



Universidad Nacional de Córdoba
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
Carrera de Ciencias Biológicas

**Osteología comparada de las manos de
Scelidotherium (Mylodontidae: Scelidotheriinae)
del Pleistoceno de la Provincia de Córdoba y sus
implicancias filogenéticas.**

TESINISTA: Nieto, Gastón Leonardo

Firma: _____

DIRECTOR: Dr. Haro, José Augusto

Firma: _____

LUGAR DE TRABAJO: Museo de Paleontología, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba.

**Osteología comparada de las manos de
Scelidotherium (Mylodontidae: Scelidotheriinae)
del Pleistoceno de la Provincia de Córdoba y sus
implicancias filogenéticas.**

TRIBUNAL EXAMINADOR

- **Dra. Mirian E. Bulfon** Firma:
- **Dr. Marcelo G. Carrera** Firma:
- **Dr. Adán A. Tauber** Firma:

- **Calificación:**
- **Fecha:**

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo, al igual que mi carrera universitaria no pudo haberse realizado sin el apoyo y la ayuda de muchas personas tanto del ámbito académico como fuera de él. Por ello, mis agradecimientos son los siguientes.

A mi director, Dr. Augusto Haro, por todas sus explicaciones, consejos y ayuda a la hora del reconocimiento del material e interpretación de los resultados. Gracias por la buena disposición siempre y por transmitirme ideas, novedades y ganas de seguir haciendo mi trabajo.

Al director del Museo de Paleontología y miembro del tribunal evaluador, Dr. Adán Tauber, por haberme permitido realizar mi tesina en el Museo, por prestarme el material estudiado y por los consejos y ayuda brindada en este trabajo.

Al Dr. Jerónimo Krapovickas que fue quién extrajo y limpió uno de los materiales analizados en este trabajo.

Al Dr. Ángel Miño-Boilini, por compartirme bibliografía sobre esclidoterinos necesaria para realizar este trabajo y por su buena disposición.

A mi compañero del Museo, Maxi Fabianelli, por levantarme el ánimo cuando no daban los resultados, por ayudarme con la toma de fotos y por todo su apoyo.

A toda mi familia por apoyarme en todo momento y con lo que necesité, desde que decidí estudiar biología hasta la actualidad. Gracias por todas las velitas prendidas cuando iba a rendir un parcial o un examen final. Gracias por plantas colectadas o insectos juntados para los herbarios y cajas entomológicas. Gracias por todo.

A mi pareja, por darme consejos, ayudarme estos últimos cuatro años. Gracias por bancarse mis malos humores, mis desánimos y mis frustraciones con la carrera.

A todos mis amigos y compañeros de la Facultad que sin ellos la carrera no hubiera sido la mismo; gracias por compartir las risas, las lágrimas, los nervios y las frustraciones. Principalmente gracias a Nico, Alu, Iván, Cami, Iari, Vicky, Marie, Mari C, Mari M, Beta, Pabli, Noe, Vale y Dani por compartir el día a día conmigo.

Al tribunal evaluador (Dra. Mirian Bulfon, Dr. Marcelo Carrera y Dr. Adán Tauber) por la evaluación y corrección de esta tesina, por su tiempo para explicarme las cosas que debía corregir y por sus consejos para lograr un trabajo mejor.

Y por último, pero no menos importante, quiero agradecer a la Escuela de Biología por velar la carrera de CIENCIAS BIOLÓGICAS siempre apuntando a su excelencia, a la Universidad Nacional de Córdoba y la Educación Pública de nuestro país, dado que si la educación superior no estuviera al alcance de todos yo no podría haber podido empezar y terminar una carrera universitaria. Por ello, siempre debemos defender la Educación Pública.

ÍNDICE GENERAL

1. INTRODUCCIÓN	- 4 -
1.1 <i>Scelidotherium</i> y su Sistemática	- 4 -
1.2 Planteamiento del Problema	- 6 -
1.3 Hipótesis	- 10 -
1.4 Objetivos	- 11 -
Objetivo General:	- 11 -
Objetivos Específicos	- 11 -
2. MATERIALES Y MÉTODOS	- 12 -
2.1 Taxones Estudiados	- 12 -
2.2 Material Osteológico	- 13 -
2.3 Material Bibliográfico	- 14 -
2.4 Análisis Filogenético.....	- 15 -
3. RESULTADOS	- 17 -
3.1 Descripción osteológica comparativa de la mano de <i>Scelidotherium</i>	- 17 -
Generalidades	- 17-
Escafoides.....	- 19 -
Semilunar.....	- 22 -
Cuneiforme.....	- 25 -
Pisiforme.....	- 28 -
Magno.....	- 29 -
Unciforme	- 33 -
Trapezoide	- 36 -
Trapezio-metacarpiano I	- 38 -

Metacarpiano II	- 40 -
Metacarpiano III	- 43 -
Metacarpiano IV.....	- 45 -
Metacarpiano V.....	- 47 -
Dígitos	- 48 -
Diferencias encontradas.....	- 55 -
3.2 Análisis Filogenético.....	- 56 -
Análisis Filogenético 1 (con caracteres manuales exclusivamente)	- 56-
Análisis Filogenético 2 (incluye caracteres propuestos por otros autores).....	- 75 -
4. DISCUSIÓN	- 95 -
4.1 La mano de <i>Scelidotherium</i>	- 955 -
4.2 Caracteres manuales relevantes en otros escelidoterinos	- 966 -
4.3 Relaciones filogenéticas basadas en caracteres de la mano exclusivamente	- 97 -
4.4 Relaciones filogenéticas basadas en todos los caracteres	- 98 -
5. CONCLUSIÓN.....	- 101
Recomendaciones finales	- 101 -
BIBLIOGRAFÍA.....	- 1033 -

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Scelidothorium y su sistemática

Scelidothorium Owen, 1839 se encuentra entre los primeros géneros de perezosos gigantes en ser descubiertos y descritos. Fue hallado por el célebre naturalista Charles Darwin durante su estadía en Argentina y cedido para su estudio al prestigioso anatomista y paleontólogo Richard Owen quien basado en los huesos estudiados definió la especie *Scelidothorium leptocephalum* (Owen, 1839, 1857) En los años siguientes, nuevos restos de esta especie fueron encontrados y estudiados (Burmeister, 1881, 1886), lo que proporcionó un conocimiento muy detallado de la osteología de este perezoso.

