *Revista del Museo de La Plata* 25: 135-313.

Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 25: 1-247.



Rusconi, C. 1944. Especies nuevas de mamíferos del Puelchense de Buenos Aires. *Boletín Paleontológico de Buenos Aires* 16: 1-4.

Saint-André, P. A. y De Iuliis, G. 2001. The smallest and most ancient representative of the genus *Megatherium* Cuvier, 1796 (Xenarthra, Tardigrada, Megatheriidae), from the Pliocene of the Bolivian Altiplano. *Geodiversitas* 23 (4): 625-645.

Schultz, P. H., Zárate, M., Hames, W. y Camilión. 1998. Impact-generated escorias as benchmarks for Argentine loess chronostratigraphy. *Resúmenes del VII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*: 133.

Schultz, P. H., Zárate, M. A., King, J. W., Blasi, A. y Hames, W. E. 2002. Formation and evolution of impact craters in the Argentine Pampas. *Actas del XV Congreso Geológico Argentino* 179-181.

Schultz, P. H., Zárate, M., Hames, B., Koeberl, C., Bunch, T., Storzer, D., Renne, P. y Wittke, J. 2004. The Quaternary impact record from the Pampas, Argentina. *Earth and Planetary Science* 219: 221-228.

Scillato-Yané, G. J. 1977. Un nuevo Megalonychidae (Edentata, Tardigrada) de Edad Chasiquense (Plioceno temprano) del sur de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). Su importancia filogenética, bioestratigráfica y paleobiogeográfica. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 8:45-54.

Scillato-Yané, G. J. 1978. El más antiguo Mylodontinae (Edentata, Tardigrada) conocido: *Glossotheriopsis pascuali* n. gen., n. sp., del "Colloncurense" (Mioceno superior) de la provincia de Río Negro (Argentina). *Ameghiniana* 13 (3-4): 333-334.

Scillato-Yané, G. J. 1979. Nuevo Nothrotheriinae (Edentata, Tardigrada) de Edad Chasiquense (Plioceno temprano) del sur de la Prov. de Buenos Aires (Argentina). Su importancia bioestratigráfica, filogenética y paleobiogeográfica. *VII Congreso Geológico Argentino* (Neuquén, 1978) Actas II: 449-457.

Scillato-Yané, G. J. 1980. Nuevo Megalonychidae (Edentata, Tardigrada) del "Mesopotamiense" (Mioceno Tardío-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos. *Ameghiniana* 17 (3): 193-199.

Scillato-Yané, G. J. 1981. Nuevo Mylodontinae (Edentata, Tardigrada) del "Mesopotamiense" (Mioceno Tardío-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos. *Ameghiniana* 18 (1-2): 29-34.

Scillato-Yané, G. J. 1982. *Los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno y Pleistoceno de Argentina*. Tesis Doctoral (inédita), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 159pp.

Scillato-Yané, G. J. 1986. Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Mendoza, 1986) 2: 151-155.

Scillato-Yané, G. J., Uliana, M. A. y Pascual, R. 1976. Un Megalonychidae (Edentata, Pilosa) del Plioceno de la provincia de Río Negro (Argentina). Su importancia bioestratigráfica y Paleobiogeográfica. *Actas del Sexto Congreso Geológico Argentino* 1: 579-591

Scillato-Yané, G. J. y Pascual, R. 1985. Un peculiar Xenarthra del Paleoceno medio de Patagonia (Argentina). Su importancia en la sistemática de los Paratheria. *Ameghiniana* 21 (2-4): 173-176.

Scillato-Yané, G. J., Carlini, A. A. y Viscaíno, S. F. 1987. Nuevo Nothrotheriinae (Edentata, Tardigrada) de edad chasicuense (Mioceno tardío) del Sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 24 (3-4): 211-215.

Scillato-Yané, G. J., Vizcaíno, S. F., Carlini, A. A. y De Iuliis, G. 1993. Sistemática y filogenia de los Tardigrada del Mioceno medio de Patagonia II: Megatherioidea. *Ameghiniana* 30 (1):112-113.

Scillato-Yané, G. J. y Carlini, A. A. 1998, Nuevos Xenarthra del Friasense (Mioceno medio) de Argentina. *Studia Geologica Salmanticensia* 34: 43-67.

Scott, W. B. 1903-1904. *Mammalia of the Santa Cruz Beds*. Part 1: Edentata. Reports of the Princeton University to Patagonia 1896-1899, 5: 1-364.

Simpson, G. G. 1940. Review of the mammal-bearing Tertiary of South America. *Proceedings of the American Philosophical Society* 83: 649-710.

Simpson, G. G. 1948. The beginning of the age of mammals in South America. I. Introduction: Marsupialia, Edentata, Condylarthra, Litopterna and Noioprogonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 91: 1-232.

Simpson, G. G. 1974. Notes on Didelphidae (Mammalia, Marsupialia) from Huayquerian (Pliocene) of Argentina. *American Museum Novitates* 2559: 1-15.

Stock, C. 1925. Cenozoic Gravigrade Edentates of Western North America, with Special Reference to the Plistocene Megalonychidae and Mylodontidae of Rancho La Brea, *Carnegie Institution of Washington Publications* 331:1-206.

Tonni, E. P., Scillato-Yané, G. J., Cione, A. L. y Carlini, A. A. 1998. Bioestratigrafía del Mioceno continental en el curso inferior del arroyo Chasicó, provincia de Buenos Aires. In: *Resúmenes del VII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Bahía Blanca, p. 135.

Turner, J. C. 1964. Descripción geológica de la hoja 15c "Vinchina", Prov. De La Rioja. *Boletín de la Dirección Nacional de Geología y Minería* 100: 1-81.

Verzi, D. H., Montalvo, C. I. y Tiranti, S. I. 2003. Un nuevo *Xenodontomys* (Rodentia, Octodontidae) del Mioceno tardío de La Pampa, Argentina. Patrón evolutivo y biocronología. *Ameghiniana* 40 (2): 229-238

Vizcaíno, S. F. y Scillato-Yané, G. J. 1995. An Eocene tardigrade (Mammalia, Xenarthra) from Seymour Island, West Antarctica. *Antarctic Science* 7 (4):407-408.

Vucetich, M. G. 1984. Los roedores de la edad Friasense (Mioceno Medio) de Patagonia. *Revista del Museo de La Plata (nueva serie), Paleontología* Vol. 50 (8): 47-126.

Vucetich, M. G., Mazzoni, M. M. y Pardiñas, F. J. 1993. Los roedores de la Formación Collón Cura (Mioceno Medio), y la Ignimbrita Pilcaniyeu. Cañadon del Tordillo, Neuquén. *Ameghiniana* 30 (4): 361-381.

Vucetich, M. G., Deschamps, C. M., Olivares, A. I. y Dozo, M. T. 2005. Capybaras, size, shape, and time: A model kit. *Acta Paleontologica Polonica* 50 (2): 259-272.

Watrous, L. E. y Wheeler, Q. D. 1981. The outgroup comparison method of character analysis. *Systematic Zoology* 30: 1-11.

Yrigoyen, M. R. 1994. Revisión estratigráfica del Neógeno de las Huayquerías de Mendoza septentrional. Argentina. *Ameghiniana* 31 (2): 125-138.

Zárate, M. A., Blasi, A., Schultz, P., Heil, C. y King, J. 2003. Litofacies y paleoambientes de la Formación Arroyo Chasicó (Buenos Aires): implicancias bioestratigráficas. Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina y Simposio de Tafonomía y Paleoecología, Santa Rosa. *Ameghiniana* 40 (4): 97R-98R.

Zetti, J. 1964. El hallazgo de un Megatheriidae en el "médano invasor" del SW de Toay, provincia de La Pampa, *Ameghiniana* 3 (9): 257-265.

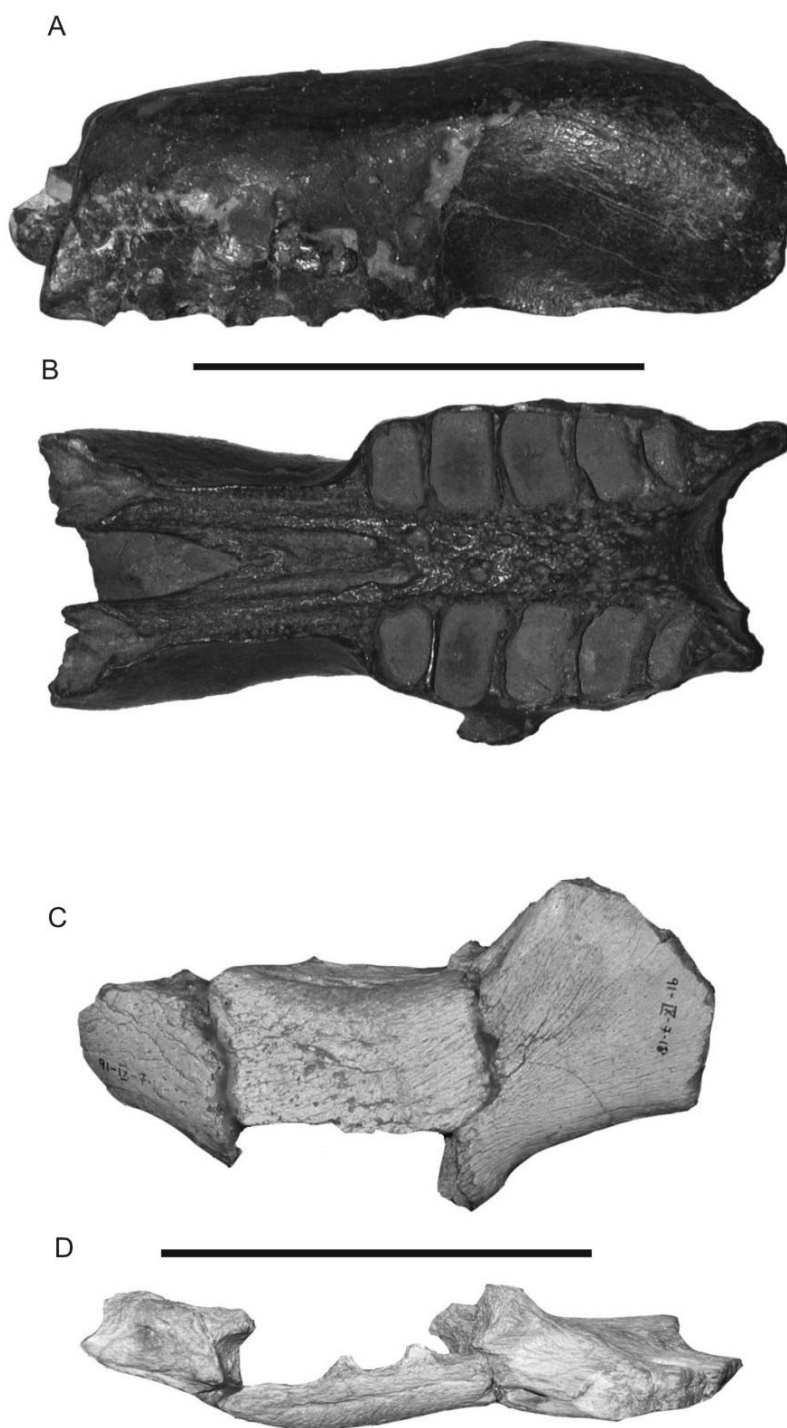


Lámina 1: Figs. A-D, *Megathericus patagonicus*. A-B, fragmento de cráneo MACN A-11151; **A**, vista lateral; **B**, vista palatal; C-D, rama mandibular izquierda MLP 91-IX-7-18; **C**, vista lateral; **D**, vista dorsal. Escala 100 mm.

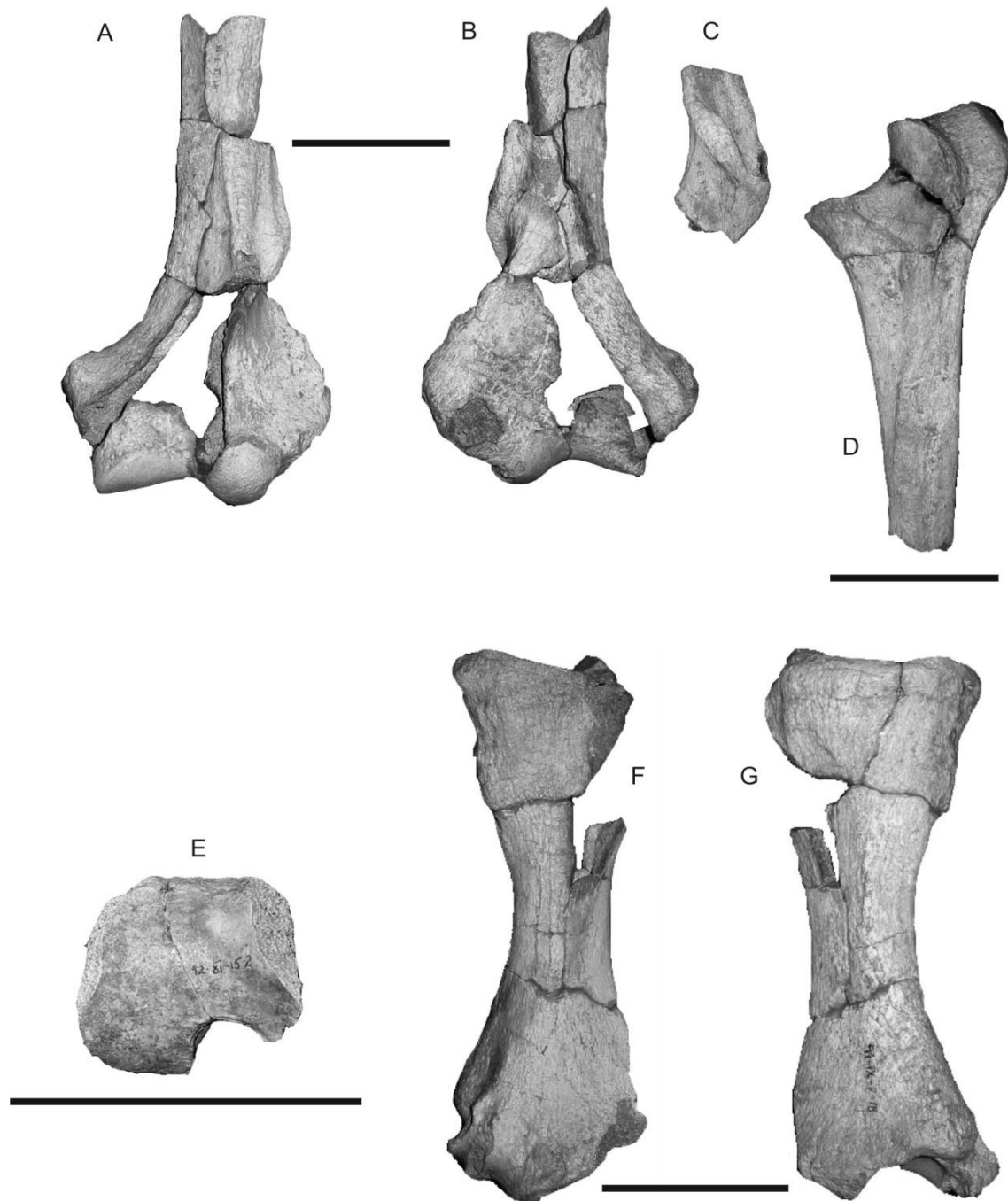


Lámina 2: Figs. A, B, C, D, F, G, *Megathericus patagonicus* MLP 91-IX-7-18; E, *Megathericus patagonicus* MLP 92-XI-15-2. A-B, fragmento de húmero izquierdo; **A**, vista anterior; **B**, vista posterior; **C**, diáfisis de húmero derecho en vista anterior; **D**, ulna izquierda en vista anterior; **E**, faceta patelar de fémur; F-G, tibia derecha; **F**, vista posterior; **G**, vista anterior. Escala 100 mm.

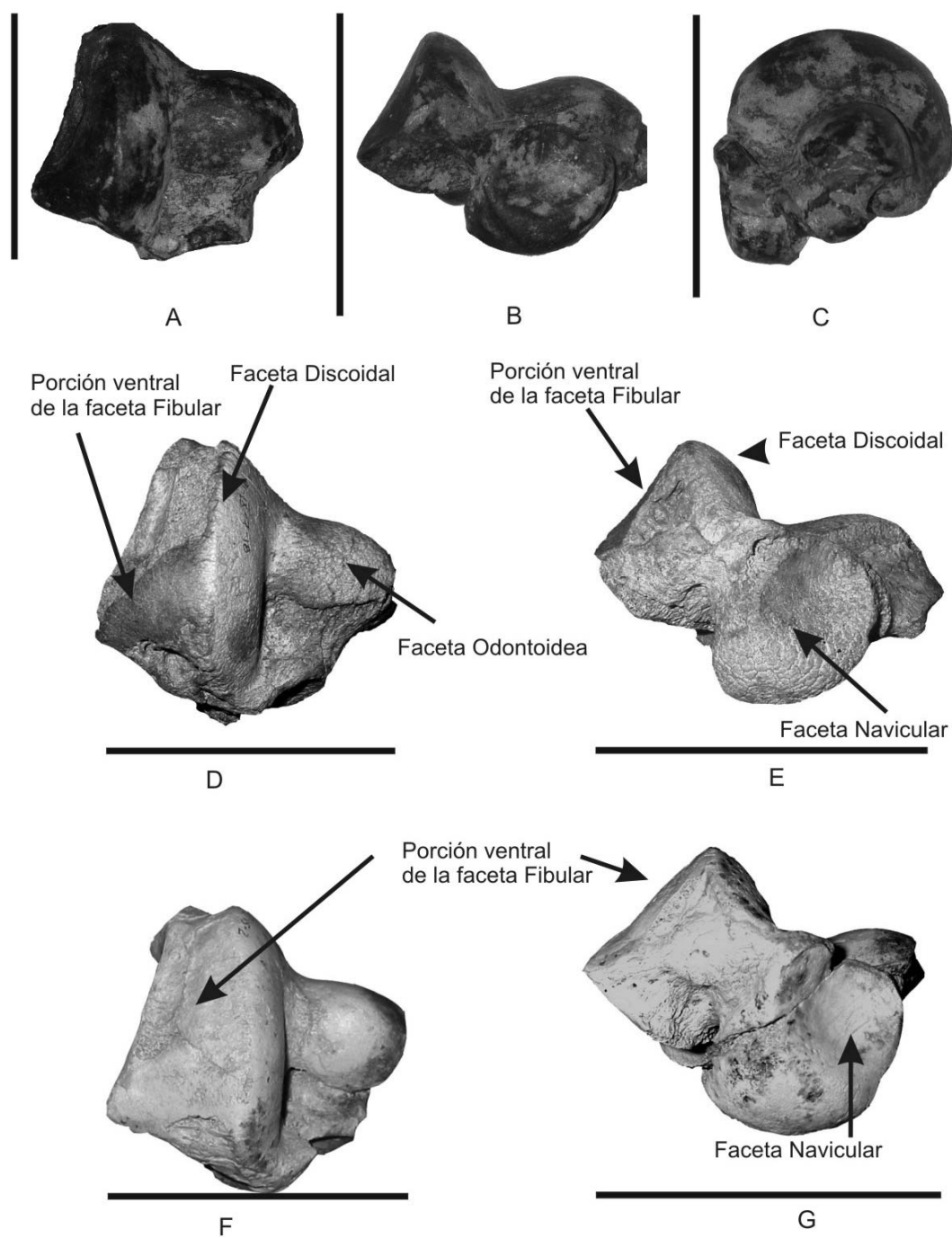


Lámina 3: A-G, *Megathericus patagonicus*. A-C, astrágalo derecho MACN A-11151; D, E, astrágalo derecho MLP 91-IX-7-18; F-G, astrágalo derecho MLP 92-XI-15-2. **A, D, F**, vista dorsolateral; **B, E, G**, vista anterior; **C**, vista dorsomedial. Escala 100 mm.