El género *Scelidothorium* pertenece a la subfamilia Scelidothoriinae (Ameghino, 1904), un grupo de perezosos terrestres que evolucionaron en América del Sur desde el Mioceno medio (Friasense) (Hirschfeld, 1985; Scillato-Yané y Carlini, 1998) hasta el Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (Lujanense) (McDonald, 1987; Scillato-Yané *et al.*, 1995). Los Scelidothoriinae, junto con la subfamilia Mylodontinae Gill 1872 representan las dos ramas principales en la evolución de la familia Mylodontidae Gill 1872 (Engelmann, 1985; McDonald y De Iuliis, 2008), dentro del clado Tardigrada Latham y Davies, en Forster, 1795. Sin embargo, los esclidoterinos no muestran la gran variación morfológica que se observa en los milodontinos (McDonald, 1987).

Los caracteres diagnósticos que definen a la subfamilia Scelidothoriinae son: cráneo muy alargado, estrecho y comprimido lateralmente; dentición también comprimida; húmero muy robusto con presencia de foramen entepicondiloideo (excepto en *Catonyx cuvieri*); fémur cuadrangular, con el trocánter mayor más alto que la cabeza del hueso y el tercer trocánter muy reducido o inexistente; astrágalo con faceta articular para el cuboideo cóncava y *tuber calcis* del calcáneo cuadrangular (Pascual *et al.*, 1966; McDonald, 1987; McDonald & Perea, 2002; Miño-Boilini, 2012 entre otros).

A su vez, Gaudin (2004) comprobó la monofilia de cada una de las familias y subfamilias dentro del clado Tardigrada basándose solamente en caracteres craneo-dentales. Para la subfamilia Scelidothoriinae encontró 24 apomorfías que la sustentan, seis de las cuales corresponden a caracteres únicos de este taxón: sección transversal del primer molariforme superior (Mf1) lobada, con el ancho transversal mayor que el largo

anteroposterior; sección transversal del primer molariforme inferior (mf1) irregularmente lobada y elongada desde el borde anteriolabial al borde posterolingual, y comprimida perpendicularmente al eje longitudinal; sección transversal del segundo y tercer molariformes superiores (Mf2 y Mf3) lobada con el ancho transversal mayor al largo anteroposterior; sección transversal del segundo molariforme inferior (mf2) irregularmente lobada y elongada del borde anterolabial al borde posterolingual, y comprimida perpendicularmente al eje longitudinal; maxilar elevado para los alveolos dentales solo en el medio coincidiendo con la fila de molariformes y perfil anteroposterior del paladar uniformemente convexo.

Dentro de la subfamilia se reconocen actualmente siete géneros con 13 especies (Miño-Boilini, 2012). El género *Scelidothorium* Owen, 1839 es el género tipo de la subfamilia con dos especies: *Scelidothorium bravardi* Lydekker, 1886, y *Scelidothorium leptcephalum* Owen, 1839 siendo esta última la especie tipo del género. Los restantes géneros y especies son los siguientes: *Neonematherium* Ameghino, 1904 con una especie, *Neonematherium flabellatum* Ameghino, 1904; *Sibyllotherium* Scillato-Yané y Carlini, 1998 con una especie, *Sibyllotherium guenguelianum* Scillato-Yané y Carlini, 1998; *Proscelidodon* Bordas, 1935 con cuatro especies, *Proscelidodon patrius* (Ameghino, 1888), *Proscelidodon rothi* (Ameghino, 1908), *Proscelidodon gracillimus* (Rovereto, 1914) y *Proscelidodon almagroi* (Rovereto, 1914); *Scelidotheridium* Kraglievich, 1934 con una especie, *Scelidotheridium parodii* (Kraglievich, 1923); *Valgipes* Gervais, 1873 con una especie, *Valgipes bucklandi* (Lund, 1839); y *Catonyx* Ameghino, 1891 con tres especies, *Catonyx cuvieri* (Lund, 1839), *Catonyx chiliense* (Lydekker, 1886) y *Catonyx tarijensis* (Gervais y Ameghino, 1880).

Tradicionalmente, muchos autores (Ameghino, 1889; Pujos 2000; Paula Couto, 1953, 1979) consideraron a las dos últimas especies no pertenecientes al género *Catonyx*, sino al género *Scelidodon* creado por Ameghino (1881), basándose en caracteres del húmero, trapecio-metacarpiano I y trapecoide que las diferencian de *Catonyx cuvieri*. Sin embargo, posteriormente McDonald (1987) y Miño-Boilini (2012) cuestionaron la validez del género *Scelidodon* debido a que el holotipo de la especie tipo (*Scelidodon copei* Ameghino, 1881) está formado por material escaso y fragmentario con signos de deterioro. Más tarde Miño-Boilini (2014) estudió el holotipo de *Scelidodon copei*, llegando a la conclusión de que por su tamaño y la combinación de caracteres que se pudieron observar, el material corresponde a un ejemplar juvenil de *Scelidothorium leptcephalum*. De esta manera el género *Scelidodon* se convirtió en un sinónimo posterior del género

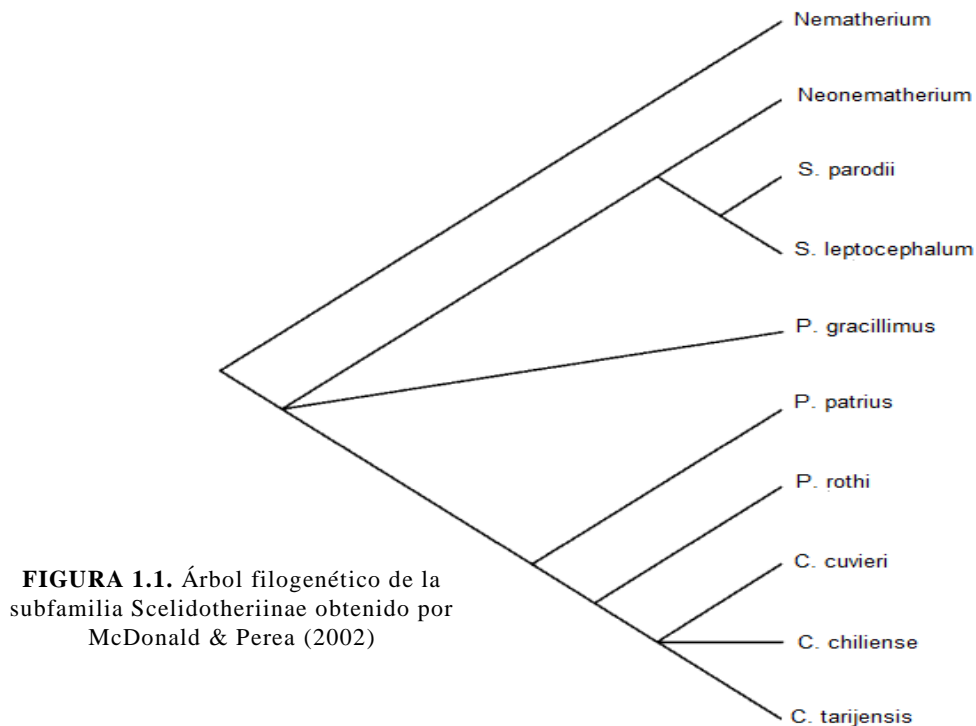
Scelidothorium –según la Ley de Prioridad que establece el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica–.

A su vez, Corona *et al.* (2013) compararon morfométricamente los cráneos de *Catonyx* y de “*Scelidodon*” llegando a la conclusión de que no hay ninguna diferencia que pueda sustentar la separación de los dos géneros. Así, las especies “*tarijensis*” y “*chiliense*” previamente asignadas a *Scelidodon* fueron asignadas al género *Catonyx* como ha sido propuesto por McDonald (1987) dado que es el género erigido con prioridad, con el que más emparentadas están las especies en cuestión.

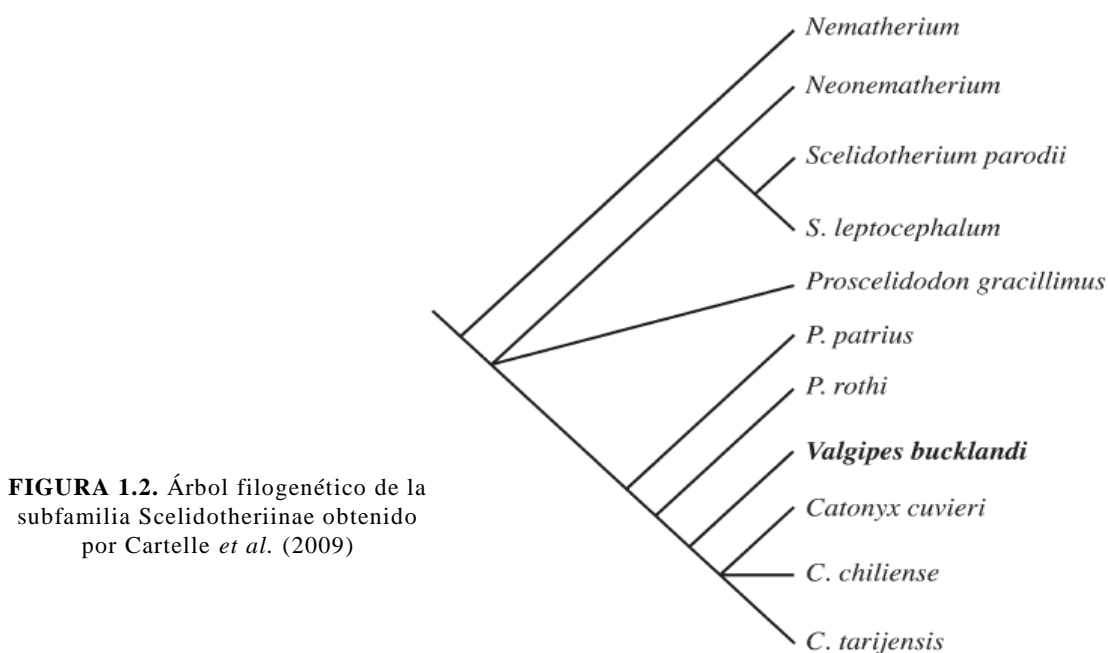
1.2 Planteamiento del Problema

Las relaciones de parentesco del género *Scelidothorium* son poco claras, no hay consenso entre los diferentes autores sobre cuáles especies de esclidoterinos están más emparentadas con él y cuáles no. En las últimas décadas se llevaron a cabo varios análisis filogenéticos usando metodología cladista para tratar de dilucidar esta controversia, basándose principalmente en caracteres cráneo-dentales, siendo muy pocos los caracteres post-craneales empleados.

Esos trabajos tampoco se ponen de acuerdo en el número de especies válidas dentro de la subfamilia Scelidotheriinae. McDonald y Perea (2002) fueron quienes realizaron el primer análisis filogenético del grupo (Figura 1.1); en él se incluyeron 10 taxa: *Nematherium*, *Neonematherium flabellatum*, *Scelidothorium parodii*, *Scelidothorium leptcephalum*, *Proscelidodon gracillimus*, *Proscelidodon patrius*, *Proscelidodon rothi*, *Catonyx tarijensis*, *Catonyx cuvieri* y *Catonyx chiliense*. Aquí McDonald y Perea reconocen dos especies dentro del género *Scelidothorium*: *Scelidothorium leptcephalum* y *Scelidothorium parodii* –no se reconoce a *Scelidothorium bravardi* como una especie distinta de *Scelidothorium leptcephalum* y no se acepta la asignación de la especie “*parodii*” al género *Scelidothorium*–, además consideran al género *Nematherium* como parte de la subfamilia aunque en un lugar muy basal.



Posteriormente, Cartelle *et al.* (2009) revalidaron la especie *Valgipes bucklandi* y realizaron un análisis filogenético usando la matriz empleada por McDonald y Perea (2002) en su análisis y agregándoles las codificaciones para *V. bucklandi* (Figura 1.2). Allí se observa cómo el género *Valgipes* se separa del resto de los taxones constituyéndose una unidad taxonómica independiente y cercana al género *Catonyx*. La morfología del resto filogenia no resultó diferente a la propuesta por McDonald y Perea (2002).



Ambos estudios indican que el género *Neonematherium* es el taxón más emparentado con el género *Scelidotherium*.