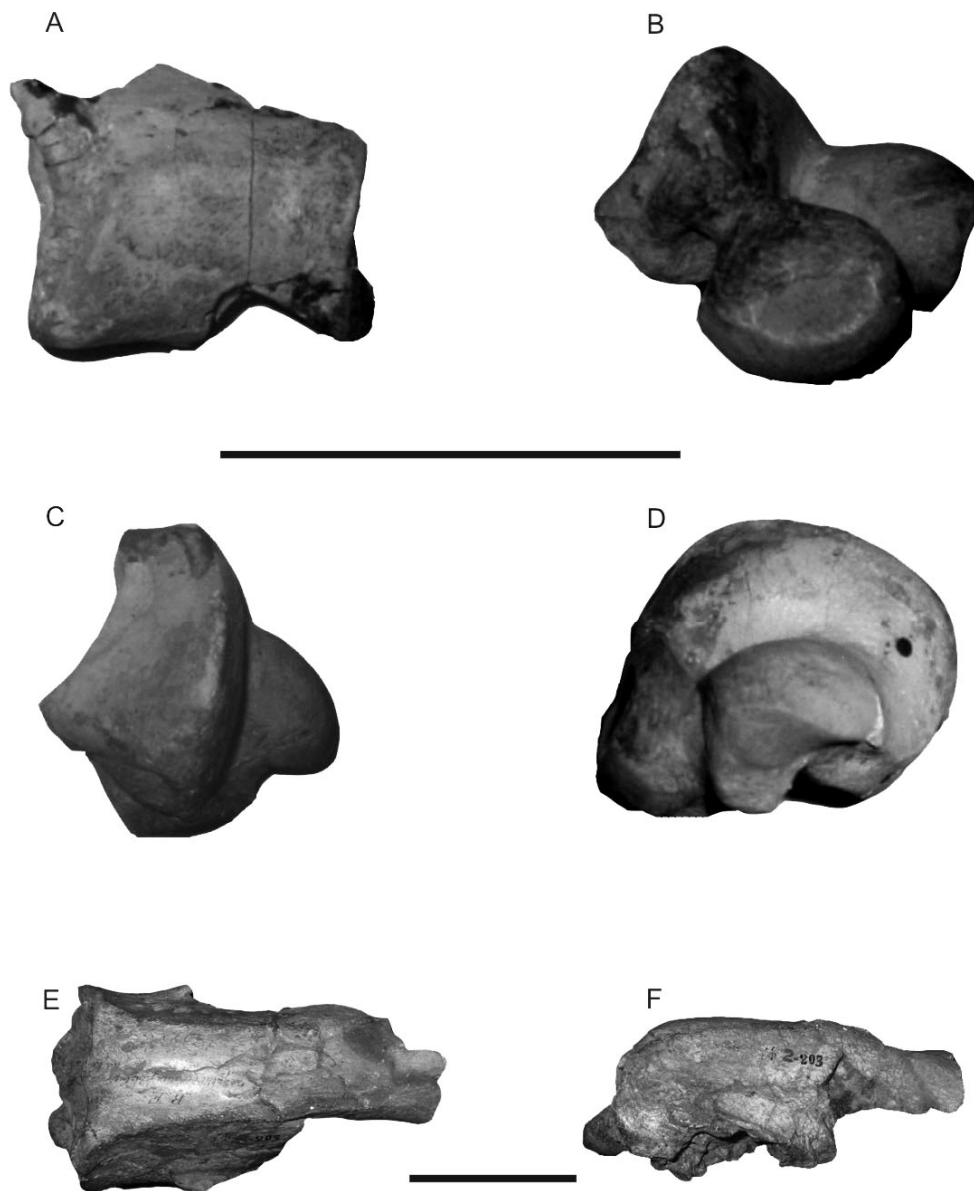


Lámina 4: Figs. A-D, *Megathericulus primaevus* MLP 39-IV-24-1; Figs. E-F, *Megathericulus friasensis* MLP 2-203. **A**, faceta patelar; **B-D**, astrágalo derecho; **B**, vista anterior; **C**, vista dorsolateral; **D**, vista dorsomedial; **E**, porción de cráneo en vista dorsal; **F**, porción de cráneo en vista lateral. Escala 100 mm.



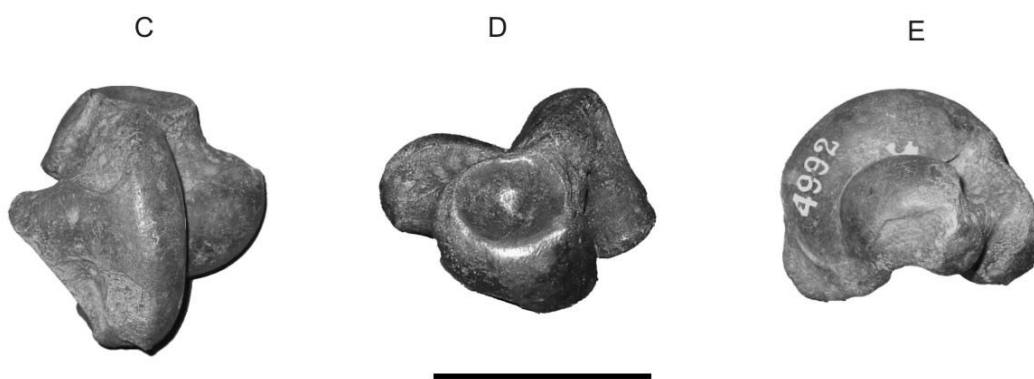
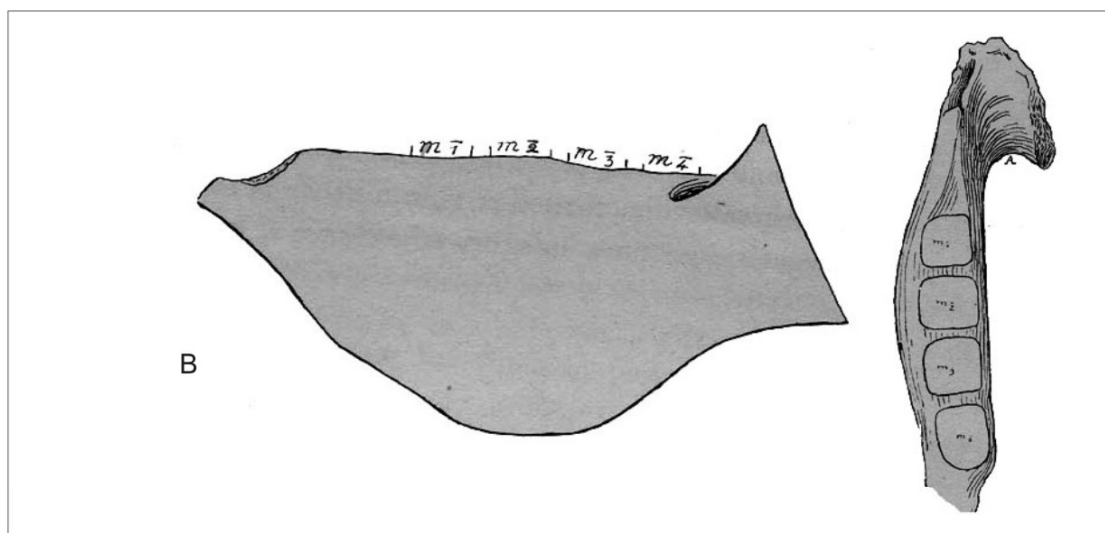
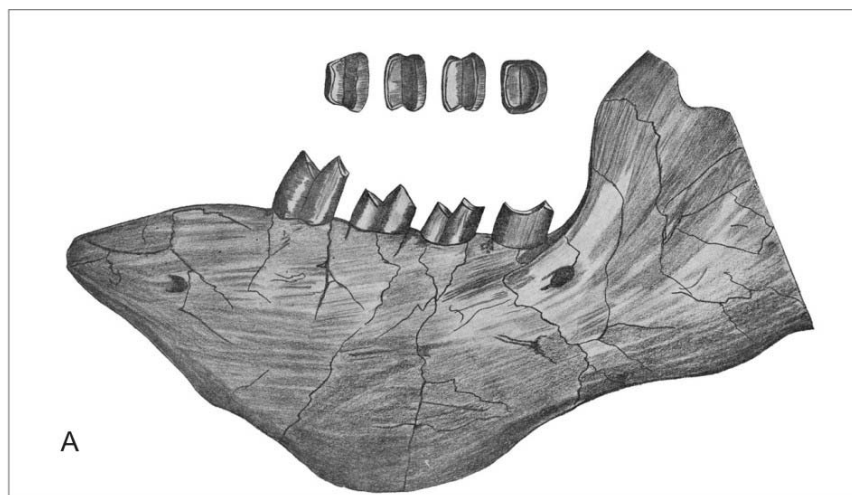


Lámina 5: Figs. A-E, *Eomegatherium nanum*. **A**, rama mandibular derecha en vista lateral (modificado de Ameghino, 1889, lámina LXXVI, fig. 2); **B**, rama mandibular derecha en vista lateral y dorsal (imagen obtenida de Kraglievich, 1930, figs. 5 a y 6a); C-E, astrágalo izquierdo MACN Pv-4992; **C**, vista dorsolateral; **D**, vista anterior; **E**, vista dorsomedial. Escala 100 mm.

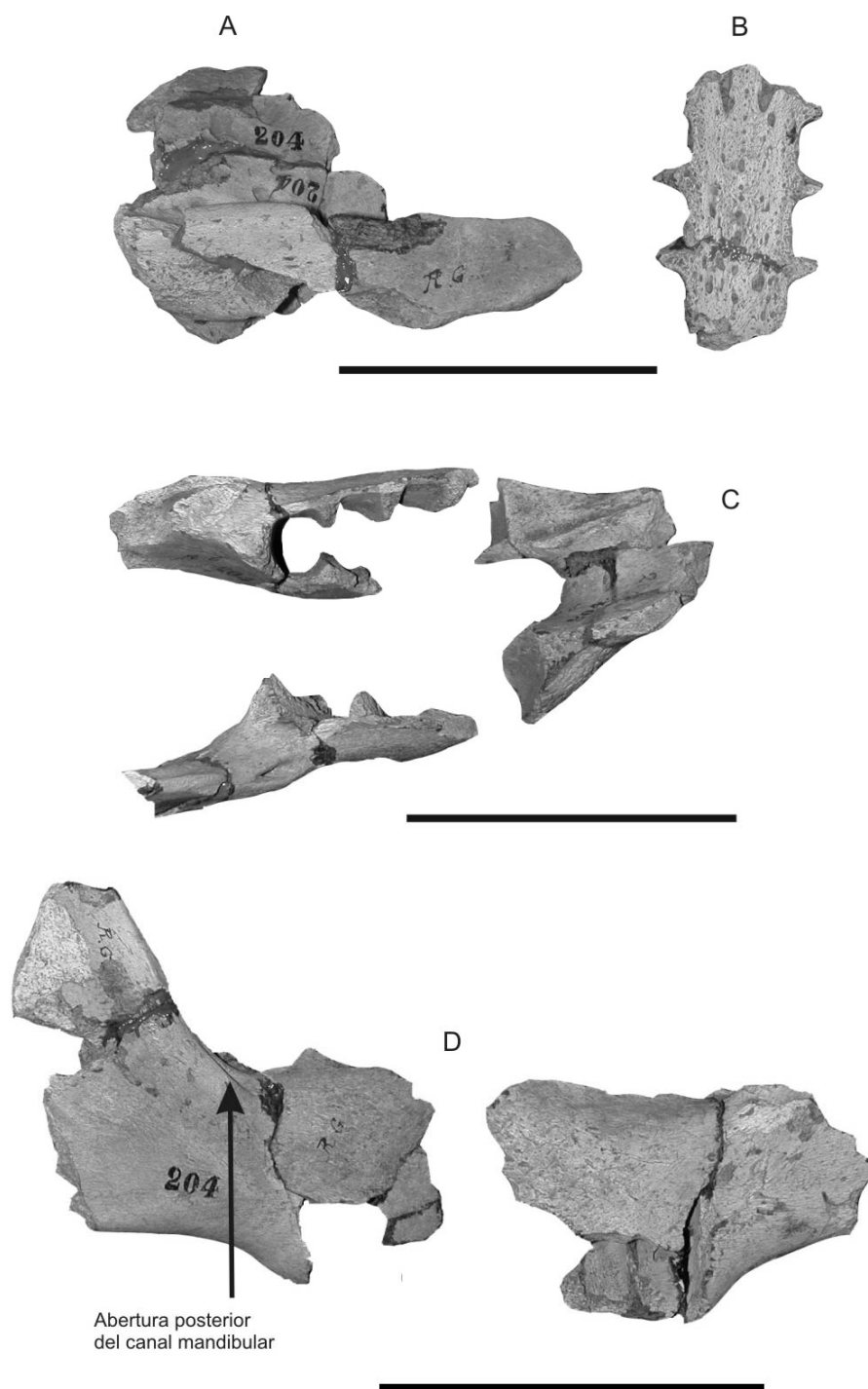


Lámina 6: Figs. A-D, *Eomegatherium andinum* MLP 2-204. **A**, región escamosal derecha de cráneo en vista lateral; **B**, porción de paladar en vista palatal; **C**, fragmentos de mandíbula en vista dorsal; **D**, fragmentos de mandíbula en vista lateral. Escala 100 mm.

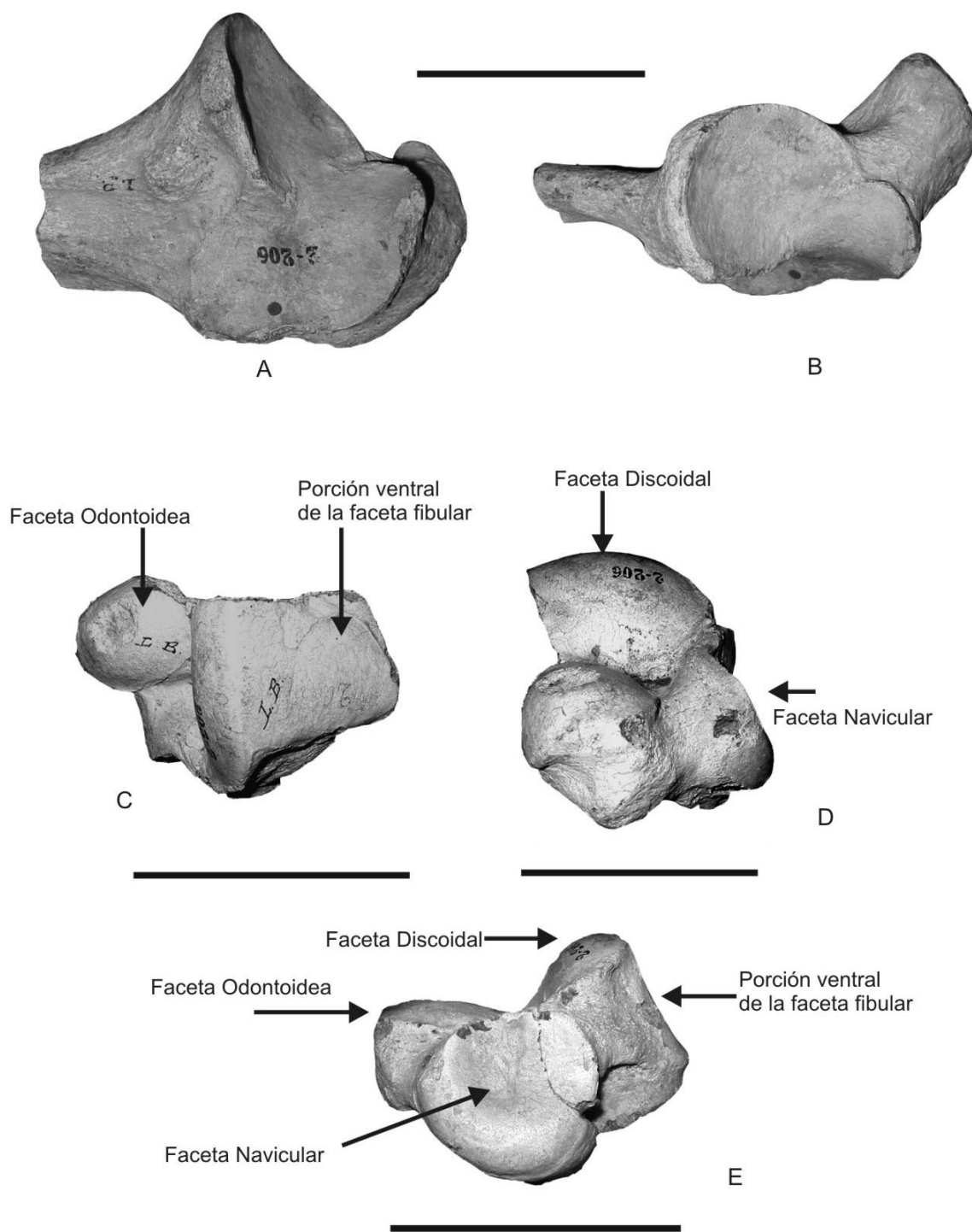


Lámina 7: Figs. A-E, *Eomegatherium cabrerai* MLP 2-206. A-B, porción proximal de ulna izquierda; **A**, vista lateral; **B**, vista anterior; C-D, astrágalo izquierdo; **C**, vista dorsolateral; **D**, vista dorsomedial; **E**, vista anterior. Escala 100 mm.

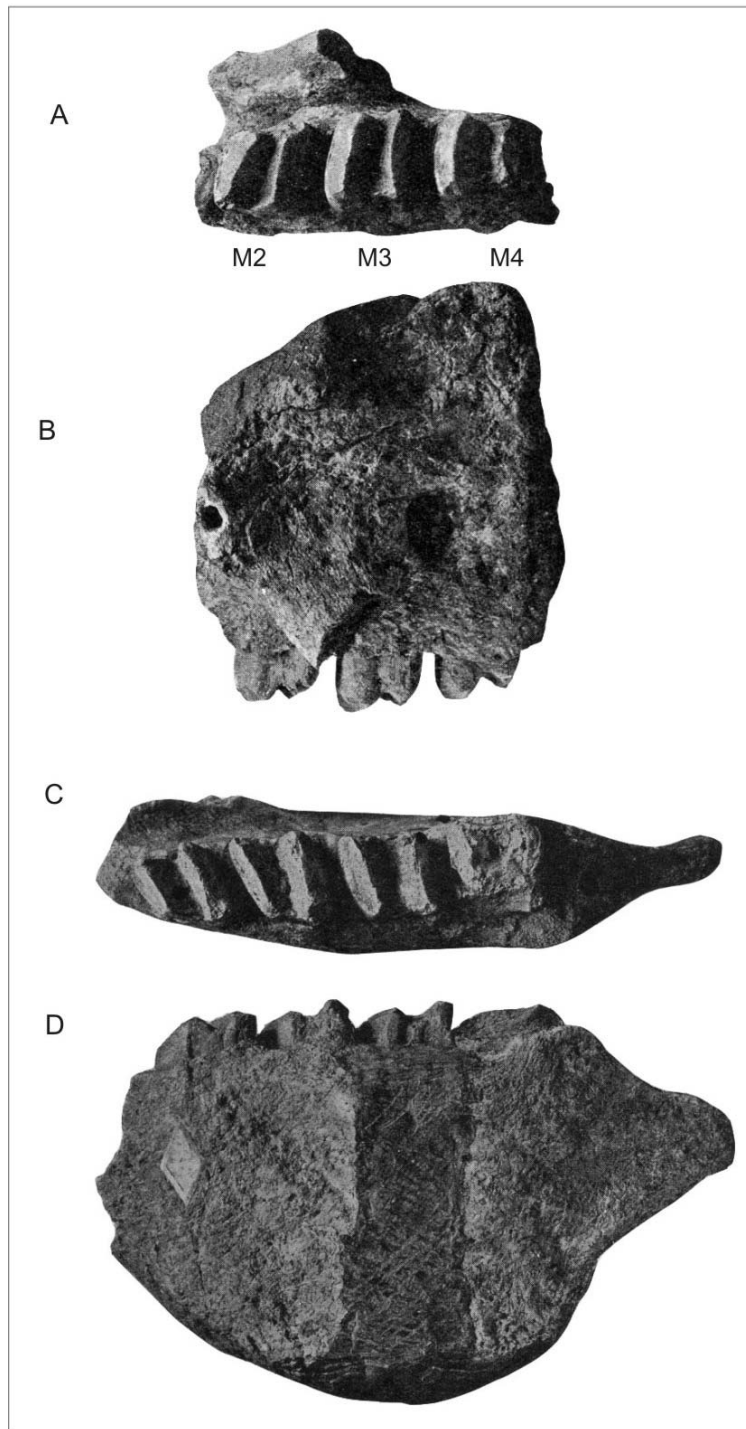


Lámina 8: Figs. A-D, *Plesiomegatherium hansmeyeri* (modificado de Roth, 1911, figs. 1 y 2). A-B, porción de maxilar izquierdo; **A**, vista palatal; **B**, vista lateral; C-D, rama mandibular izquierda; **C**, vista dorsal; **D**, vista lateral.