Una versión posterior de ambos estudios fue realizado por Corona (2012) utilizando los mismos caracteres y taxa que McDonald y Perea (2002) e incluyendo las codificaciones hechas por Cartelle *et al.* (2009) para *Valgipes bucklandi*. En ese trabajo, Corona recodifica algunos caracteres de la matriz de McDonald y Perea (2002) luego de haber estudiado el material de esclidoterinos presente en Uruguay, principalmente caracteres de *C. cuvieri* y *C. tarijensis*. Sin embargo, con esa nueva matriz no logró resolver casi ninguna relación entre los taxa involucrados (Figura 1.3). Sólo se identifica un grupo formado por *Scelidotherium leptocephalum* y *Scelidotherium copei* (considerado sinónimo de *Scelidotherium parodii* en ese trabajo).

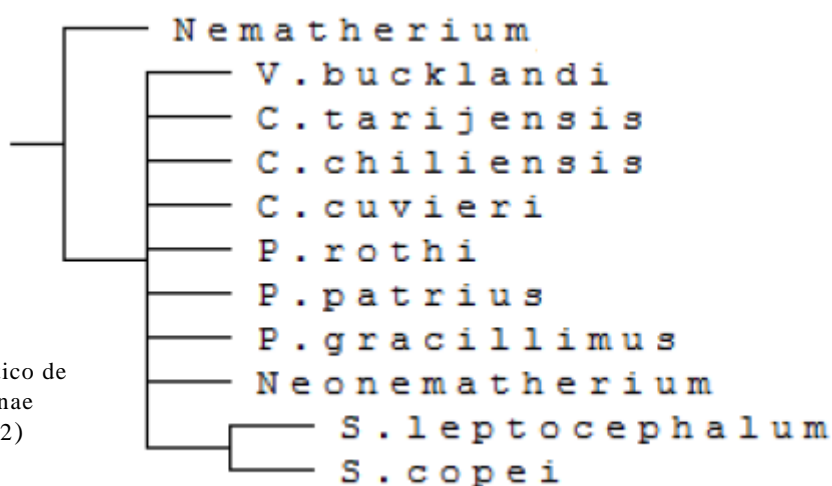
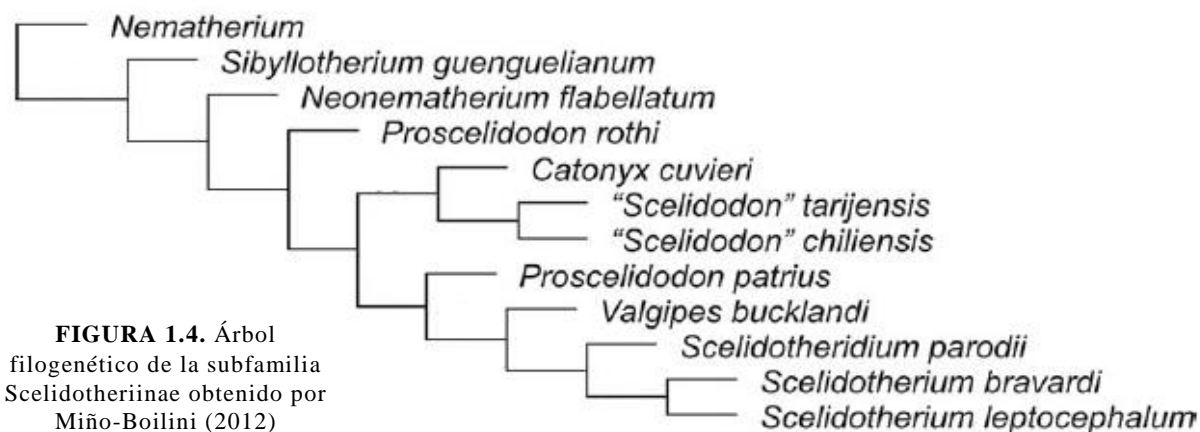


FIGURA 1.3. Árbol filogenético de la subfamilia Scelidotheriinae obtenido por Corona (2012)

Por otro lado, ese mismo año Miño-Boilini (2012), también realizó un análisis filogenético de la subfamilia Scelidotheriinae. En ese análisis él incluyó algunos caracteres empleados por McDonald y Perea (2002) con modificaciones en cuanto a los estados o a las codificaciones para las especies, junto a caracteres tomados de Gaudin (2004) y a caracteres identificados por él en su trabajo. Usó 12 taxones, incluyó a *Sibyllotherium guenguelianum* y *Scelidotherium bravardi* como especies válidas; y a la especie “*Scelidotherium parodii*” la ubica en el género *Scelidotheridium* como fue propuesto por Kraglievich (1934). Como grupo externo, usó al género *Nematherium*, por no considerarlo un esclidoterino sino como miembro de la subfamilia Nematheriinae como propone por Scillato-Yané (1977), y dado que es uno de los milodóntinos más basales, siguiendo los resultados del análisis filogenético de Gaudin (2004).

En su análisis, Miño-Boilini, obtuvo un resultado muy diferente en lo referido al parentesco de *Scelidotherium*: el taxón más emparentado con él es el género

Scelidotheridium, con el que forma un grupo cercanamente relacionado con *V. bucklandi*. Además, en este análisis *Neonematherium flabellatum* se ubica en una posición basal, muy lejanamente emparentado con *Scelidotherium* (Figura 1.4).



En todos los estudios anteriores los caracteres utilizados son mayormente craneales, mandibulares y dentarios, siendo muy pocos los caracteres provenientes del resto del esqueleto que son incluidos. Pese a ello, los caracteres post-craneales, y más concretamente, los caracteres de las manos, han demostrado tener una gran importancia a la hora de identificar relaciones de parentesco en otros grupos de perezosos. En 2016, Haro *et al.*, publicaron un estudio osteológico comparativo de la mano de *Mylodon darwini* Owen, 1839 en el cual a partir de los caracteres obtenidos se pudieron proponer hipótesis filogenéticas novedosas dentro de la subfamilia *Mylodontinae*. Algunas comparaciones preliminares realizadas durante ese trabajo sugirieron que la estructura de la mano también podría brindar caracteres útiles para reconocer relaciones filogenéticas entre *Scelidotherium* y otros esclidoterinos.

Al respecto, se han publicado muchas descripciones de huesos de la mano asignados a *Scelidotherium* (Burmeister, 1881; McDonald, 1987; Aramayo, 1988; Esteban *et al.*, 1992; Cuenca Anaya, 1995). También se ha descrito la osteología de las manos de otros esclidoterinos, como los géneros *Catonyx* y *Valgipes* (e.g. Winge, 1915). Incluso, algunos autores, además de describir la mano, han resaltado algunas diferencias entre los géneros *Scelidotherium*, *Catonyx* y *Valgipes* (e.g. Winge, 1915; McDonald, 1987; Cuenca Anaya, 1995; Cartelle *et al.*, 2009) aunque es escaso el análisis de las implicancias filogenéticas de esas diferencias.

Hasta el momento, sólo se han utilizado dos caracteres provenientes del esqueleto de la mano para realizar análisis filogenéticos: la presencia/ausencia de falange ungueal en

el dígito I, y la presencia/ausencia de articulación entre el unciforme y el metacarpiano V (McDonald y Perea, 2002; Miño-Boilini, 2012). Sin embargo, estas dos características permiten separar a *Scelidotherium* del resto de escelidoterinos dado que es el único taxón que carece de falange ungueal en ese dedo y en el que no contactan el unciforme y el metacarpiano V (McDonald, 1987; Miño-Boilini, 2012). Así, dichos caracteres diagnósticos de *Scelidotherium* no son útiles para establecer relaciones filogenéticas entre ese género y otros taxa.

Por ello, el estudio detallado de las manos de *Scelidotherium* podría brindarnos nuevos caracteres que permitan establecer relaciones de parentesco novedosas entre este taxón y los restantes escelidoterinos, o sustentar las relaciones ya establecidas por otros autores.

1.3 Hipótesis

Este trabajo pretende poner a prueba la hipótesis preliminar de que la mano es capaz de proveer caracteres de utilidad en la elucidación de las relaciones filogenéticas de *Scelidotherium* con otros escelidoterinos.

La hipótesis se sustenta en la presencia de varias diferencias entre los huesos de la mano de diferentes escelidoterinos encontradas por varios autores (Winge, 1915; McDonald, 1987, Miño-Boilini, 2012 entre otros). También se basa en la utilidad que dichos caracteres han proporcionado en el estudio de las relaciones filogenéticas de los milodóntinos (Haro *et al.*, 2016), que constituyen los parientes más cercanos de los escelidoterinos.

1.4 Objetivos

OBJETIVO GENERAL:

Contribuir al conocimiento de la osteología de las manos de *Scelidothorium* y sus implicancias en las relaciones de parentesco de este género con el resto de especies de escelidoterinos.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

1. Describir la osteología comparada de las manos del género *Scelidothorium*.
2. Determinar los caracteres que permitan diferenciar las manos de *Scelidothorium* de las del resto de escelidoterinos.
3. Identificar los caracteres de la mano de *Scelidothorium* que puedan utilizarse en un análisis filogenético.
4. Evaluar las implicancias filogenéticas de los caracteres encontrados junto a los caracteres cráneo-dentales y postcraneales propuestos por autores previos.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Taxones Estudiados

En este trabajo como en la mayoría de las investigaciones paleontológicas se utilizó el *concepto morfológico de especie*, dado que las especies fósiles solo pueden ser diferenciadas por sus rasgos fenotípicos (Benton y Pearson, 2001). Dada la naturaleza del material estudiado es imposible aplicar el *concepto biológico de especie* según el cual una especie es una población de individuos interfértiles y aislados reproductivamente de otras poblaciones (Mayr, 1942). Además los taxa aquí utilizados (subfamilia, géneros y especies) se consideran monofiléticos, es decir que todos sus integrantes tienen un ancestro en común.

Siguiendo los trabajos de Miño-Boilini (2012, 2014 y 2015), dentro de la subfamilia Scelidotheriinae se incluyen 13 especies válidas a la fecha; sin embargo no todas ellas presentan manos descubiertas o descritas en detalle. Así, el número de especies utilizadas en este trabajo para efectuar las comparaciones osteológicas es mucho menor: *Scelidotherium* (aquí se utilizó el género y no alguna especie en particular porque del material estudiado presente en el Museo de Paleontología de la UNC sólo un espécimen está asignado a *Scelidotherium leptcephalum*, los restantes sólo están asignadas al género), *Catonyx cuvieri*, *Catonyx tarijensis*, *Catonyx chiliense*, *Valgipes bucklandi* y *Proscelidodon gracillimus*. Para el resto de las especies o no se han descubierto manos o no se pudo encontrar una descripción de las mismas o de alguno de sus huesos. Incluso, para los taxa utilizados en este trabajo, hay una gran variación en el grado de detalle de las diferentes descripciones, algunas con manos muy bien descritas mientras que en otras sólo se nombran los huesos que se hallaron.

2.2 Material Osteológico

En la colección del Museo de Paleontología de la Universidad Nacional de Córdoba se encuentran tres ejemplares asignados al género *Scelidotherium*: CORD PZ 4464, CORD PZ 4586 y CORD PZ 11293. Sólo CORD PZ 4464 está asignado a la especie *Scelidotherium leptcephalum*, mientras que no es posible determinar a qué especie pertenecen los otros dos ejemplares dada la escasez del material.

- CORD PZ 4464: esta mano junto con el resto de la extremidad anterior izquierda fue encontrado en Pampa de Oláen, provincia de Córdoba y asignado a la especie *Scelidotherium leptcephalum* (Krapovickas y Tauber, 2016) Algunos huesos de la mano se encuentran libres y otros articulados. Los huesos libres son: escafoides, semilunar, cuneiforme y pisiforme. Los huesos articulados son: unciforme, magno, trapecoide, trapecio-metacarpiano I coosificados, metacarpiano II, metacarpiano III, metacarpiano IV, metacarpiano V, falanges 1, 2 y 3 del dedo II; falanges 1, 2 y 3 del dedo III; falanges 1 y 2 del dedo IV; y falanges del dedo V.
- CORD PZ 4586: esta mano izquierda junto a fragmentos de un cráneo fue encontrada en Noetinger, provincia de Córdoba y asignada al género *Scelidotherium*. Está casi completa, y con la mayoría de los huesos libres: escafoides, semilunar, cuneiforme, unciforme, magno y trapecoide fusionados, trapecio-metacarpiano I coosificados, metacarpiano II, metacarpiano IV, falange 1 del dedo I, falange 3 del dedo II, falanges 1, 2 y 3 del dedo III.
- CORD PZ 11293: este ejemplar asignado al género *Scelidotherium* cuenta solamente con dos huesos de la mano: unciforme y magno.