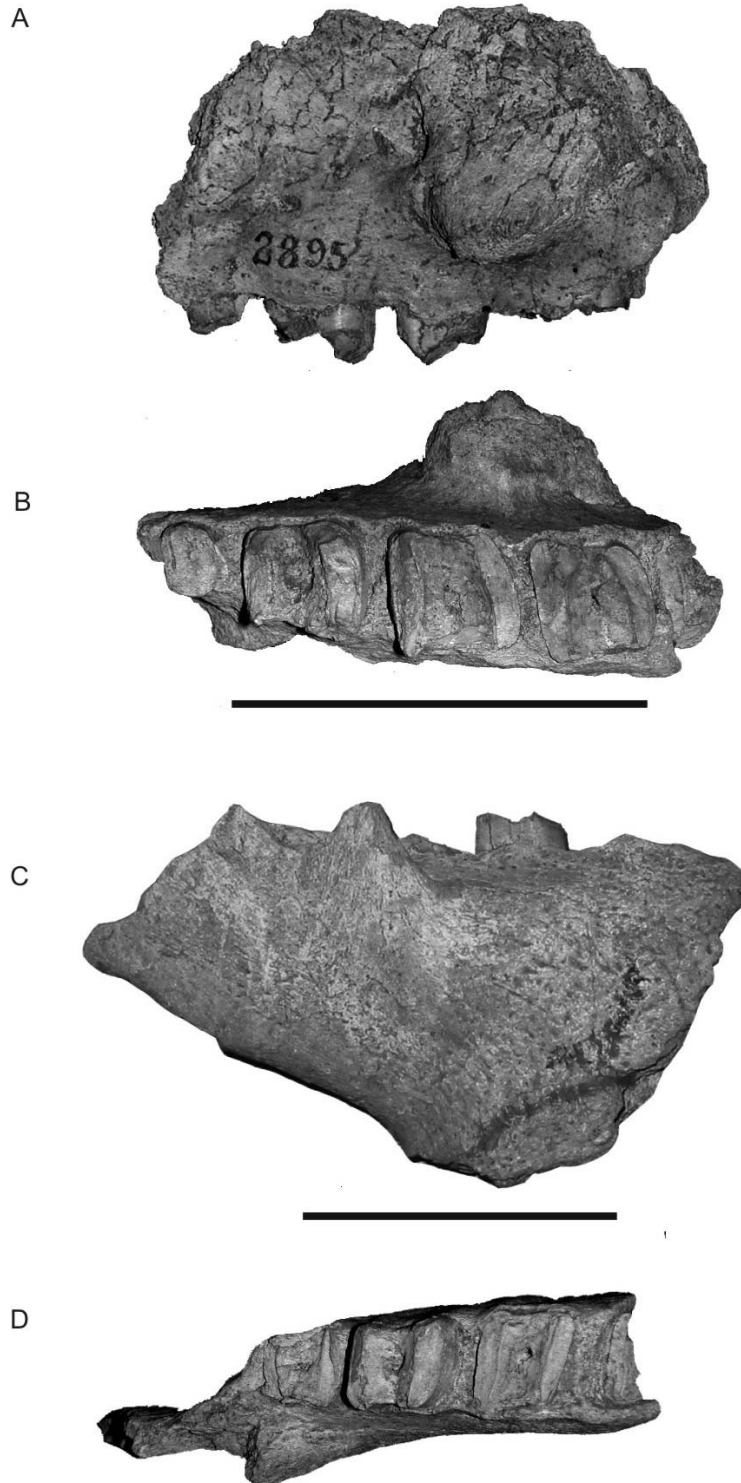


Lámina 9: Figs. A-D, *Plesiomegatherium hansmeyeri* MACN Pv-2895. A-B, porción de maxilar derecho; **A**, vista lateral; **B**, vista palatal; C-D, rama mandibular derecha; **C**, vista lateral; **D**, vista dorsal. Escala 100 mm.

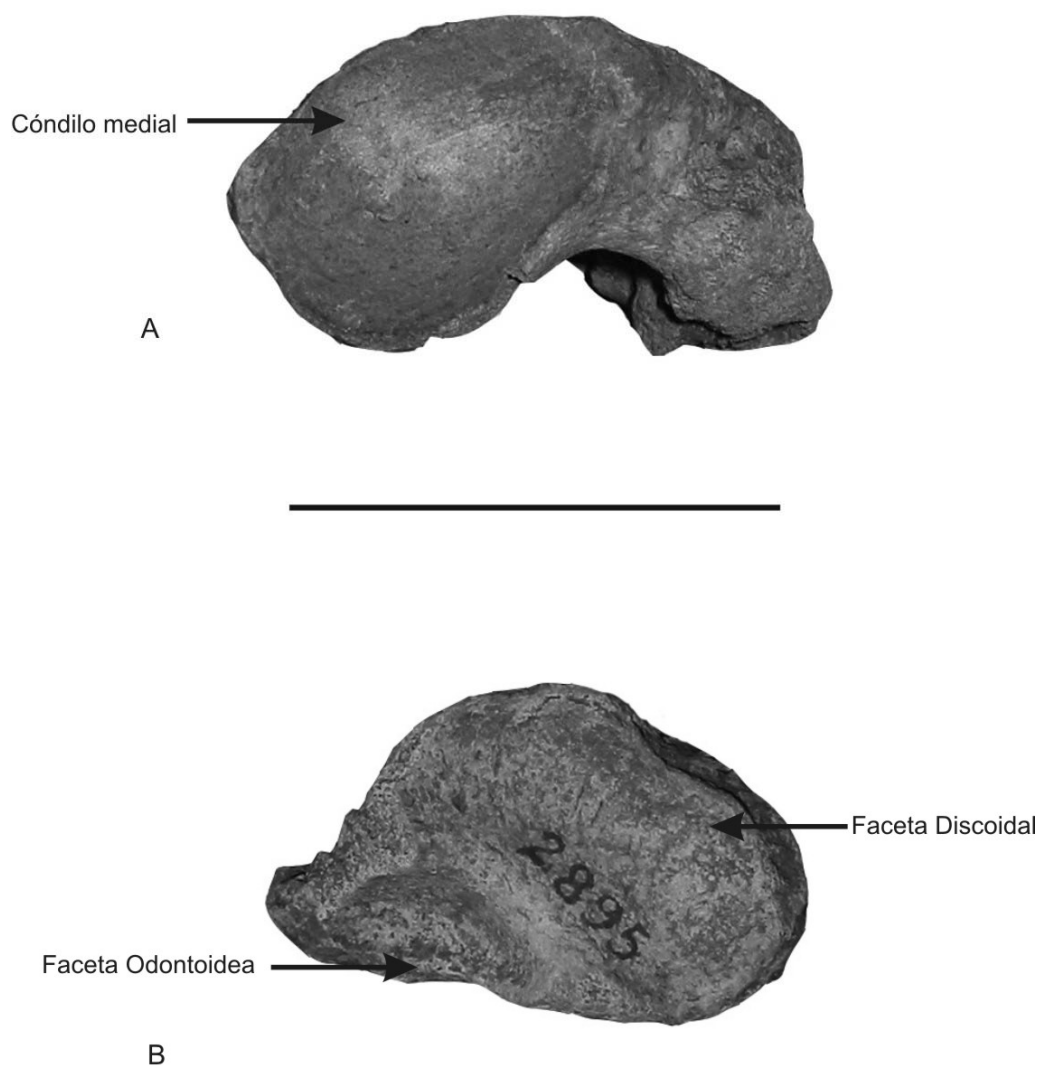


Lámina 10: Figs. A-B, *Plesiomegatherium hansmeyeri* MACN Pv-2895. **A**, fragmento proximal de tibia en vista dorsal; **B**, fragmento distal de tibia en vista ventral. Escala 100 mm.

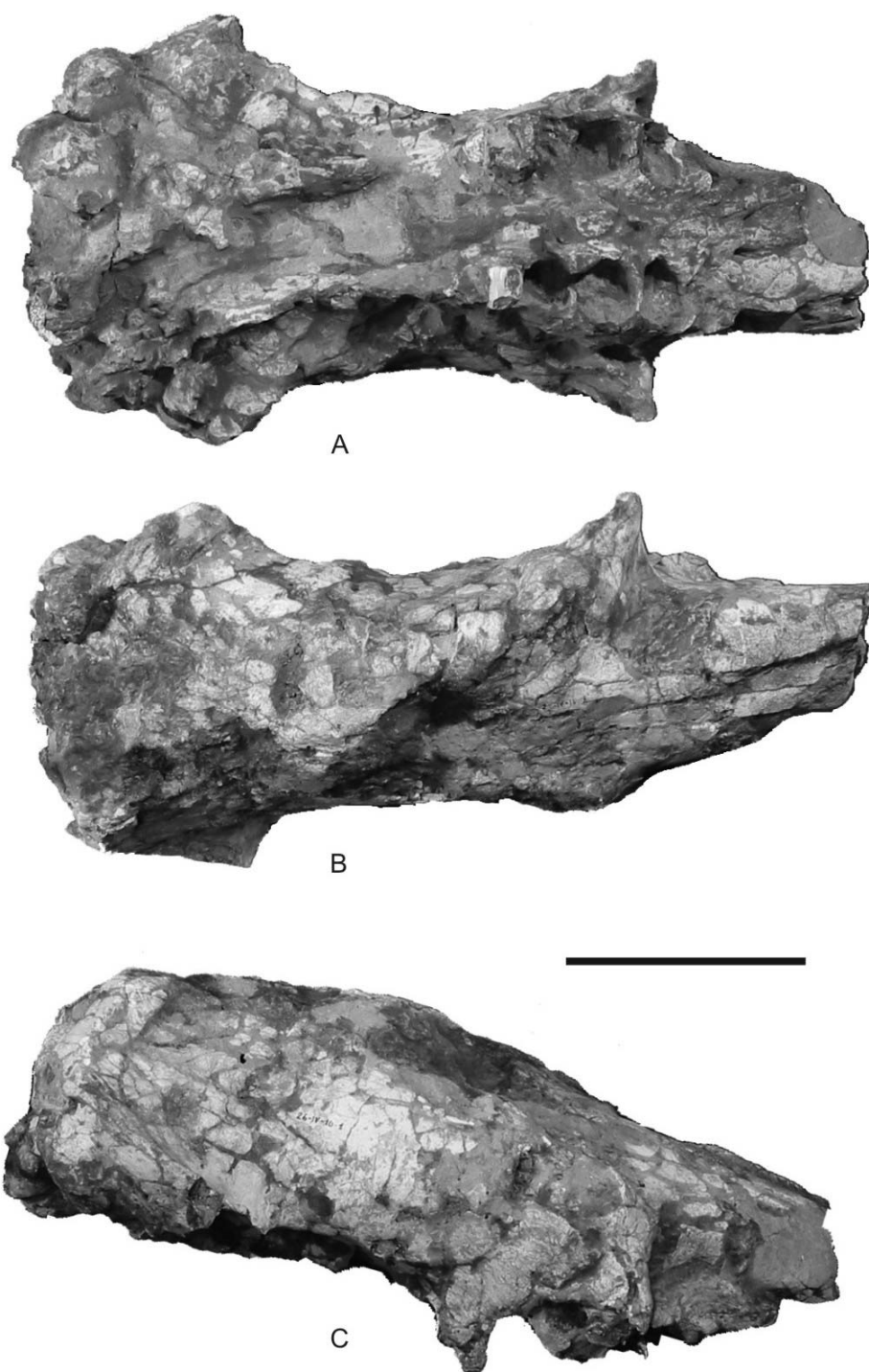


Lámina 11: Figs. A-C, "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* MLP 26-IV-10-1. A-C, cráneo; **A**, vista palatal; **B**, vista dorsal; **C**, vista lateral. Escala 100 mm.

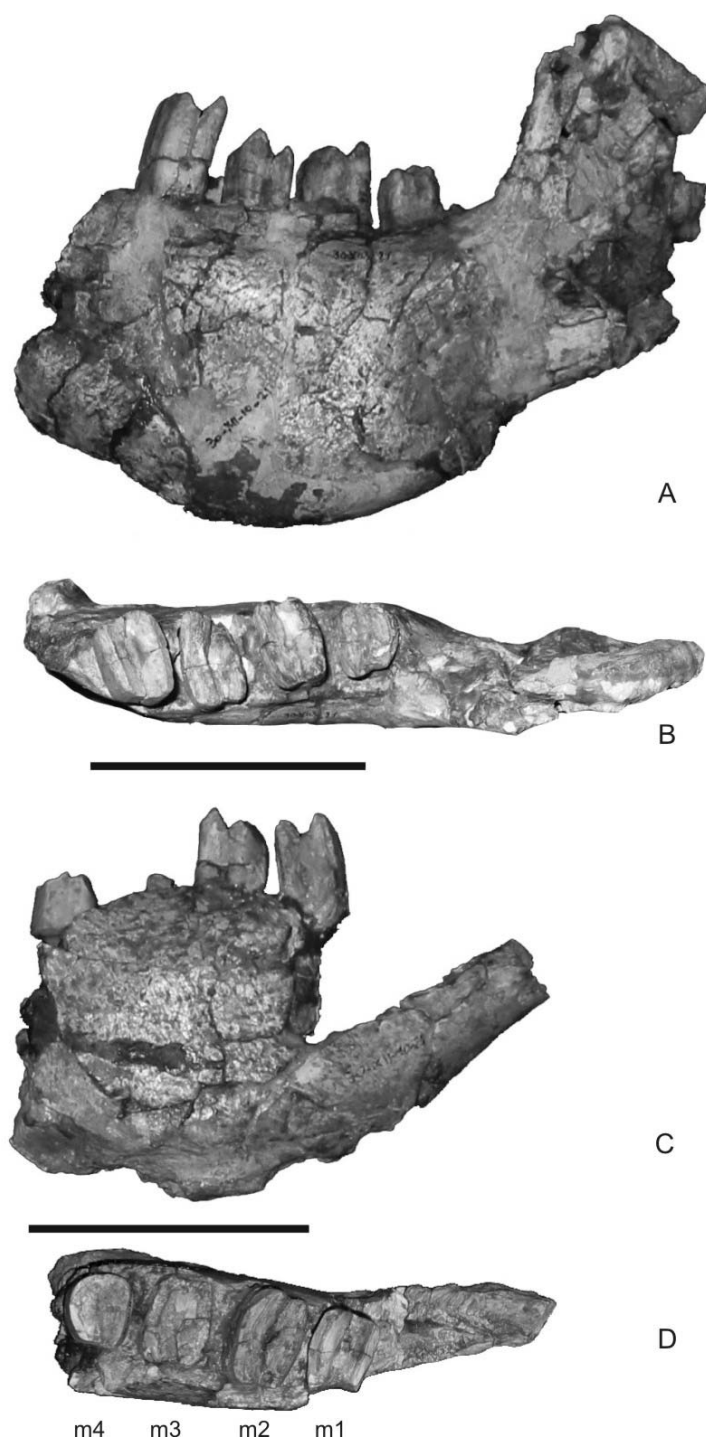


Lámina 12: Figs. A-D, "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* MLP 30-XII-10-21. A-B, rama mandibular izquierda; **A**, vista lateral; **B**, vista dorsal; C-D, rama mandibular derecha; **C**, vista lateral; **D**, vista dorsal. Escala 100 mm.



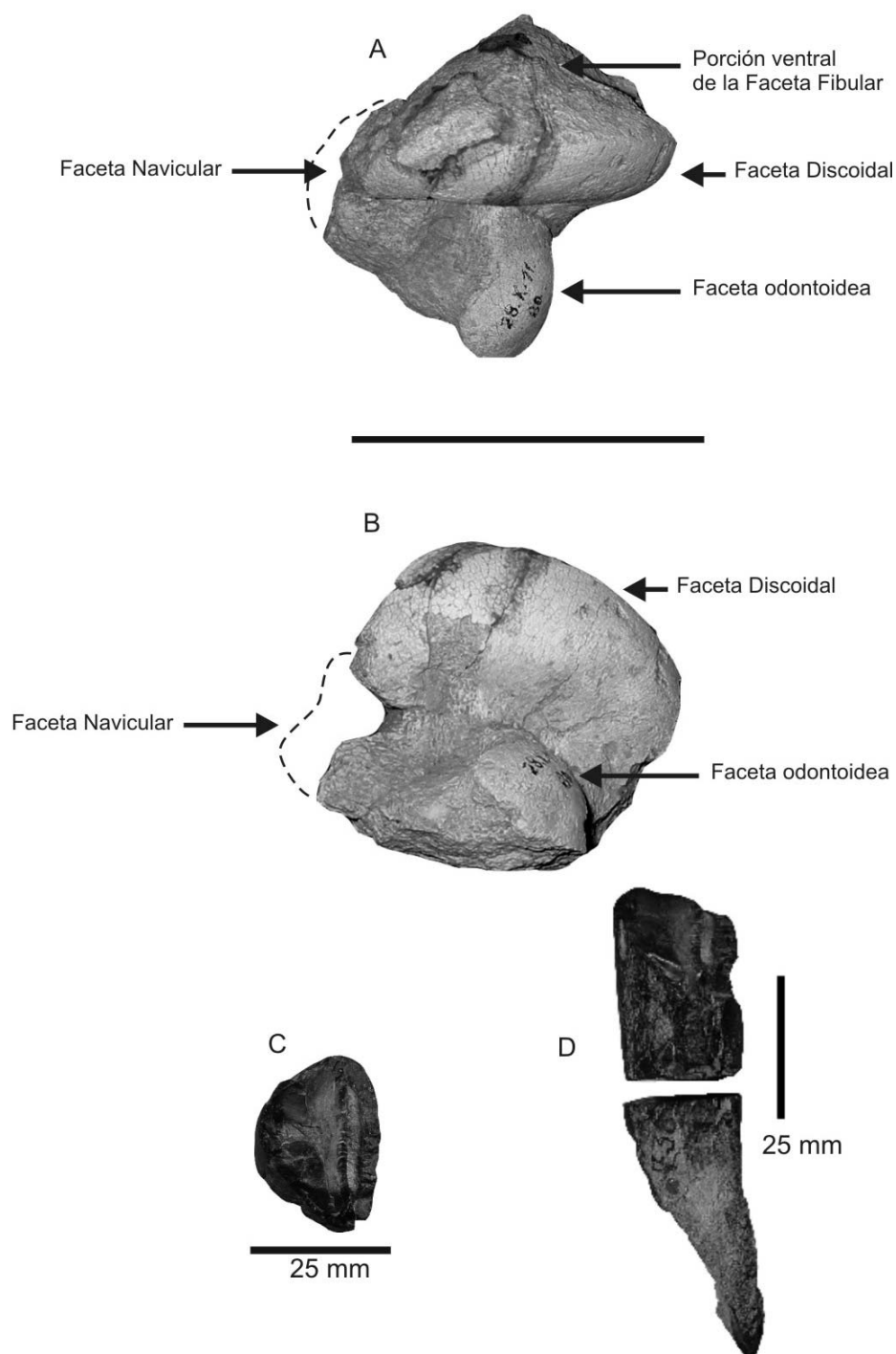


Lámina 13: Figs. A-B, "*Plesiomegatherium*" *halmyronomum* MLP 28-X-11-81; Figs. C-D. *Plesiomegatherium* *triangulatum* PVL 828 (R-728). A-B, astrágalo derecho; **A**, vista dorsolateral; **B**, vista dorsomedial. Escala 100 mm. C-D, molariforme; **C**, vista oclusal; **D**, vista anterior. Escala 25 mm.