Estos materiales permiten la comparación detallada de la estructura de los huesos de la mano de *Scelidotherium* con las descripciones publicadas de otros escelidoterinos.

También en la colección del Museo se encuentra un ejemplar de *Myloodon darwinii* (CORD PZ 4570) con las dos manos casi completas: la mano izquierda está mejor preservada que la mano derecha. Los huesos presentes son: ambos escafoides, semilunares y cuneiformes, ambos trapecio-metacarpiano I coosificados, trapecoides, magnos, metacarpianos II y III, todos los falanges del dedo 2, pisiforme izquierdo, unciforme izquierdo, metacarpiano IV izquierdo, metacarpiano V izquierdo, falange 1 del dedo III derecho, falange 1 del dedo IV derecho y falange 1 del dedo V derecho. Este material fue

encontrado cerca de la localidad de La Bolsa, provincia de Córdoba (Tauber y Di Ronco, 2003) y es de edad Lujanense (Tauber *et al.*, 2008a).

La especie *Myiodon darwini* se usó como grupo externo en uno de los análisis filogenéticos que se realizó en este trabajo, de ahí la gran importancia de contar con los huesos de esta especie en el Museo, cuya utilización fue exclusivamente comparativa.

La terminología anatómica utilizada sigue las convenciones de la Nomenclatura Anatómica Veterinaria (International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature, 2005) de acuerdo con Harris (2004).

El material de *Scelidotherium* estudiado fue fotografiado con una cámara Nikon coolpix p500.

2.3 Material Bibliográfico

Para efectuar las comparaciones de los huesos estudiados con los de otros escelidoterinos, se realizó un relevamiento bibliográfico con el fin de encontrar aquellos trabajos en los que se hiciera una descripción detallada de las manos de estos taxa. Además se incluyeron otras descripciones de *Scelidotherium* o de algunas de sus especies (*S. leptcephalum* y *S. bravardi*). Con esas publicaciones se procedió a encontrar aquellas características que permitieran diferenciar las manos de *Scelidotherium* de las de otros escelidoterinos y aquellos caracteres de importancia filogenética.

Las descripciones utilizadas fueron las siguientes:

- ✓ Para *Scelidotherium* se usaron los trabajos de Aramayo (1988), Burmeister (1881), Esteban *et al.* (1992), y Cuenca Anaya (1995).
- ✓ Para *Valgipes bucklandi* se usaron los trabajos de Winge (1915) y Cartelle *et al.* (2009)
- ✓ Para *Catonyx cuvieri*, las descripciones de Winge (1915) y Cartelle *et al.* (2009)
- ✓ Para *Catonyx tarijensis* se empleó la descripción de Cuenca Anaya (1995)
- ✓ Para *Catonyx chiliense*, el trabajo de Pujos (2000)
- ✓ Para *Proscelidodon gracillimus*, el trabajo de Ortega (1967)

También se usaron los trabajos de McDonald (1987), Cuenca Anaya (1995) y Miño-Boilini (2012) en donde se describe la morfología general de las manos de los

escelidoterinos con algunas comparaciones entre especies o géneros a criterio de cada autor.

En uno de los análisis filogenéticos realizados se usó a *Pseudopreotherium confusum* y a *Myiodon darwinii* como grupos externos. Para realizar las comparaciones entre *Scelidotherium* y estas dos especies, se usó la descripción de Hirschfeld (1985) para *Pseudopreotherium confusum* y los trabajos de Haro *et al.* (2016) y McAfee (2016), así como observaciones personales del espécimen CORD PZ 4570, para *Myiodon darwinii*.

2.4 Análisis Filogenético

Para analizar las implicancias taxonómicas de los caracteres obtenidos en el estudio comparativo de las manos de escelidoterinos se siguieron los principios de la sistemática filogenética o cladística propuesta por Willi Hennig en 1968. Esta escuela de sistemática señala que la clasificación biológica debe estar basada en la filogenia de los grupos estudiados; así como que todos los miembros de cualquier taxón válido deben tener un ancestro en común que también forme parte de ese taxón; además todos los descendientes de ese ancestro deben pertenecer al mismo taxón. Esto quiere decir, que solamente los taxa válidos son los monofiléticos, excluyéndose los taxa polifiléticos y los parafiléticos.

Para llevar a cabo los análisis filogenéticos se siguieron los pasos propuesto por Morrone (2000):

- 1°. Selección de los taxa utilizados en cada análisis.
- 2°. Selección de los caracteres que aportarán las evidencias sobre las relaciones filogenéticas entre los taxa estudiados.
- 3°. Proposición de las relaciones filogenéticas de los taxa analizados, las cuales serán ilustradas mediante uno o más cladogramas.

Los caracteres identificados durante el estudio del material osteológico y del material bibliográfico, se codificaron y estructuraron en una matriz mediante el programa Mesquite versión 3.04 (disponible en <http://mesquiteproject.org/>).

Para determinar si los estados de los caracteres son plesiomórficos o apomórficos se usó el criterio de comparación con el grupo externo (“outgroup”) como propone Morrone (2000) dado que es el más utilizado.

Luego los análisis se realizaron siguiendo el principio de parsimonia usando el software TNT versión 1.5 (disponible en <http://www.lillo.org.ar/phylogeny/tnt/>) (Goloboff *et al.*, 2003, 2008) Todos los caracteres fueron tratados con el mismo peso y se utilizó el algoritmo TBR (tree bisection reconnection) sobre árboles de Wagner formados por secuencias de adición al azar para obtener los árboles más parsimoniosos. Se realizó una búsqueda exhaustiva con 1000 réplicas, reteniendo 100 árboles por réplica. El enraizamiento de los árboles se efectuó siguiendo el criterio del grupo externo. Se obtuvo un árbol de consenso estricto y un árbol de consenso por mayorías (majority rule) para los dos análisis. Se calcularon los siguientes estadísticos: índice de consistencia y de retención para cada cladograma. Con el comando “Pruned trees” del programa se identificó los taxones inestables (cuya posición es muy variable entre los árboles más parsimoniosos) y luego calculó un árbol de consenso estricto reducido (sin los taxones inestables). También se efectuó un nuevo análisis excluyendo aquellos taxa identificados como inestables pero manteniendo las mismas especificaciones.