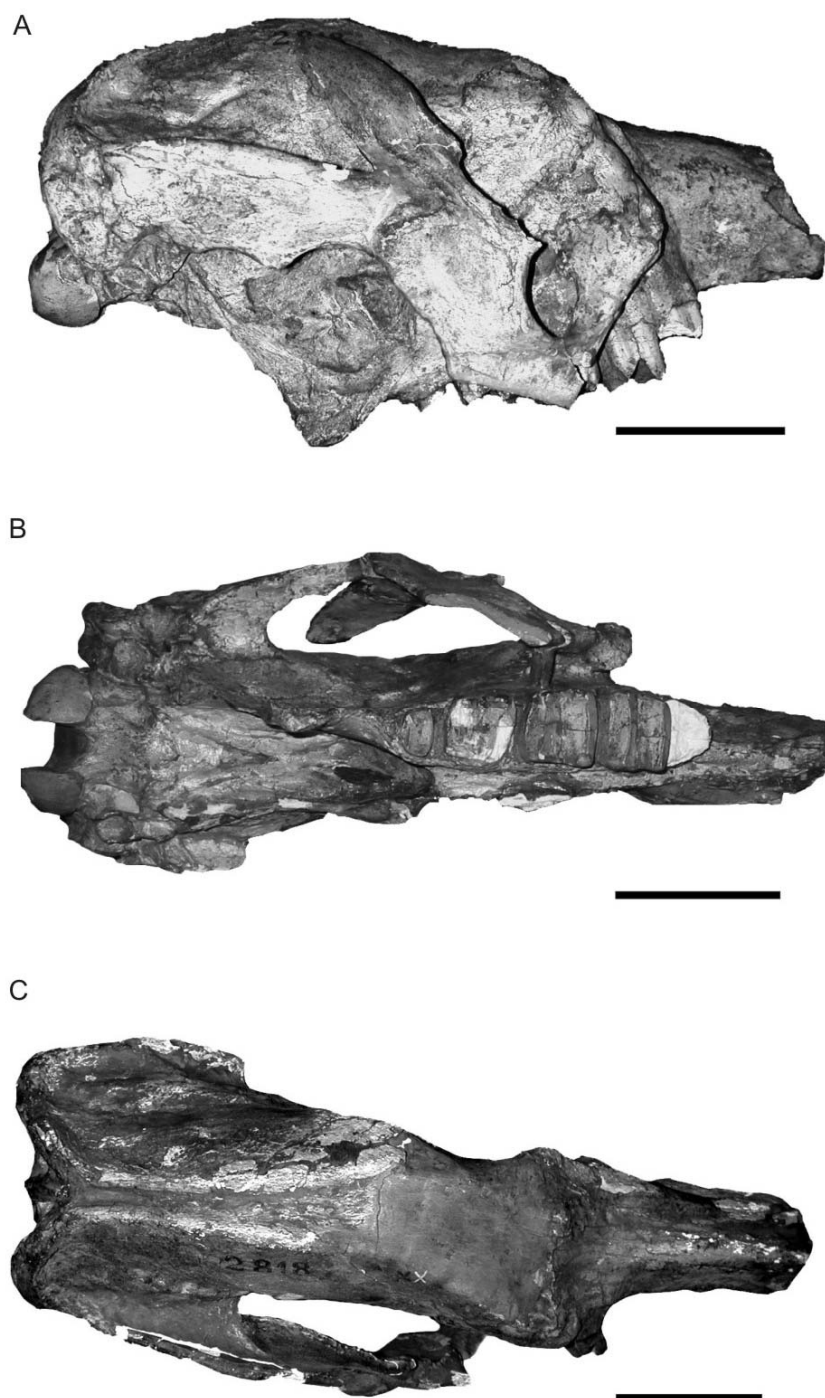


Lámina 14: Figs. A-C, *Megatheriops rectidens* MACN Pv-2818. A-C, cráneo; **A**, vista lateral; **B**, vista palatal; **C**, vista dorsal. Escala 100 mm.

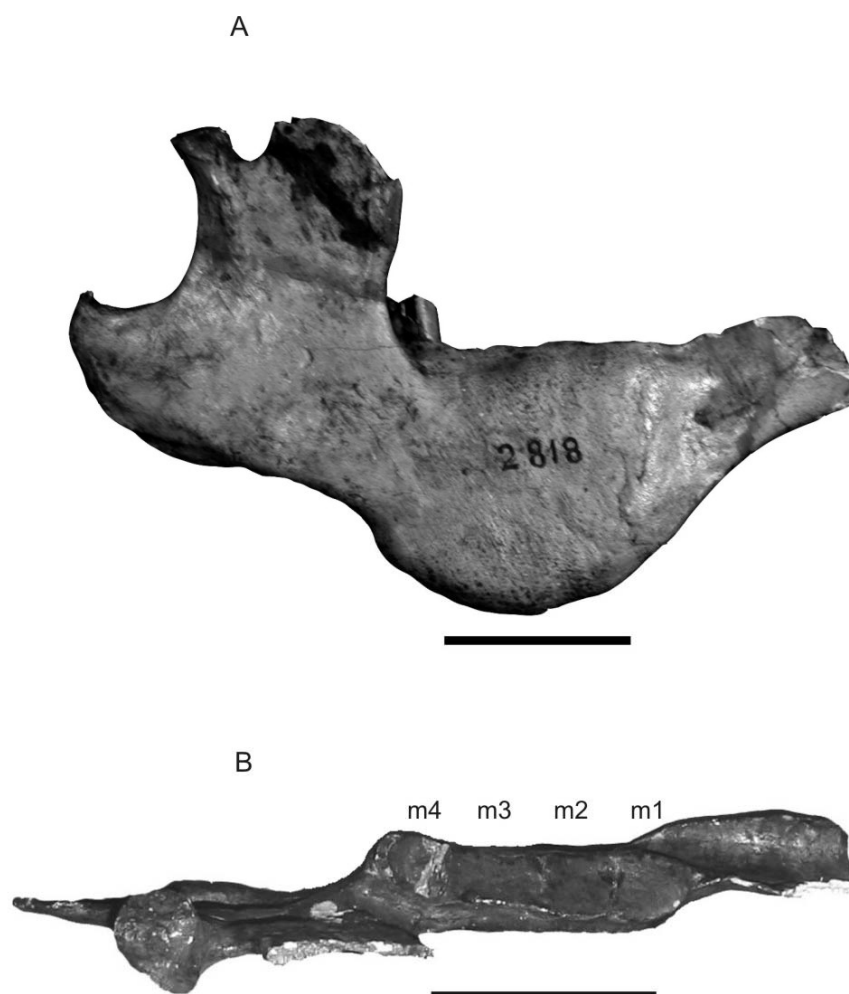


Lámina 15: Figs. A-B, *Megatheriops rectidens* MACN Pv-2818. A-B, rama mandibular derecha; **A**, vista lateral; **B**, vista dorsal. Escala 100 mm.

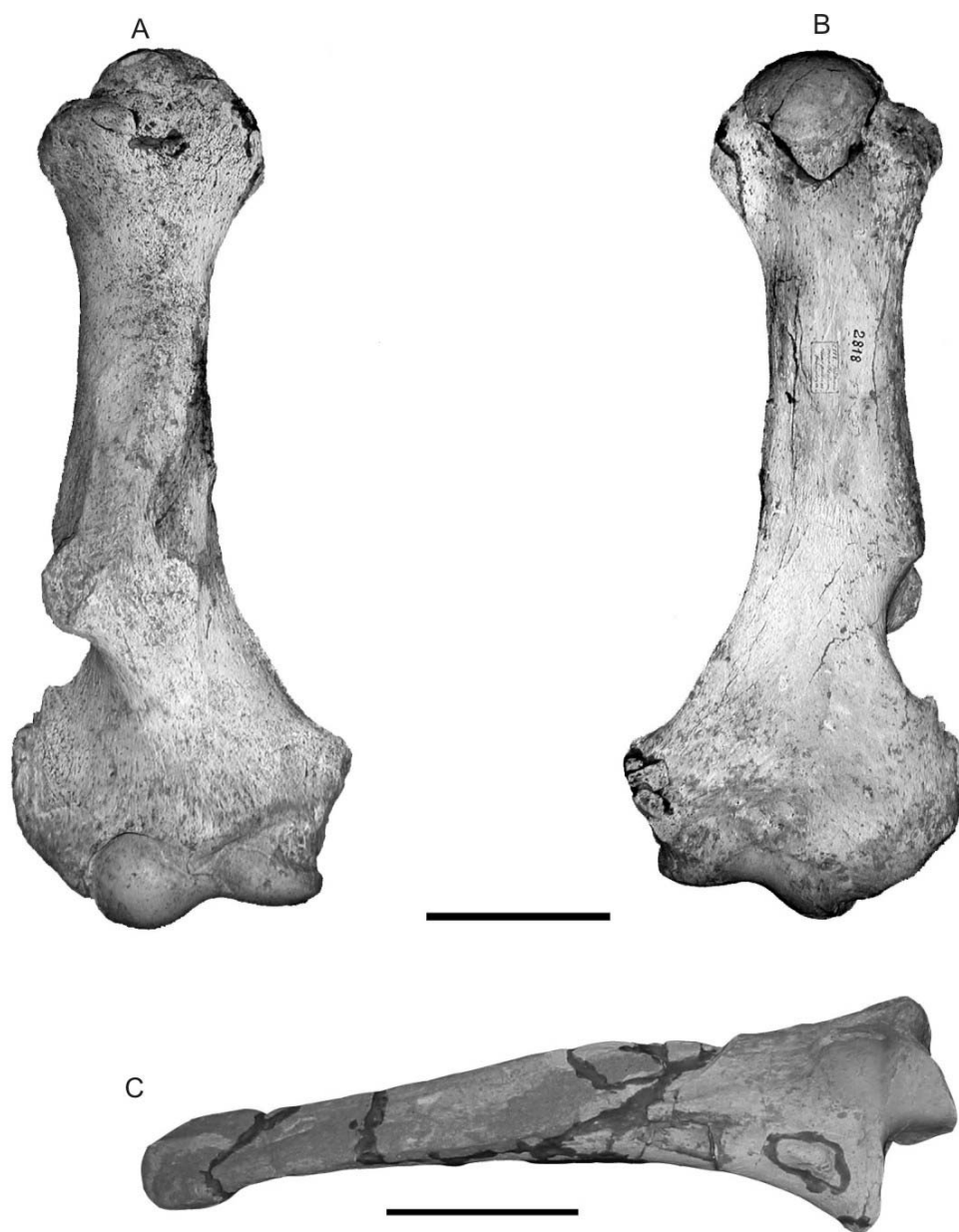


Lámina 16: Figs. A-C, *Megatheriops rectidens* MACN Pv-2818. A-B, húmero derecho; **A**, vista anterior; **B**, vista posterior; **C**, cúbito derecho en vista lateral. Escala 100 mm.

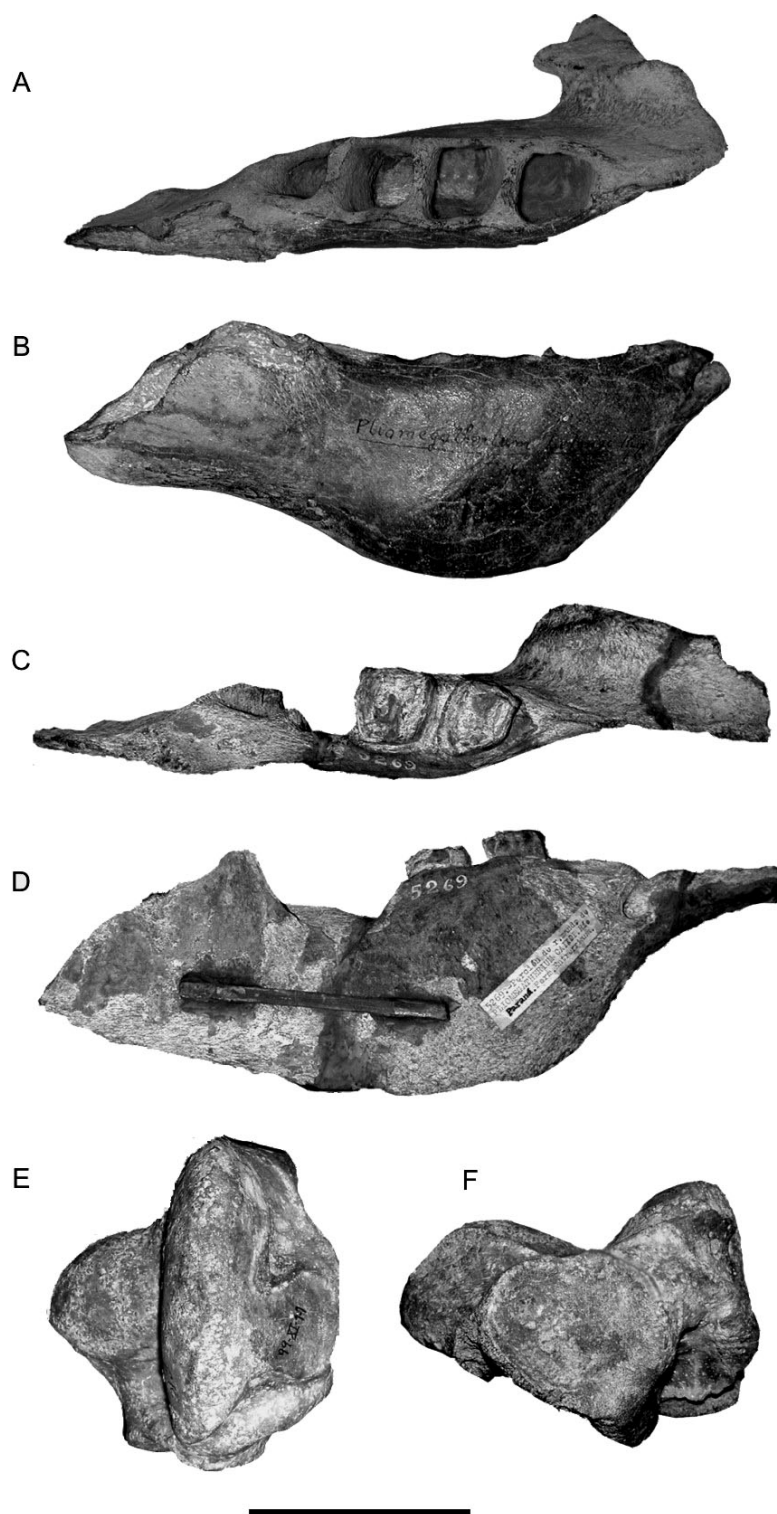


Lámina 17: Figs A-F, *Pliomegatherium lelongi*. A-B, rama mandibular derecha MACN Pv-13213; **A**, vista dorsal; **B**, vista lateral; C-D, rama mandibular MACN Pv-5269 (tipo de *Plesiomegatherium paranensis*); **C**, vista dorsal; **D**, vista lateral; E-F, astrágalo izquierdo; **E**, vista dorsolateral; **F**, vista anterior. Escala 100 mm.

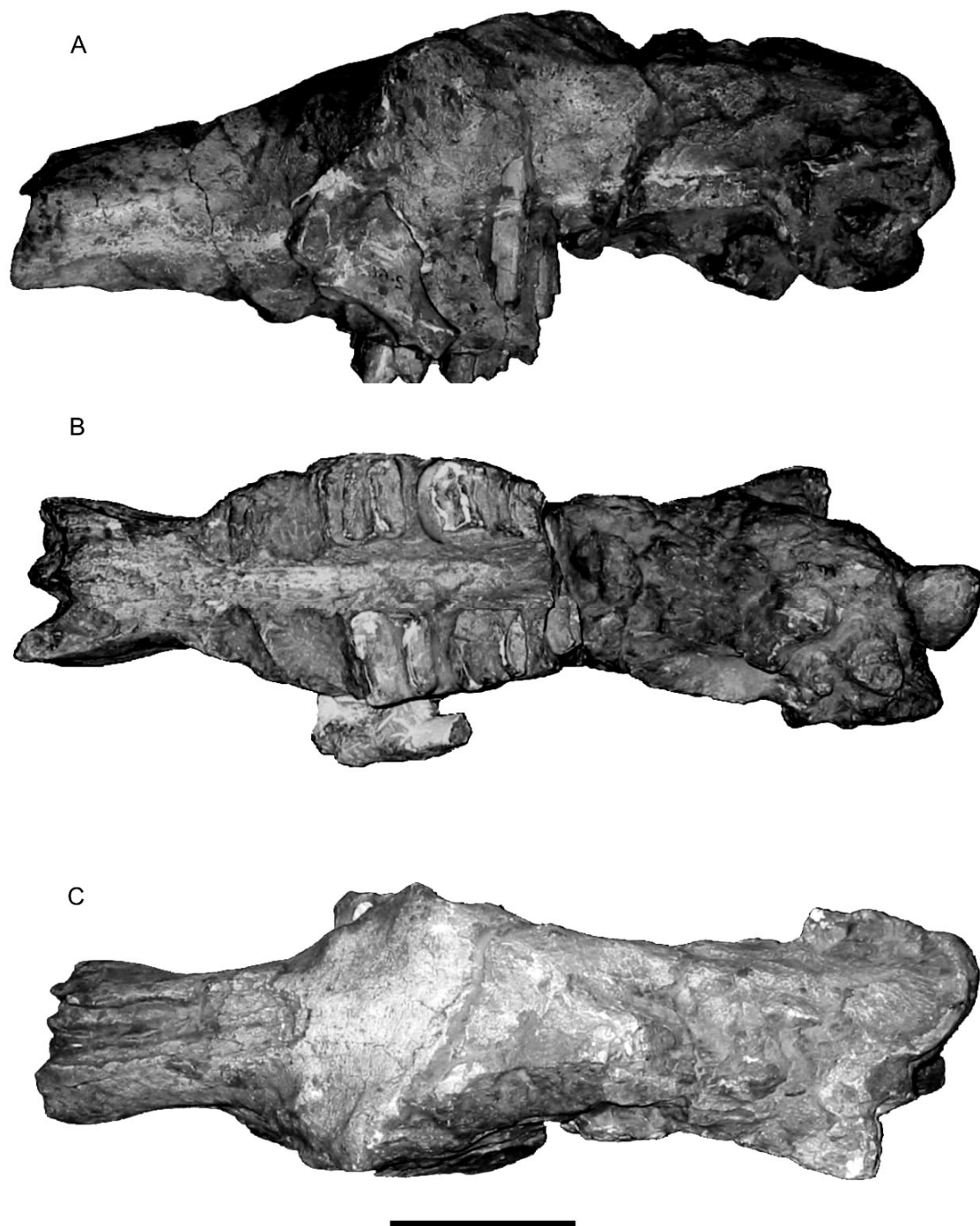


Lámina 18: Figs. A-C, *Pyramiodontherium bergi* MLP 2-66. A-C, cráneo; **A**, vista lateral; **B**, vista palatal; **C**, vista dorsal. Escala 100 mm.