Para todos los análisis se determinó el soporte estadístico de los resultados obtenidos aplicando métodos de remuestreo como propone Morrone (2000) Aquí se decidió utilizar el método de “Bootstrap”, el cual consiste en eliminar al azar la mitad de los caracteres de la matriz de datos, duplicarlos y analizar esta nueva matriz para obtener los cladogramas más parsimoniosos (Morrone, 2000) Esto se repitió 100 veces y el número de veces que aparece cada nodo se considera el índice de su soporte.

También se calculó el soporte de Bremer de cada uno de los clados encontrados en el árbol de consenso estricto. A través de este método se puede saber la cantidad de pasos necesarios para que cada uno de esos clados colapse. Y por último, se reconocieron las sinapomorfías para cada árbol de consenso estricto o árbol de consenso estricto reducido obtenido.

Se realizaron dos análisis filogenéticos distintos en este trabajo. El primero de ellos se efectuó usando solamente los caracteres osteológicos encontrados en la mano. Por otra parte, el segundo análisis se realizó tanto con los caracteres filogenéticamente útiles encontrados en las manos como con los caracteres craneales, mandibulares, dentarios y postcraneales propuestos por otros autores. En la siguiente sección se explicará con mayor detalle cada uno de los análisis efectuados

3. RESULTADOS

3.1 Descripción osteológica comparativa de la mano de Scelidotherium

GENERALIDADES

Scelidotherium, al igual que otros perezosos, posee manos con cinco dedos (ver Figura 3.1 y Figura 3.2). Una de las características que lo distinguen es la atrofia del dedo I mientras los restantes dedos están bien desarrollados. Esto ha sido señalado con anterioridad por otros autores (ver Ameghino, 1889; Burmeister 1879, 1881, 1886; Owen, 1839; Pascual *et al.*, 1966, entre otros).

La mano está compuesta por varios huesos, repartidos en tres secciones diferentes, que de proximal a distal son: el carpo, el metacarpo y el conjunto de las falanges. Algunos de estos huesos se encuentran fusionados en una sola estructura.

El carpo consta de dos hileras de huesos muy apretados y articulados entre sí. La primera hilera es la de los carpianos proximales: escafoides, semilunar y cuneiforme; mientras que la segunda hilera es la de los carpianos distales: pisiforme, unciforme, magno, trapezoide y trapecio; este último está fusionado con el metacarpiano I.

El metacarpo está compuesto por cinco huesos: el metacarpiano I co-osificado con el trapecio, el metacarpiano II, el metacarpiano III, el metacarpiano IV y el metacarpiano V. Y las falanges, se pueden dividir en tres grupos de acuerdo a su posición relativa al cuerpo: las falanges proximales que son los que articulan con los metacarpianos, las falanges intermedias y las falanges distales o ungueales que forman las puntas de los dedos y que suelen estar envainadas en una garra. No todos los dedos poseen falanges ungueales, sólo encontrándose en los dedos II y III en *Scelidotherium*; hecho que también ha sido reportado por otros autores (ver Miño-Boilini, 2012; McDonald, 1987; Cuenca Anaya, 1995; entre otros)

A continuación se describirá cada hueso de la mano de *Scelidotherium* haciendo las comparaciones pertinentes con otras especies.

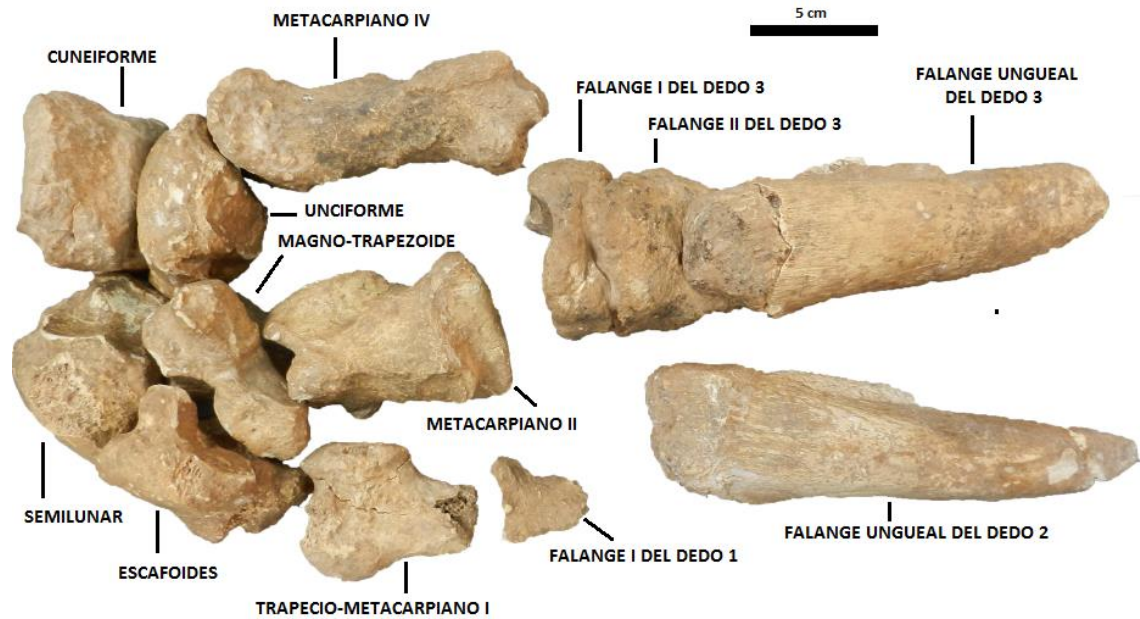


FIGURA 3.1. Mano izquierda de *Scelidotherium*, ejemplar CORD PZ 4586. Se conservan 14 huesos. El trapezoide y el magno, en este ejemplar están fusionados formando una sola estructura. En la parte superior de muestra la escala.