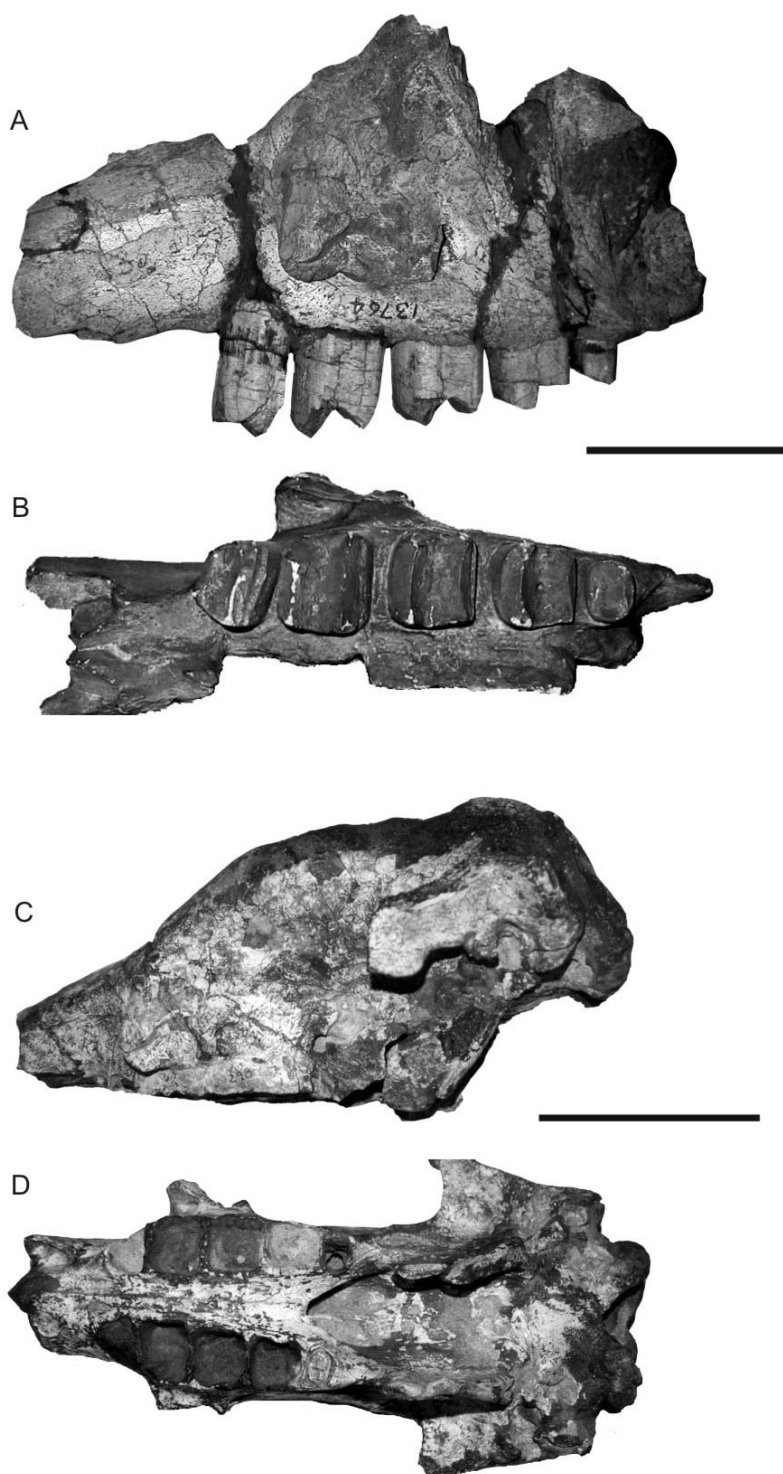


Lámina 19: Figs. A-D, *Pyramiodontherium bergi*. A-B, cráneo MACN Pv-13764; **A**, vista lateral; **B**, vista palatal; C-D cráneo PVL R-298; **C**, vista lateral; **D**, vista palatal. Escala 100 mm.



Lámina 20: Figs. A-E, *Pyramiodontherium bergi*. A-B, mandíbula MLP 2-66, **A**, vista dorsal; **B**, vista lateral; C-D, húmero derecho MACN Pv-2654; **C**, vista anterior; **D**, vista, posterior; **E**, fragmento distal de húmero izquierdo PVL R-576 en vista anterior. Escala 100 mm.



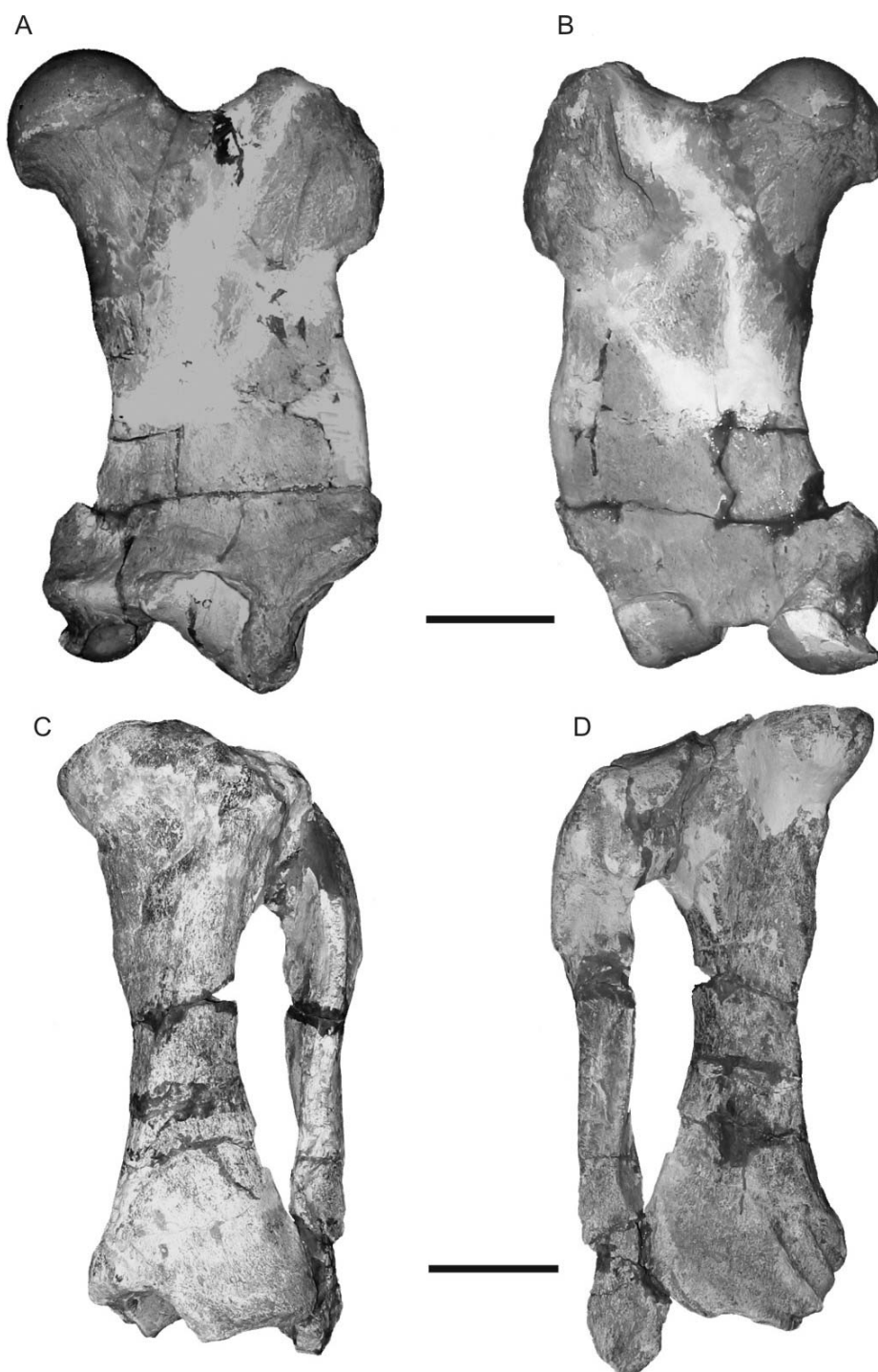


Lámina 21: Figs. A-D, *Pyramiodontherium bergi* MLP 2-66. A-B, fémur izquierdo; **A**, vista anterior; **B**, vista posterior; C-D, tibia y fíbula izquierdas; **C**, vista anterior; **D**, vista posterior. Escala 100 mm.

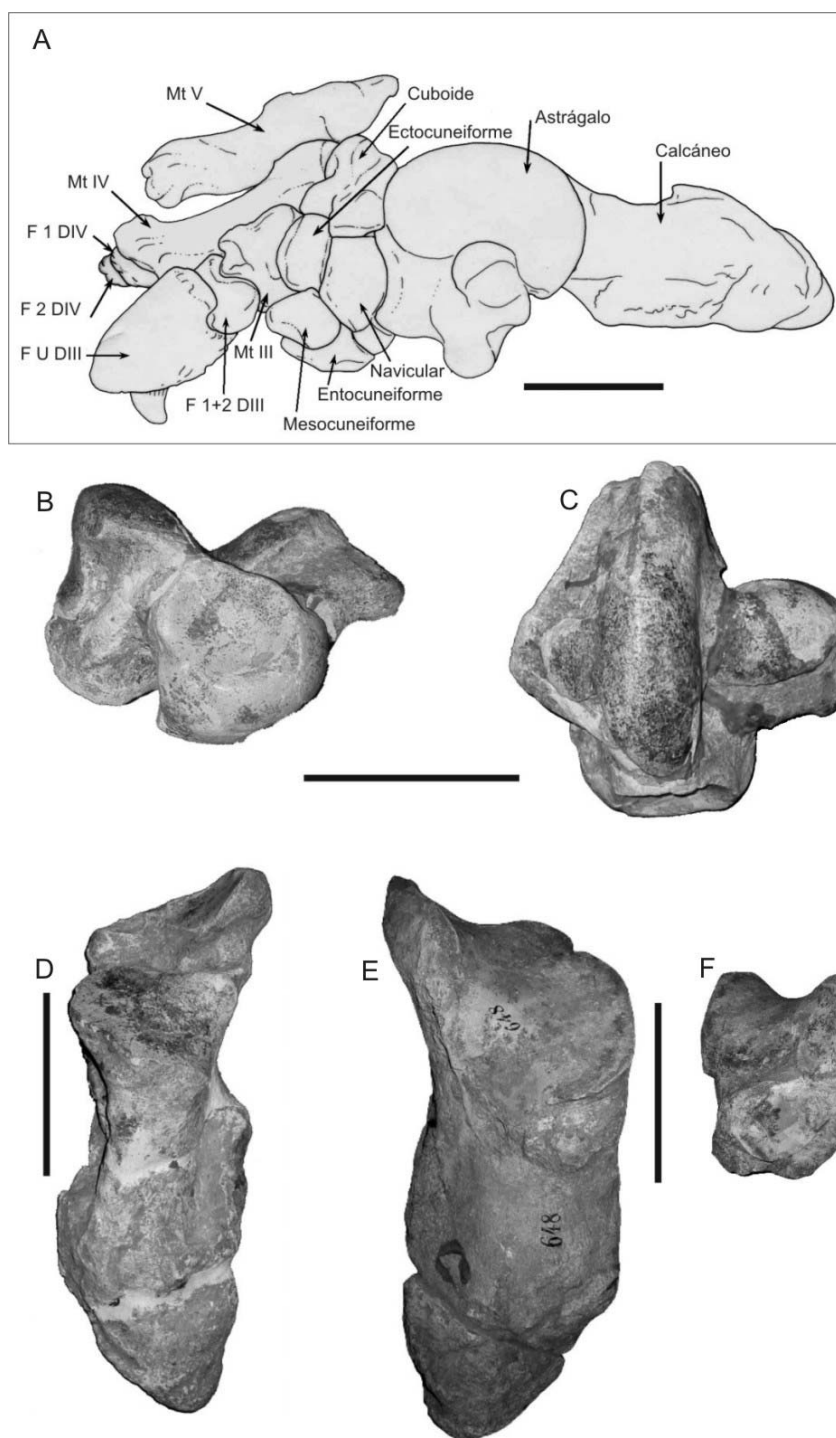


Lámina 22: Figs. A-F, *Pyramiodontherium bergi* MLP 2-66 (modificado de Brandoni et al. 2004, fig. 1). **A**, pie (modificado de Brandoni et al. 2004, fig. 1); **B-C**, astrágalo derecho MLP 2-66; **B**, vista anterior; **C**, vista dorsomedial; **D**, calcáneo izquierdo MLP 2-66 en vista dorsal; **E-F**, calcáneo derecho CC 648; **E**, vista dorsal; **F**, vista anterior. Escala 100 mm.

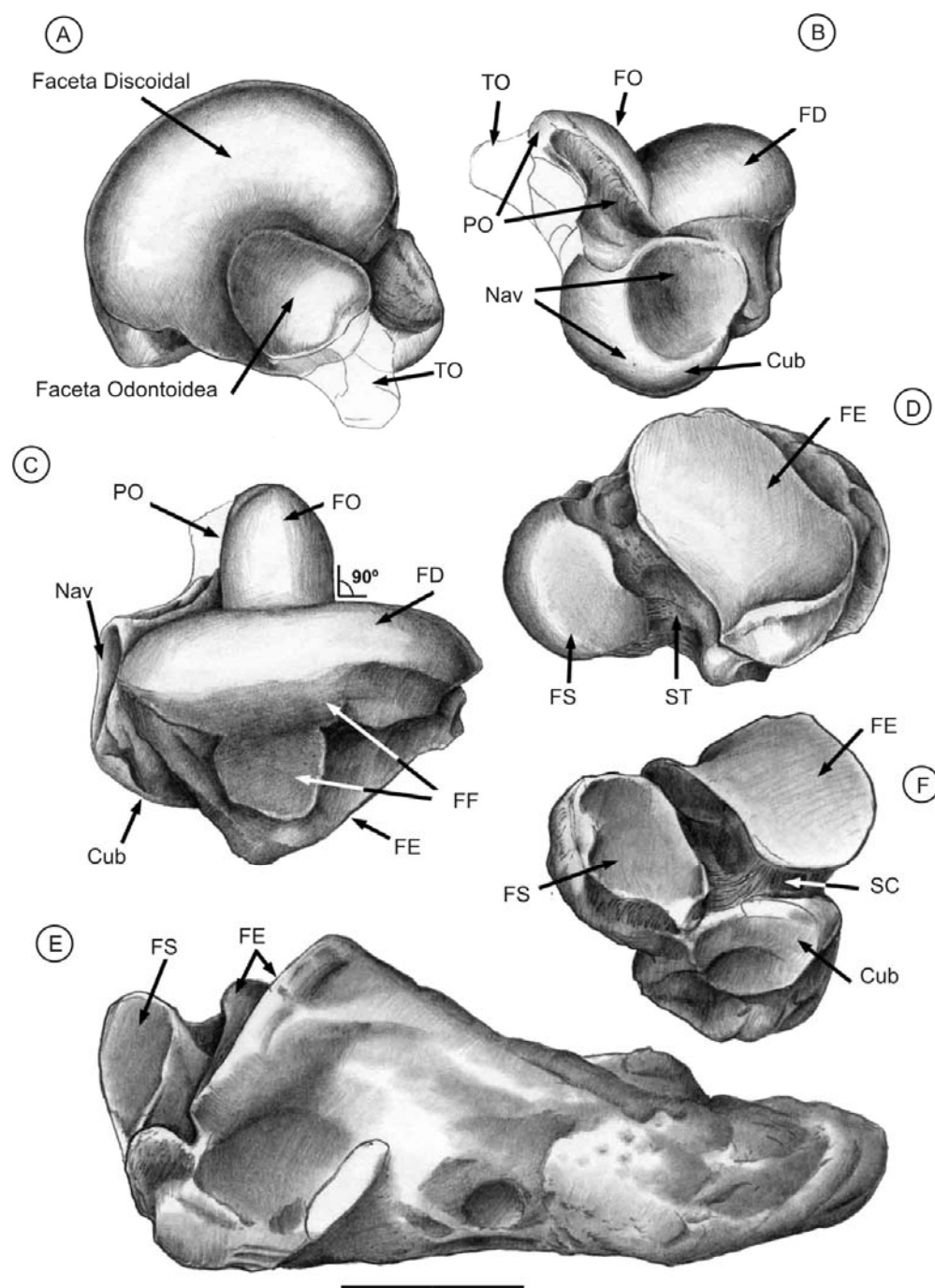


Lámina 23: Figs. A-F, *Pyramiodontherium bergi* MLP 2-66 (modificado de Brandoni et al. 2004, fig. 2). A-D, astrágalo izquierdo; **A**, vista dorsomedial; **B**, vista anterior; **C**, vista dorsolateral; **D**, vista ventral; E-F, calcáneo izquierdo; **E**, vista lateral; **F**, vista anterior. Abreviaturas: Cub, faceta cuboidal; FD, faceta discoidal; FE, faceta ectal; FF, faceta fibular; FO, faceta odontoidea; FS, faceta sustentacular; Nav, faceta navicular; PO, proceso odontoideo; SC, *sulcus calcanei*; ST, *sulcus tali*, TO, tuberosidad odontoidea. Escala 100 mm.

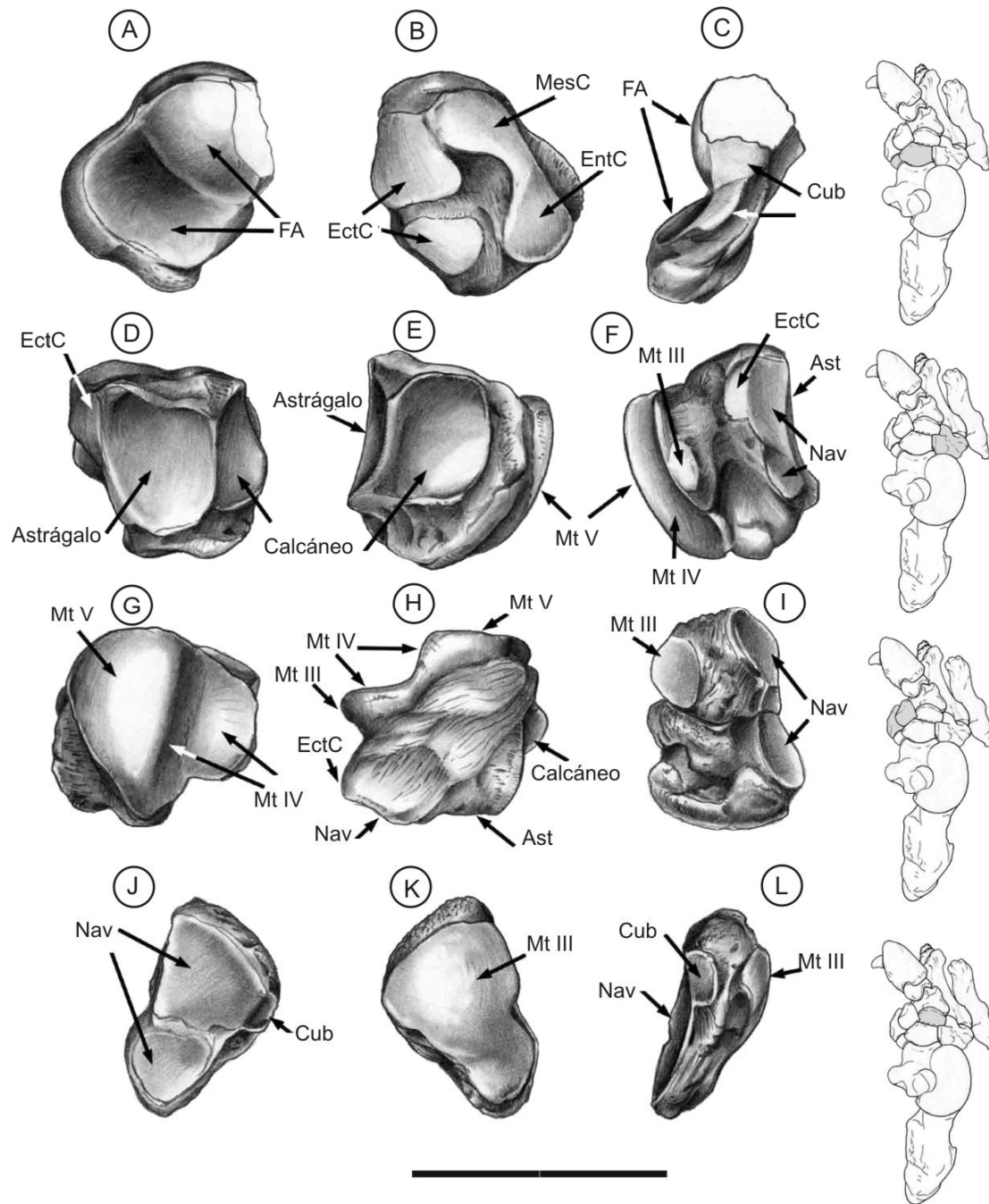


Lámina 24: Figs. A-F, *Pyramiodontherium bergi* MLP 2-66 (modificado de Brandoni et al. 2004, fig. 3). A-C, navicular derecho; **A**, vista proximal; **B**, vista distal; **C**, vista lateral; D-H, cuboides derecho; **D**, vista lateroproximal; **E**, vista posterolateral; **F**, vista proximal; **G**, vista posteromedial; **H**, vista laterodorsal; **I** mesocuneiforme y entocuneiformes derechos en vista lateral; J-L, ectocuneiforme derecho; **J**, vista proximal; **K**, vista distal; **L**, vista lateral. Abreviaturas: Ast, astrágalo; Cub, faceta cuboidal; FA, faceta astragalar; EctC, ectocuneiforme; EntC, entocuneiforme; MesC, mesocuneiforme; Mt III, Iv, V, metatarsales III, IV, V; Nav, navicular. Escala 100 mm.

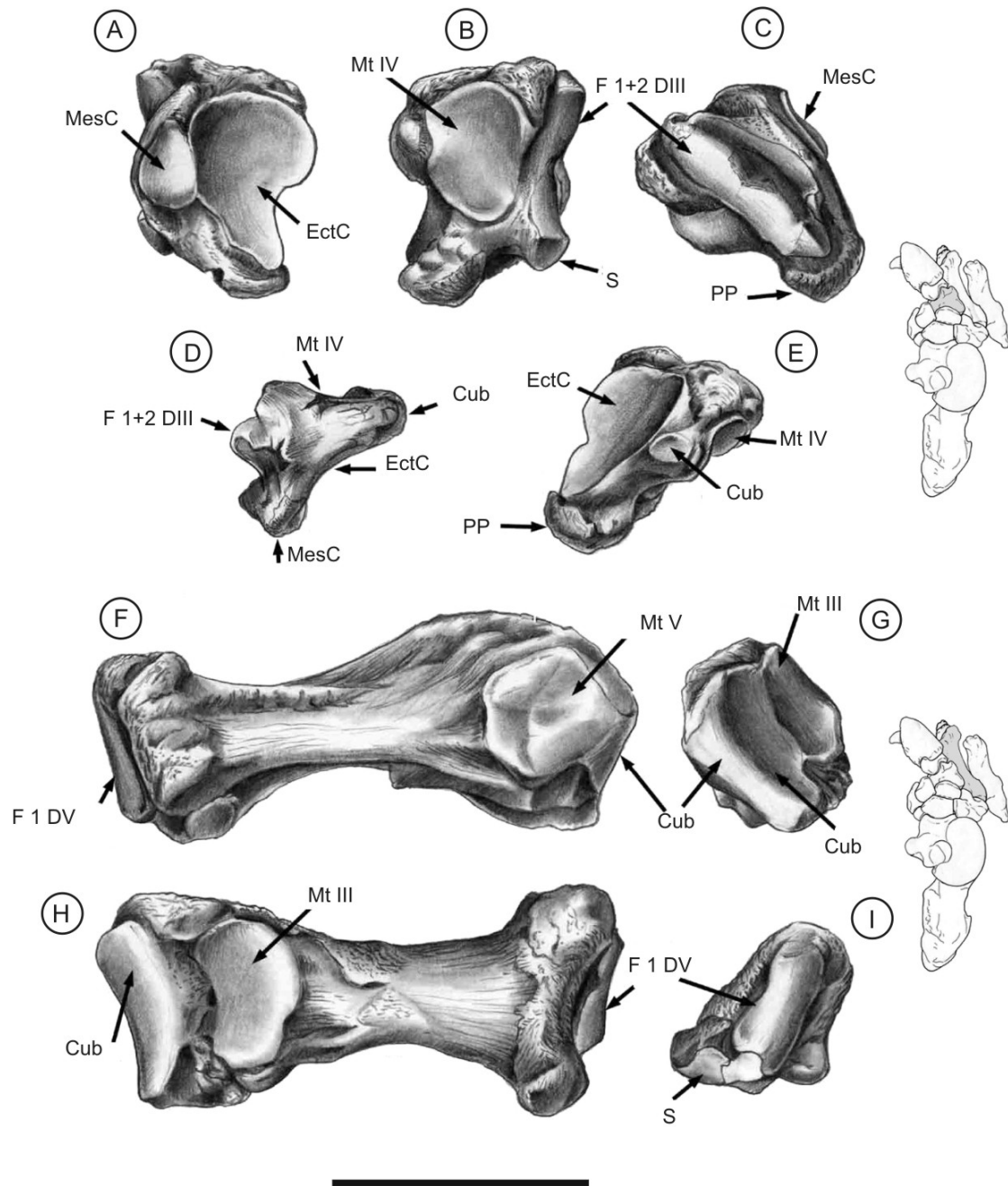


Lámina 25: Figs. A-I, *Pyramiodontherium bergi* MLP 2-66 (modificado de Brandoni et al. 2004, fig. 5). A-E, metatarsal III derecho; **A**, vista posteromedial; **B**, vista lateral; **C**, vistadistal; **D**, vista dorsolateral; **E**, vista posterolateral; F-I, metatarsal IV izquierdo; **F**, vista ventrolateral; **G**, vista proximal; **H**, vista dorsolateral; **I**, vista distal. Abreviaturas: Cub, faceta cuboidal; F 1 D V, falange 1 del dígito V; F 1+2 D III, falange 1+2 del dígito III; EctC, ectocuneiforme; MesC, mesocuneiforme; Mt III, IV, V, metatarsales III, IV, V; PP. Proceso plantar; S, hueso sesamoideo. Escala 100 mm.

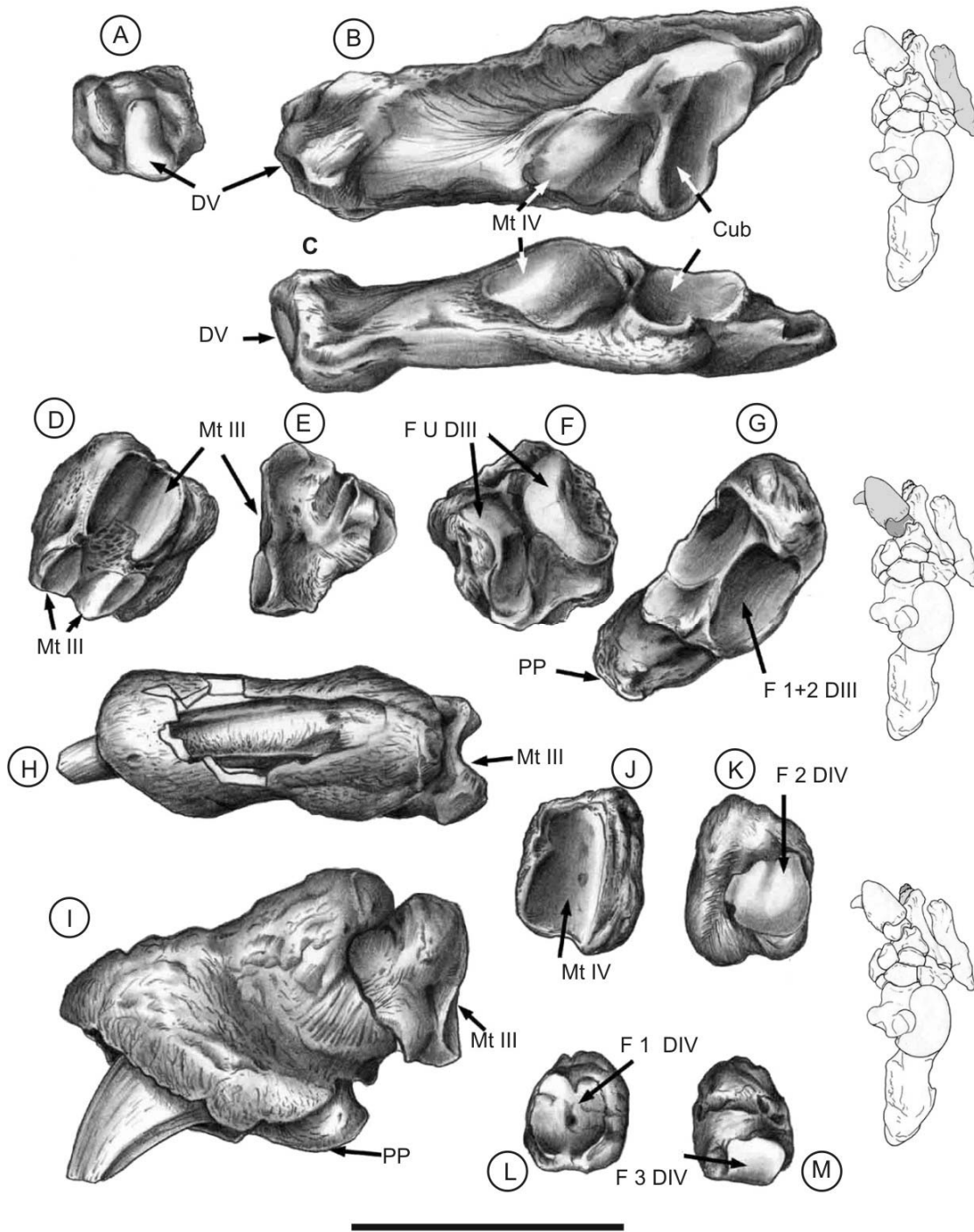


Lámina 26: Figs. A-M, *Pyramiodontherium bergi* MLP 2-66 (modificado de Brandoni et al. 2004, fig. 6). A-C, metatarsal V derecho; **A**, vista distal; **B**, vista dorsomedial; **C**, vista dorsal; D-F, falange 1 +2 del dígito III; **D**, vista proximal; **E**, vista medial; **F**, vista distal; **G**, Falange ungual derecha del dígito III en vista proximal; H-I, falanges 1+2 y falange ungual del dígito III derecho; **H**, vista dorsolateral; **I**, vista dorsomedial; J-K, falange 1 del dígito IV derecho; **J**, vista proximal; **K**, vista distal; L-M, falange 2 del dígito IV derecho; **L**, vista proximal; **M**, vista distal. Abreviaturas: Cub, faceta cuboidal; D V, dígito V; F 1 D V, falange 1 del dígito V; F 1+2 D III, falange 1+2 del dígito III; F 2 D IV, falange 2 del dígito IV; F 3 D IV, falange 3 del dígito IV; F U D III, falange ungual del dígito III; Mt III, IV, V, metatarsales III, IV, V; PP, proceso plantar. Escala 100 mm.

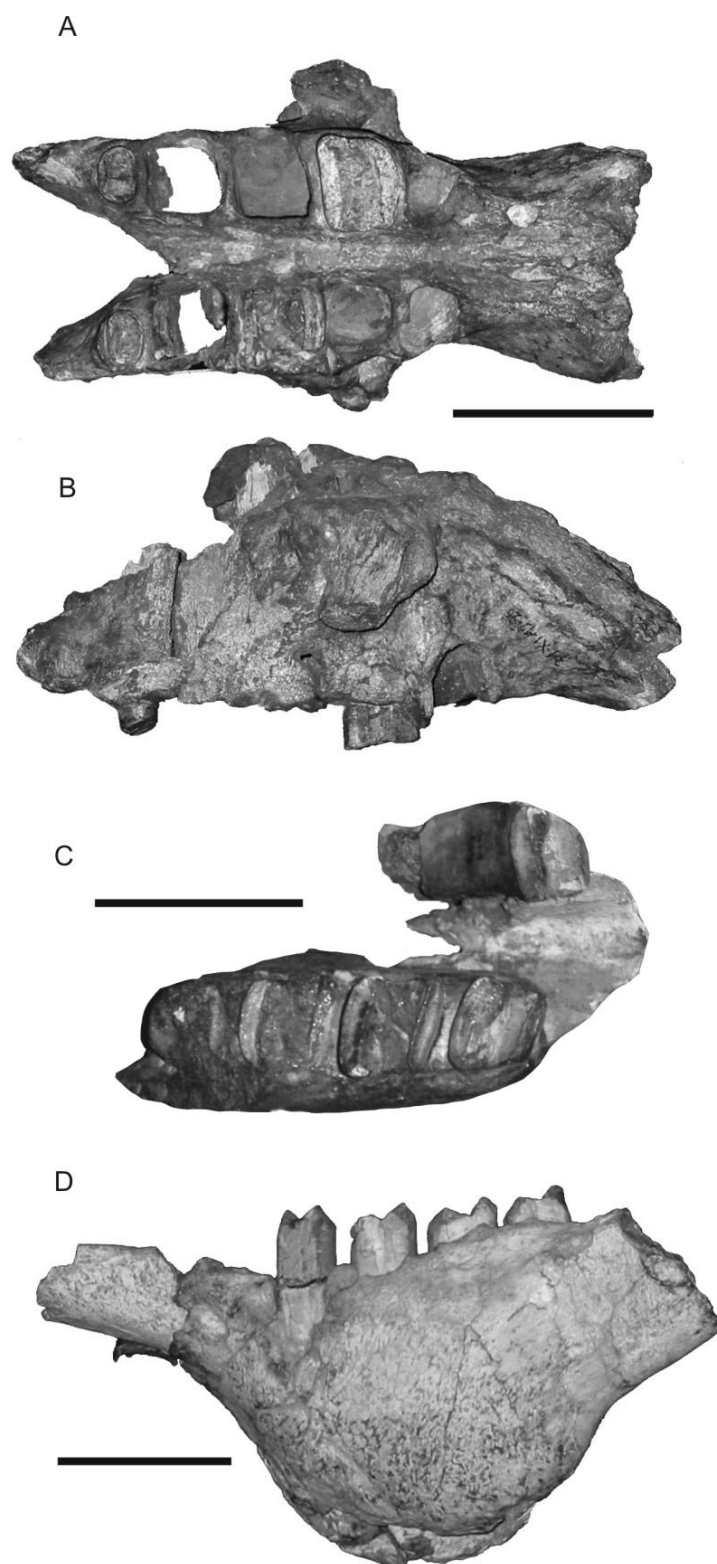


Lámina 27: Figs. A-D, *Pyramiodontherium brevirostrum*. A-B, cráneo MLP 31-XI-12-25; **A**, vista palatal; **B**, vista lateral; **C**, mandíbula MLP 31-XI-12-25 en vista dorsal; **D**, mandíbula MLP 31-XI-12-1 en vista lateral. Escala 100 mm.

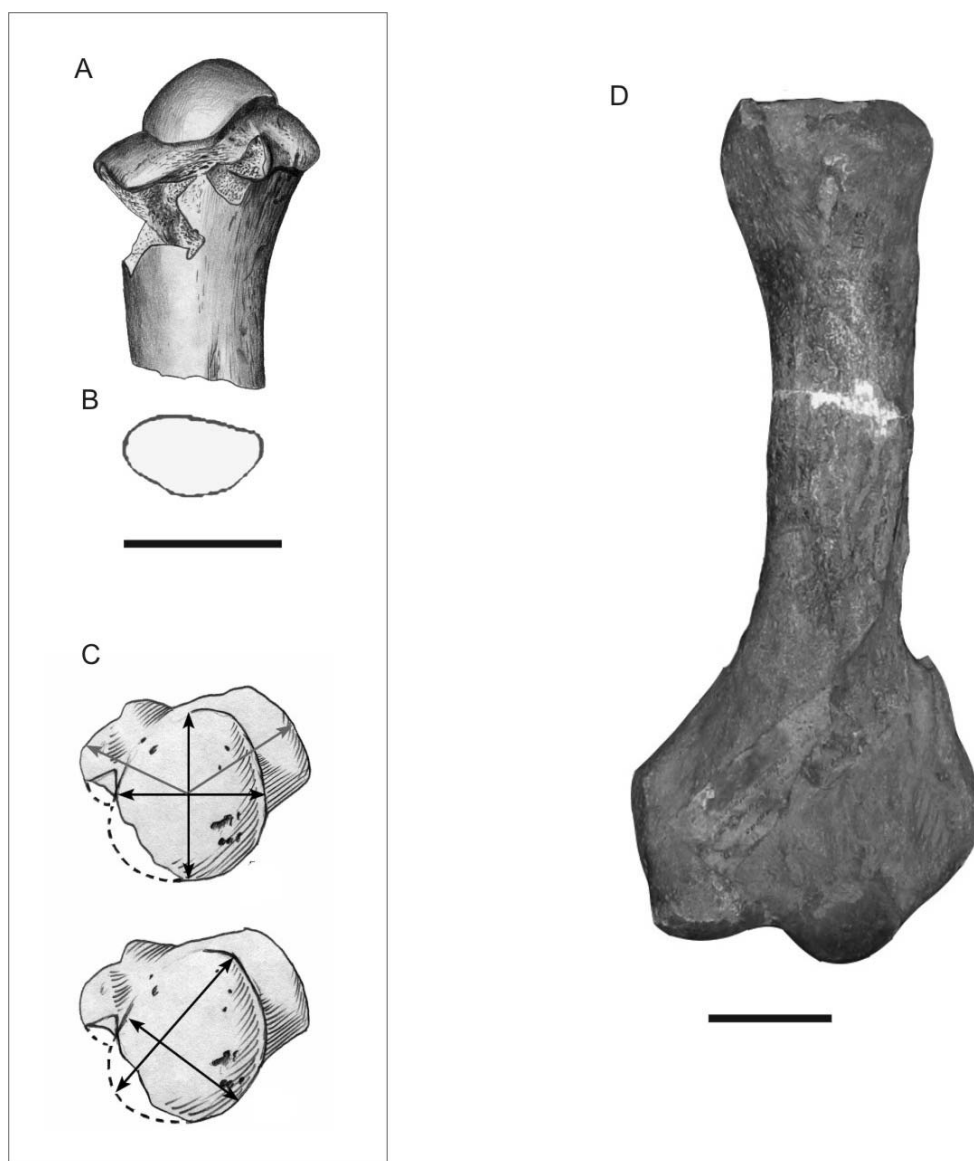


Lámina 28; Figs. A-D, *Pyramiodontherium brevirostrum*. A-C, fragmento proximal de húmero MLP 31-XI-12-25 (modificado de Carlini et al., 2002); **A**, vista anterior; **B**, sección de diáfisis; **C**, vista proximal; **D**, humero izquierdo MACN Pv-13653 en vista anterior. Escala 100 mm.



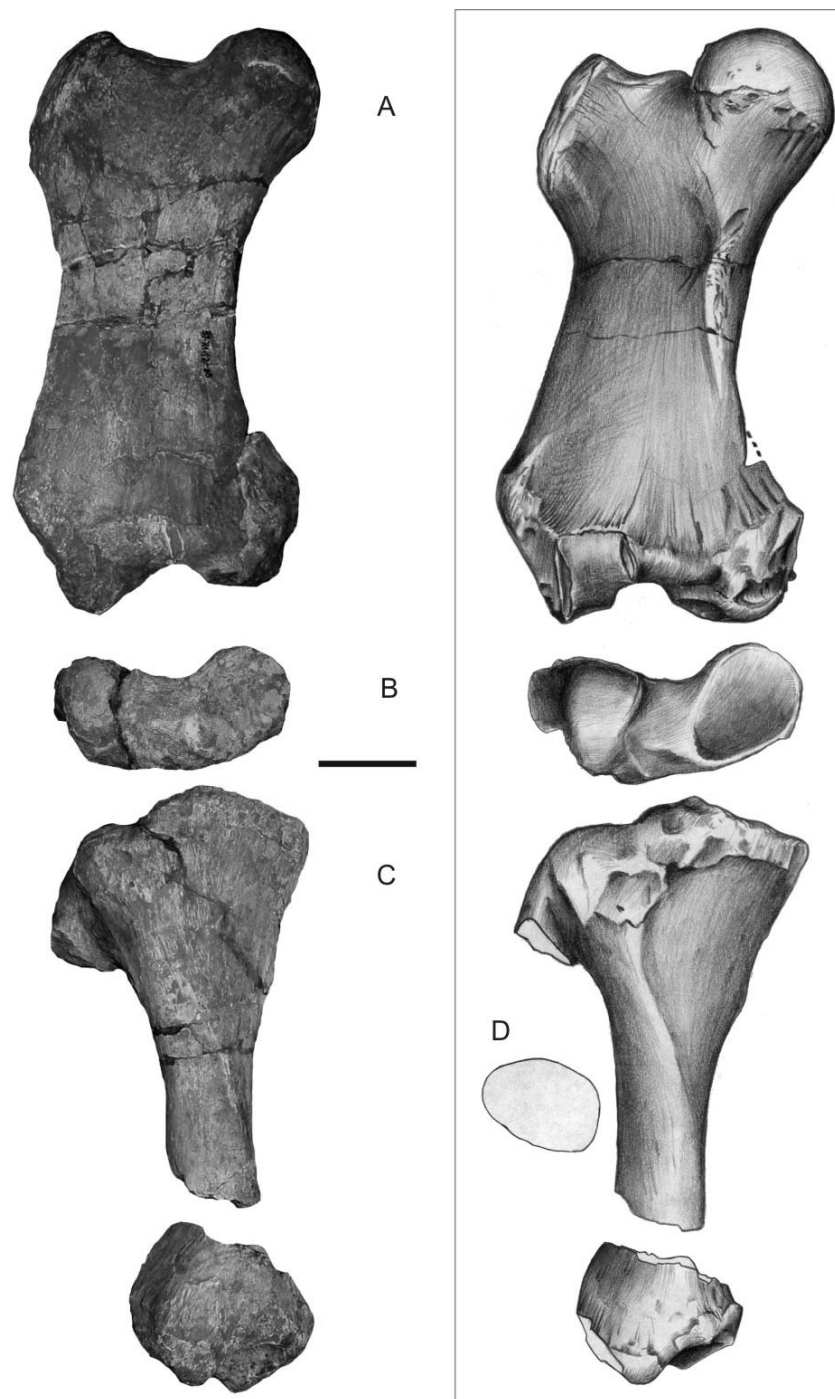


Lámina 29: Figs. A-D, *Pyramiodontherium brevirostrum* MLP 31-XI-12-25. **A**, fémur derecho en vista anterior; **B-D**, tibia derecha; **B**, vista dorsal; **C**, vista anterior; **D**, sección de la diáfisis. Ilustraciones modificadas de Carlini et al. (2002, fig. 3). Escala 100 mm.

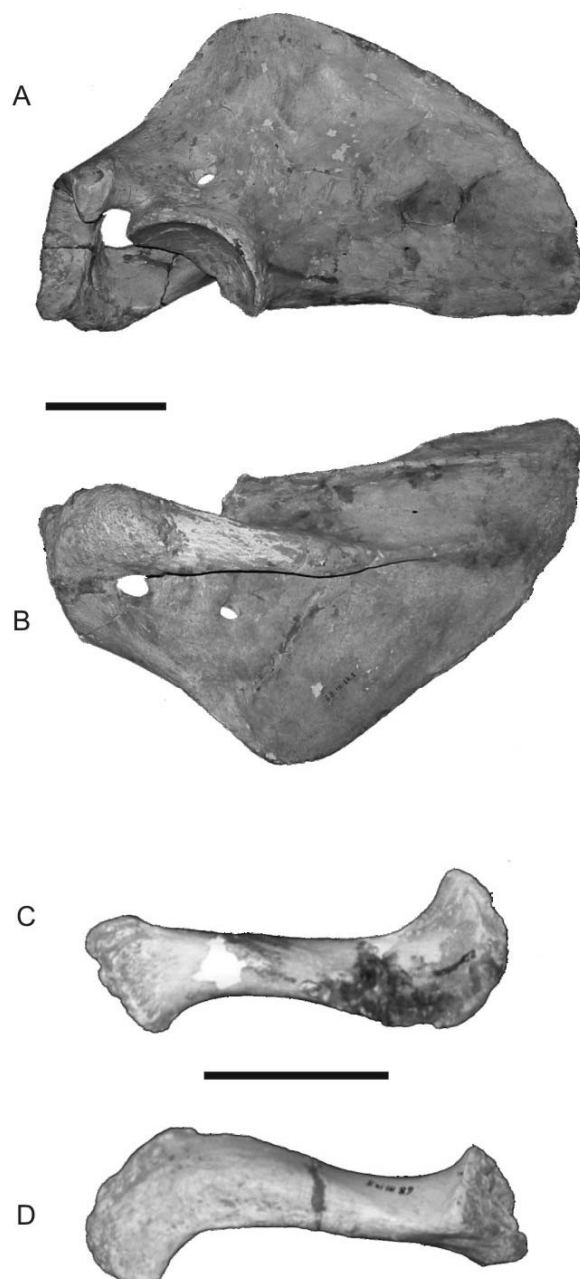


Lámina 30: Figs. A-D, *Pyramiodontherium scillatoyanei* MLP 68-III-14-1. A-B, escápula derecha; **A**, vista medial; **B**, vista lateral; C-D, clavícula derecha; **C**, vista ventral; **D**, vista dorsal. Escala 100 mm.



Lámina 31: Figs. A-E, *Pyramiodontherium scillatoyanei* MLP 68-III-14-1. A-C, húmero derecho; **A**, vista proximal; **B**, vista anterior; **C**, vista posterior; D-E, fémur derecho; **D**, vista anterior; **E**, vista posterior. Escala 100 mm.

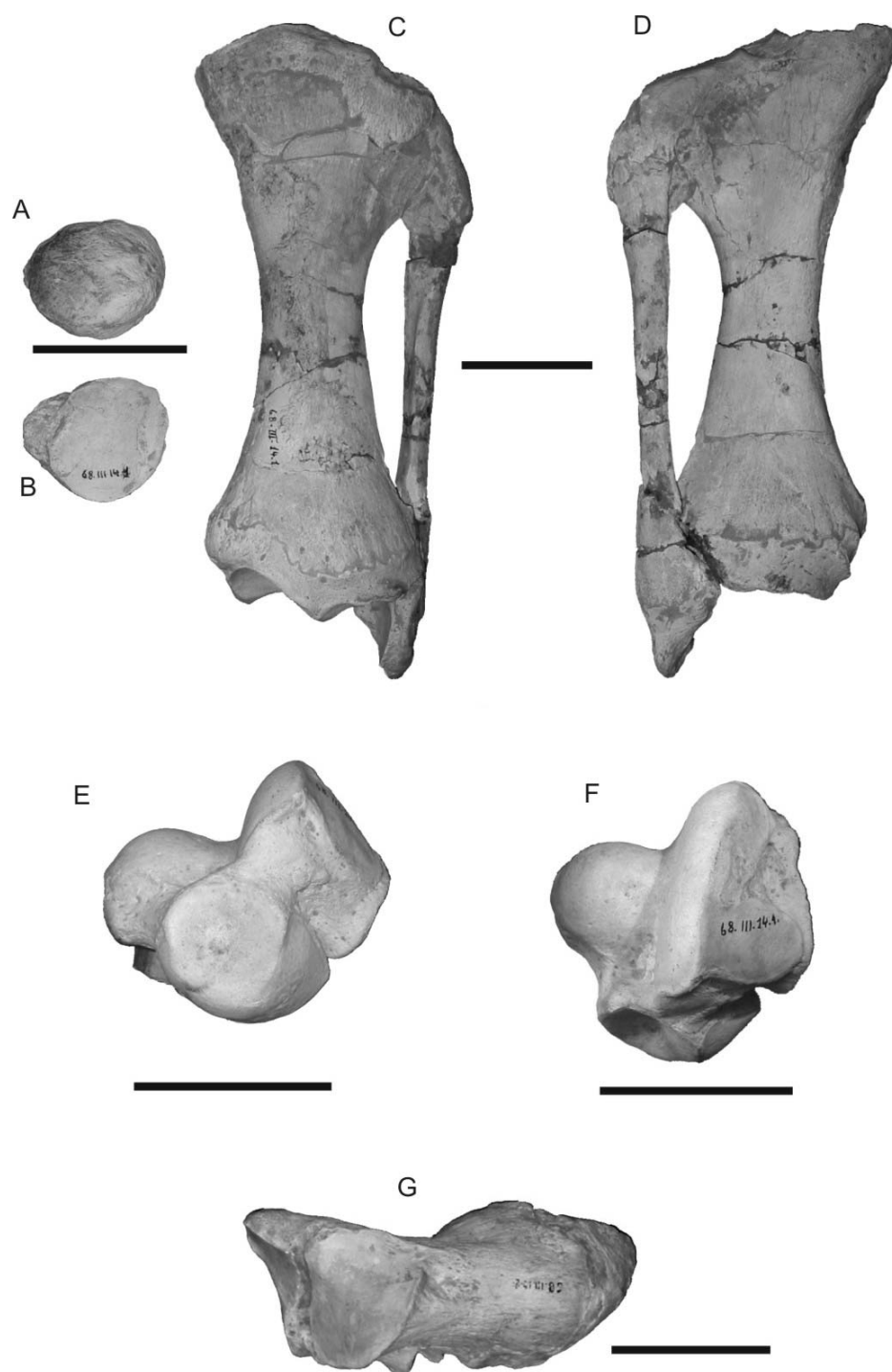


Lámina 32: Figs. A-G, *Pyramiodontherium scillatoyanei* MLP 68-III-14-1. A-B. rotula; **A**, vista distal; **B**, vista medial; C-D, tibia y fíbula izquierdas; **C**, vista anterior; **D**, vista posterior; E-F; astrágalo izquierdo; **E**, vista anterior; **F**, vista dorsolateral; **G**, calcáneo izquierdo, vista dorsal. Escala 100 mm.

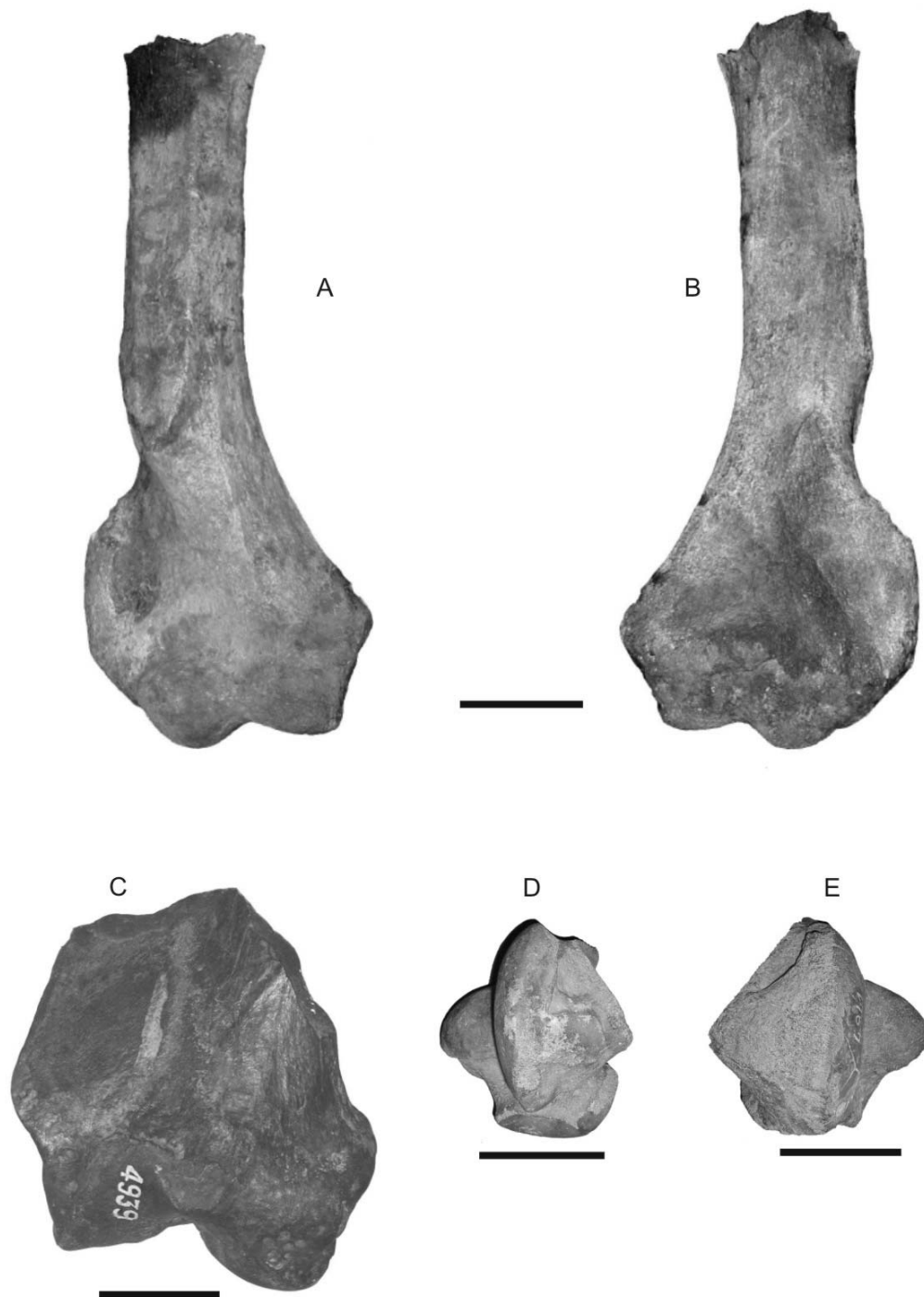


Lámina 33: Figs. A-E, *Pyramiodontherium* n. sp. A-B, húmero derecho; **A**, vista anterior; **B**, vista posterior; **C**, fémur derecho MACN Pv-4939, vista anterior; **D**, astrágalo izquierdo MASP 1392 en vista dorsolateral; **E**, astrágalo derecho MACN Pv-4941 en vista dorsolateral. Escala 100 mm.

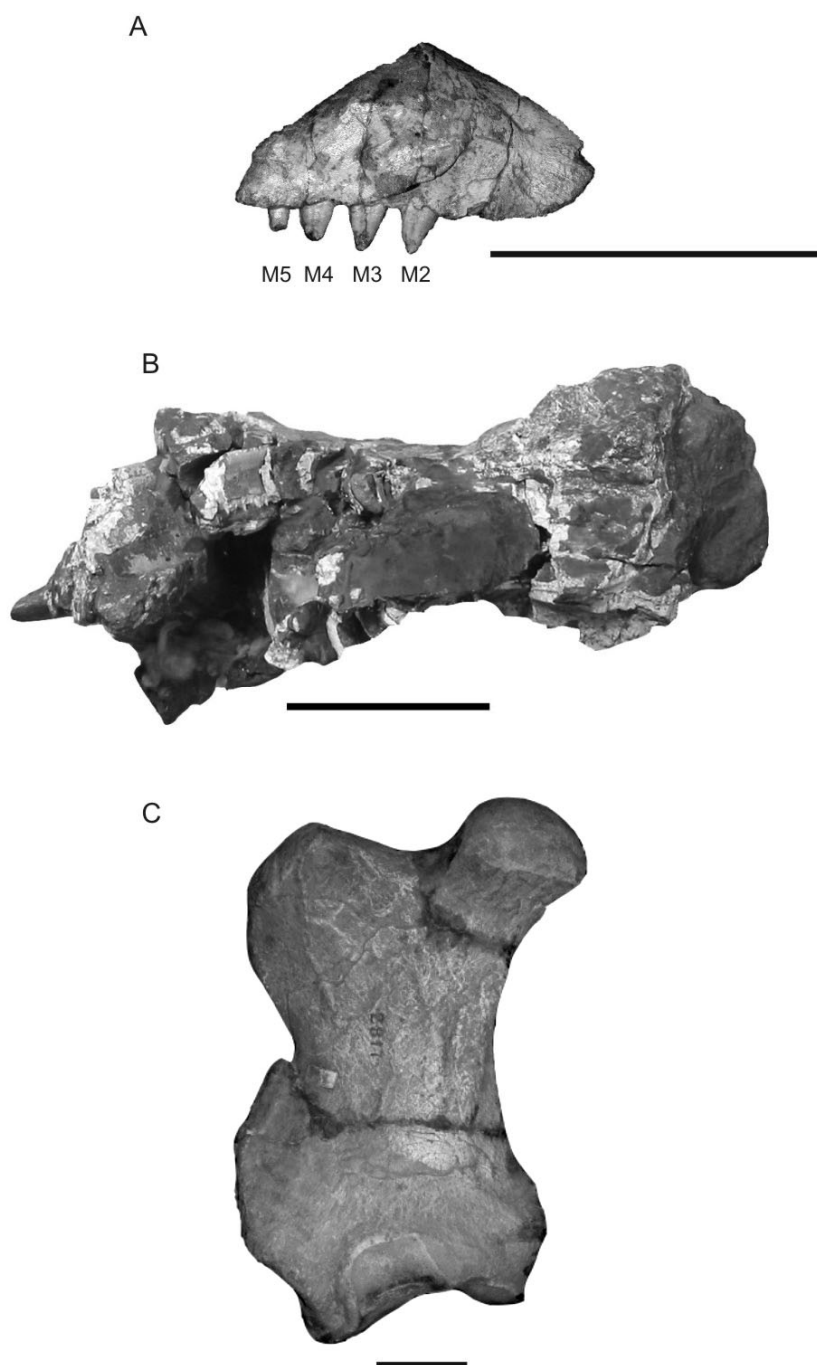


Lámina 34: Fig. **A**, *Pyramiodontherium dubium* MACN Pv-8143, porción de maxilar derecho en vista lateral; **B**, *Megatherium bergi* MLP 2-78, cráneo en vista palatal; **C**, MACN Pv-2817, femur derecho en vista anterior. Escala 100 mm.



Lámina 35: Figs. A-C, *Megatheridium annectens* MLP 2-69 (modificado de Cabrera, 1928).  
**A**; fragmentos de cráneo en vista latera; **B**, porción de paladar en vista palatal; **C**, porción occipital de cráneo en vista posterior.

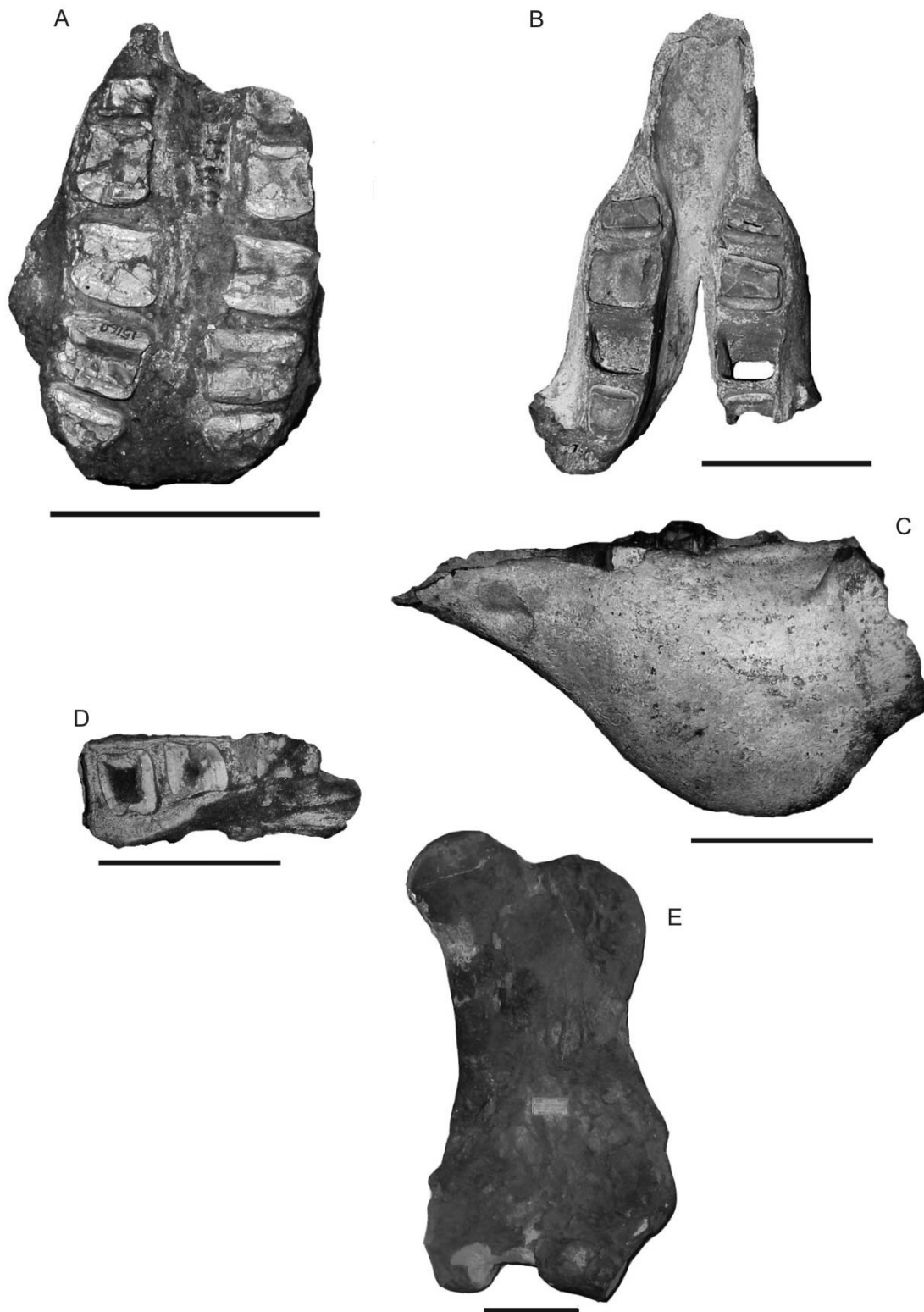


Lámina 36: Figs. A-C, *Megatheridium annectens*. A, fragmento de paladar MACN Pv-15160 en vista palatal; B-C, mandíbula MACN Pv-2833; B, vista dorsal; C, vista lateral; D, porción de mandíbula MACN Pv-15160 en vista dorsal; E, "*Megatherium*" *istilarti* fémur izquierdo MACN Pv- 9674 en vista anterior. Escala 100 mm.



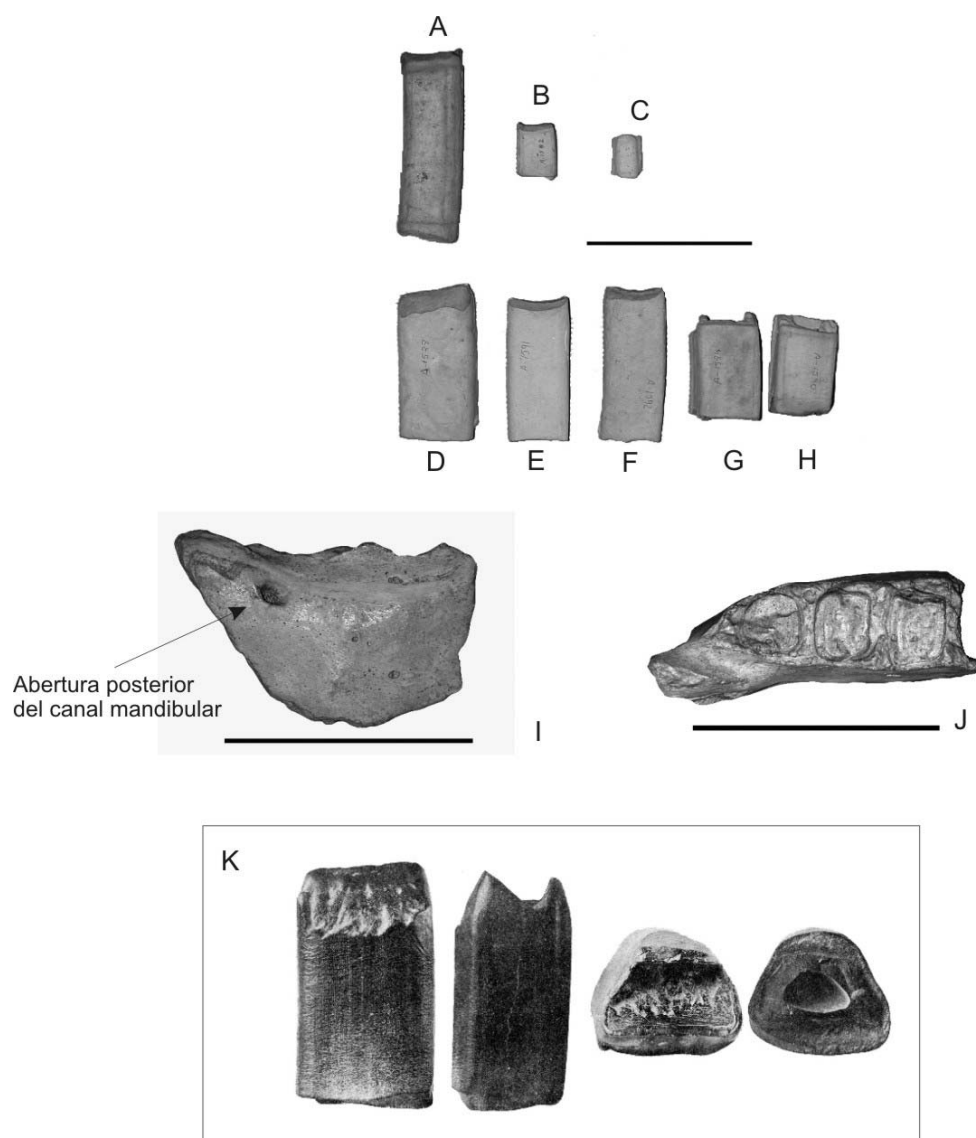


Lámina 37: Figs. A-J, calcos de molariformes de Megaterinos del "Conglomerado osífero". **A**, *Megatherium antiquum* MACN A-1587; **B**, *Promegatherium smaltatum* MACN A-1582; **C**, *Promegatherium parvulum* MACN A-1547; D-H, *Promegatherium remulsum*; **D**, MACN A-1588; **E**, MACN A-1591; **F**, MACN A-1592; **G**, MACN A-1589; **H**, MACN A-1590; I-J, *Promegatherium smaltatum* MACN A-11560 (calco); I, vista lateral; J, vista dorsal; **K**, *Promegatherium insignae* (modificado de Frenguelli, 1920b, figs. 8 y 9). Escala 100 mm.

**Tabla 1: Medidas craneanas** (expresadas en milímetros).

Taxón	Espécimen	C. max.	PMML	LSS	AAC	I M3	I M1	A. M3	PMMLI
<i>Megathericulus patagonicus</i>	MACN A-11151		78	72	15	22	36	22	108
<i>Megatheriops rectidens</i>	MACN Pv-2818	465	85	175	41			47	48
<i>Plesiomegatherium hansmeyeri</i>	MACN Pv-2895			143	38				
<i>"Plesiomegatherium" halmyronomum</i>	MLP 26-IV-10-1	435	80	132	40	40	55	30	60
<i>Pyramiodontherium brevirostrum</i>	MLP 31-XI-12-25		85	175	65	30	57	45	48
<i>Pyramiodontherium brevirostrum</i>	MLP 31-XI-12-1	470	100	195	60	33	65	45	51
<i>Pyramiodontherium bergi</i>	MACN Pv-13764		85	181	40	25		40	47
<i>Pyramiodontherium bergi</i>	PVL R-298	303	50	112	20	25			45
<i>Pyramiodontherium bergi</i>	MLP 2-66	535	110	200	60	33	55	47	55
<i>Megatheridium annectens</i>	MACN Pv-15160			145		27		30	

C. max: Distancia cóndilo maxilar.

PMML: "Pre-Molariform Maxillary Lenght" (De Iuliis, 1996).

LSS: Largo de la serie dentaria superior.

AAC: Altura a la que se inserta el arco cigomático.

I M3: Ancho del paladar a nivel del M3.

I M1: Ancho del paladar a nivel de la parte media de los M1.

A. M3: Ancho del M3.

PMMLI: "Pre-Molariform Maxillary Lenght Index" (De Iuliis, 1996).

**Tabla 2: Medidas mandibulares** (expresadas en milímetros).

Taxón	Espécimen	LSI	ARM	IH
<i>Megathericulus patagonicus</i>	MLP 91-IX-7-18	62		
<i>Eomegatherium andinum</i>	MLP 2-204	m2-m4 75		
<i>Megatheriops rectidens</i>	MACN Pv-2818	168	148	88
<i>Plesiomegatherium hansmeyeri</i>	MACN Pv-2895	m1-m4 108	115	
<i>Plesiomegatherium hansmeyeri</i>	Fig. Roth (1911)	132	125	94
<i>Pyramiodontherium bergi</i>	MLP 2-66	195	150	77
<i>Pyramiodontherium brevirostrum</i>	MLP 31-XI-12-25	188	160	85
<i>Pyramiodontherium brevirostrum</i>	MLP 31-XI-12-1	170	160	94
<i>Pyramiodontherium</i>	MLP 31-XI-12-26	166	145	87
<i>"Plesiomegatherium" halmyronomum</i>	MLP-30-XII-10-21 Izq	115	123	106
<i>"Plesiomegatherium" halmyronomum</i>	MLP-30-XII-10-21 Der	112	115	102
<i>Pliomegatherium lelongi</i>	MACN Pv-13213	135	102	75
<i>Pliomegatherium lelongi s</i>	MACN Pv-5269	145	en m1 105	
<i>Eomegatherium nanum ?</i>	MACN Pv-4995	m2-m4 116	en m1 110	
<i>Megatheridium annectens</i>	MACN Pv-2833	146	165	113
<i>Megatheridium annectens</i>	MACN Pv-15160	m2-m4 100		
<i>Megatherium lundí</i>	(Museo de Salto)	195	190	97

LSI: Largo de la serie dentaria inferior.

ARM: Altura de la rama mandibular.

IH: Índice de Hipsodoncia.

**Tabla 3: Medidas del húmero (expresadas en milímetros).**

Taxón	espécimen	Largo	L. cons.	A. distal	A/L x 100
<i>Megathericulus patagonicus</i>	MLP 91-IX-7-18		290	165	
<i>Megatheriops rectidens</i>	MACN Pv-2818 Der	482		183	38
<i>Megatheriops rectidens</i>	MACN Pv-2818 Izq	475		185	39
<i>Pyramiodontherium bergi</i>	MACN Pv-2654	555		190	34
<i>Pyramiodontherium bergi</i>	PVL R 576		380	184	
<i>Pyramiodontherium brevirostrum</i>	MACN Pv-13653	570		225	39
<i>Pyramiodontherium scillatoyanei</i>	MLP 68-III-14-1	595		195	33
<i>Pyramiodontherium</i> n. sp.	MRVU 107		580	230	
<i>Pyramiodontherium</i> ? *	FMNH P14511	733		280	38
<i>Megatherium gallardoi</i> *	MACN Pv-5002	787		368	47
<i>Megatherium lundí</i>	(Museo de Salto)	550		225 cons.	41
<i>Megatherium tarijense</i> *	FMNH P14216	527		219	42
<i>Megatherium americanum</i> *	MACN Pv-10148	738		330	45
<i>Megatherium americanum</i> *	MLP 2-72	700		350	50
<i>Megatherium americanum</i> *	MLP 2-79	695		327	47
<i>Megatherium americanum</i> *	MLP 28-III-16-2	721		316	44
<i>Megatherium americanum</i> *	MLP 41-II-28-1	710		340	48
<i>Megatherium americanum</i>	CC 1001	650		320	49
<i>Megatherium americanum</i>	MEDIA	702,3		330,5	47,1
<i>Eremotherium laurillardi</i> *	MCL 849	782		346	44
<i>Eremotherium laurillardi</i> *	MCL 861	760		320	42
<i>Eremotherium laurillardi</i> *	MCL 863	878		408	46,5
<i>Eremotherium laurillardi</i> *	MNRJ 275	799		334	42
<i>Eremotherium laurillardi</i> *	ROM 22101	791		360	45,5
<i>Eremotherium laurillardi</i> *	ROM 10447	814		343	42
<i>Eremotherium laurillardi</i> *	ROM 10449	806		354	44
<i>Eremotherium laurillardi</i> *	FMNH P26970	791		358	45
<i>Eremotherium laurillardi</i> *	FMNH P27080	751		341	45
<i>Eremotherium laurillardi</i> *	FMNH P27081	730		312	43
<i>Eremotherium laurillardi</i>	MEDIA	790,2		347,6	44

Largo: Largo total.

L. cons.: Largo conservado.

A. distal: Ancho distal.

A/L x 100: Índice de robustez del húmero.

\*: datos de De Iuliis (1996).

**Tabla 4: Medidas del fémur** (expresadas en milímetros).

Taxón	Espécimen	Largo	A. prox.	A. dist.	A. diaf.
<i>Pyramiodontherium scillatoyanei</i>	MLP 68-III-14-1	473	263	257	155
<i>Pyramiodontherium bergi</i>	MLP 2-66	515	305	280	190
<i>Pyramiodontherium brevirostrum</i>	MLP 31-XI-12-25	580	300	285	180
<i>Pyramiodontherium</i> sp.	MLP 31-XI-12-26	482	230	245	166
<i>Pyramiodontherium</i> sp.	MACN Pv-2817	597	360	350	210
<i>Megatherium</i>	Sta Rosa (Tastil)	565	310	320	250
<i>Megatherium lundí</i>	(Museo de Salto)	570	325	310	200
<i>Megatherium lundí</i>	MLP 2-30	575	299	312	211
<i>Megatherium lundí</i>	MLP 2-31	605	328	344	220
<i>Megatherium tarijense</i> *	FMNH P 14216	528	273	266	200
<i>Megatherium americanum</i> *	MLP 2-207	735	431	403	260
<i>Megatherium americanum</i> *	MLP 2-29	759	459	473	311
<i>Megatherium americanum</i> *	MLP sala9	712	392	409	270
<i>Megatherium americanum</i> *	MLP 44-XII-28-1	660	390	390	285
<i>Megatherium americanum</i>	CC 1008	620	350	330	220

Largo: Largo total.

A. prox.: Ancho proximal.

A. dist.: Ancho distal.

A. diaf.: Ancho de la diáfisis.

\*: datos de De Iuliis (1996).

**Tabla 5: Medidas de la tibia** (expresadas en milímetros).

Taxón	espécimen	Largo	A. prox.	A. dist.	A. diaf.
<i>Megathericulus patagonicus</i>	MLP 91-IX-7-18	270	120 aprox	150	55
<i>Pyramiodontherium bergi</i>	MLP 2-66 Izq	514	230	222	87
<i>Pyramiodontherium bergi</i>	MLP 2-66 Der		220	210	90
<i>Pyramiodontherium brevirostrum</i>	MLP 31-XI-25	500	210	170	
<i>Pyramiodontherium scillatoyanei</i>	MLP 68-III-14-1	472	215	205	81
<i>Pyramiodontherium</i>	MLP 31-XI-12-26 Izq	425	195	150	
<i>Pyramiodontherium</i>	MLP 31-XI-12-26 Der	435	180	160	
<i>Megatherium lundi</i>	MLP 2-30	446	246	222	81
<i>Megatherium lundi</i>	MLP 2-31	445	235	245	97
<i>Megatherium lundi</i>	(Museo de Salto)	450	245	235	89
<i>Megatherium</i>	Sta Rosa (Tastil)	510	265	247	97
<i>Megatherium americanum</i> *	MLP 2-207	560	360		115
<i>Megatherium americanum</i> *	MLP 2-29	620	355	305	141
<i>Megatherium americanum</i> *	MLP 2-79	539	342		123
<i>Megatherium americanum</i> *	MLP sala9	568	330	290	100
<i>Megatherium americanum</i> *	MLP 44-XII-28-1	550	302	290	120
<i>Megatherium americanum</i> *	MACN Pv-10147	475	275		112
<i>Megatherium tarijense</i> *	FMNH P 14216	408	214	202	85

Largo: largo total.

A. prox.: Ancho proximal.

A. dist.: Ancho distal.

A. diaf.: Ancho de la diáfisis.

\*: datos de De Iuliis (1996).

**Tabla 6: Medidas del astrágalo (expresadas en milímetros).**

Taxón	Espécimen	Largo	Ancho	L. f. Od.	A. f. Od.	Al. f. Nav.
<i>Megathericulus patagonicus</i>	MACN A-15111	90	105	45	50	47
<i>Megathericulus patagonicus</i>	MLP 91-IX-7-18	99	103	38	42	45
<i>Megathericulus patagonicus</i>	MLP 92-XI-15-2	95	100	42	38	50
<i>Megathericulus primaevus</i>	MLP 34-VI-24-1	88	85	40	35	38
<i>Eomegatherium cabrerai</i>	MLP 2-206		130		64	65
<i>Eomegatherium nanum</i>	MACN Pv-4992	130	130	55	61	65
<i>Eomegatherium nanum</i>	MLP 2-114	150	132	60	55	60
<i>"Plesiomegatherium" halmyronomum</i>	MLP 28-X-11-81		114	47	55	
<i>Pyramiodontherium scillatoyanei</i>	MLP 68-III-14-1	155	141	65	55	77
<i>Pyramiodontherium bergi</i>	MLP 2-66 Izq	175	162	55	62	82
<i>Pyramiodontherium bergi</i>	MLP 2-66 Der	172	162	50	60	80
<i>Pyramiodontherium</i> ?	MASP 1392b ?	167	163	80	58	82
<i>Pliomegatherium</i>	MLP 99-XI-1-1	148	148	66	56	
<i>Megatherium lundi</i>	MLP 2-30	182	165	70	63	90
<i>Megatherium lundi</i>	MLP 2-31	195	185	75	67	
<i>Megatherium lundi</i>	(Museo de Salto)	175	157	80	60	95
<i>Megatherium americanum</i>	MLP 44-XII-28-1	240	209	95	75	
<i>Megatherium americanum</i>	MLP 2-29	245	230	100	70	125
<i>Megatherium americanum</i>	MACN Pv-4412	240	209	95	75	128
<i>Megatherium americanum</i>	MACN Pv-10147	192	180	95	60	115
<i>Megatherium americanum</i>	MACN Pv-12815a	243	215	116	66	137
<i>Megatherium americanum</i>	MACN Pv-12815b	260	236	106	75	147
<i>Megatherium americanum</i>	MACN Pv-12815c	230	213	92	75	135
<i>Megatherium americanum</i>	MACN Pv-12815d	235	200	105	85	155
<i>Megatherium americanum</i>	MACN Pv-14112	190	155	75	60	110
<i>Megatherium americanum</i>	MACN Pv-14132	217	203	92	65	117
<i>Megatherium americanum</i>	MACN Pv-17573	245	228	110	77	135
<i>Megatherium americanum</i>	MACN Pv-14054	200	185	90	80	105
<i>Megatherium americanum</i>	MACN Pv-14111	240	223	105	85	120
<i>Megatherium americanum</i>	MACN Pv-17636	215	190	87	60	115
<i>Megatherium americanum</i>	MACN Pv-10633	160	155	72	52	85
<i>Megatherium americanum</i>	MACN Pv-14865	195	188	83	61	113
<i>Megatherium americanum</i>	MACN Pv-13577	222	190	82	72	114
<i>Megatherium americanum</i>	MACN Pv-10106	225	210	87	79	118

Largo: largo total.

Ancho: Ancho total

L. f. Od.: Largo de la faceta odontoidea.

A. f. Od.: Ancho de la faceta odontoidea.

Al. f. Nav.: Altura de la faceta navicular.

**Tabla 7: medidas del calcáneo (expresadas en milímetros).**

Taxón	Espécimen	Largo	Ancho	Alto
<i>Pyramiodontherium scillatoyanei</i>	68-III-14-1	264	110	120
<i>Pyramiodontherium bergi</i>	MLP 2-66	329	116	
<i>Pyramiodontherium bergi</i>	CC 648	350	145	
<i>Megatherium</i>	Sta Rosa Tastil	310	134	130
<i>Megatherium lundí</i>	(Museo de Salto)	306	140	143
<i>Megatherium lundí</i>	MLP 2-30	332	138	140
<i>Megatherium lundí</i>	MLP 2-31	332	148	155
<i>Megatherium tarijense</i> *	FMNH P 14216	233	105	
<i>Megatherium americanum</i>	MLP 44-XII-28-1	410	210	151
<i>Megatherium americanum</i>	MLP 2-29	430	235	195

\*: datos de De Iuliis (1996).