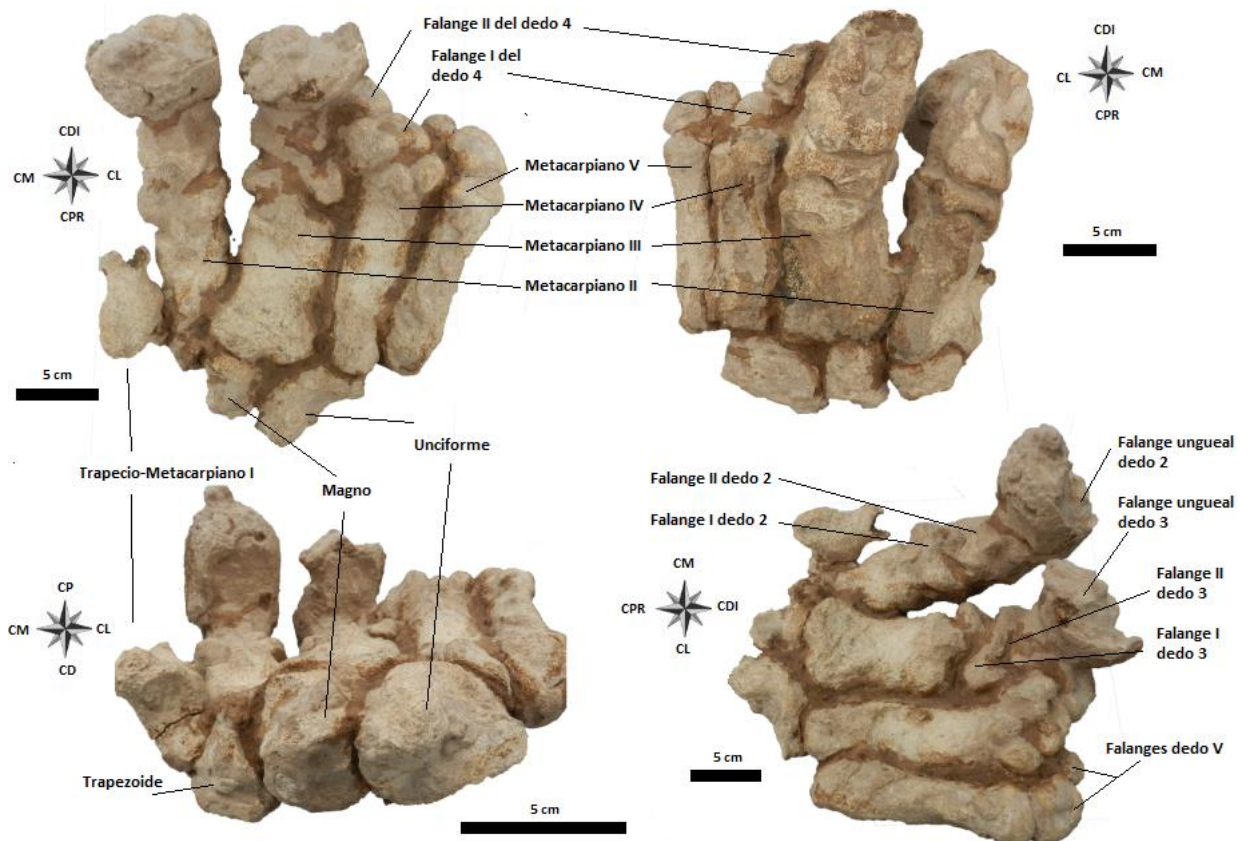


FIGURA 3.2. Mano izquierda de *Scelidotherium leptcephalum*, ejemplar CORD PZ 4464. Se conservan 20 huesos de los cuáles 4 se encuentran libres y no se muestran en la figura (escafoides, semilunar, cuneiforme y pisiforme), el resto están articulados. Las imágenes corresponden a vistas palmares de diferentes ángulos, salgo la imagen superior derecha que corresponda a una vista dorsal. Cada imagen tiene asociada su escala y la orientación.

ESCAFOIDES

Sólo los ejemplares CORD PZ 4586 y CORD PZ 4464 presentan el escafoides. Se sitúa en el extremo medial de la fila proximal de carpianos, articulando con cinco huesos: radio, semilunar, trapezoide, trapecio-metacarpiano I y magno. Su forma recuerda a la de un prisma con un proceso a modo de gancho o cuña adherido en su extremo medial-palmar. Se puede reconocer una cara dorsal, una palmar, una distal, una proximal, una lateral y una medial.

En los ejemplares estudiados, las caras proximal y distal no están en contacto debido a que la cara dorsal del hueso es lo bastante ancha como para separarlas (Figura 3.3). Esto es diferente en *Catonyx cuvieri* donde las dos superficies entran en contacto, estando reducida la cara dorsal (Winge, 1915) En *Valgipes bucklandi* ocurre la misma condición que en *Scelidotherium* (Winge, 1915).

En la cara proximal de CORD PZ 4464 y CORD PZ 4586 (Figura 3.4) encontramos la faceta para el radio, que es convexa casi en toda su extensión presentando una elevación por encima del plano de la faceta en la esquina medio-palmar de la cara. Esta elevación forma un tubérculo que articula con una muesca en la esquina antero-medial de la superficie distal del radio (McDonald, 1987). Esta característica es compartida por otros escelidoterinos, aunque en *C. cuvieri* la altura del tubérculo es mayor debido a la reducción de la cara dorsal del hueso, que lleva a que el ancho del hueso sea menor (Winge, 1915)

En la cara distal de los huesos analizados (Figura 3.5), se encuentran tres facetas articulares, una para el trapecio-metacarpiano I, otra para el trapezoide y otra para el magno. No se conserva la faceta para el trapecio-metacarpiano I, la cual se localiza en el proceso medial que presenta el hueso. Sin, embargo, Cuenca Anaya (1995) describe a esta faceta con dos secciones de orientación diferente (una hacia medial y otra hacia distal) en otros ejemplares de *Scelidotherium* y en *C. tarijensis*. La faceta para el trapezoide ocupa gran parte de la cara distal, extendiéndose desde el borde dorsal hasta el borde palmar de la cara y con forma de triángulo; esto es compartido con *C. cuvieri* (Winge, 1915). En *V. bucklandi* la faceta sólo se alcanza el borde dorsal de la cara, no extendiéndose por la porción palmar de la cara (Winge, 1915).

Por otro lado, la faceta para el magno en los huesos estudiados, se ubica en la parte lateral de la cara distal (Figura 3.5). Esta faceta es cóncava en toda su extensión y se estrecha en el medio, tomando forma bilobulada, siendo el lóbulo palmar más ancho medio-lateralmente. Esta misma característica es reportada por Cuenca Anaya (1995) para

C. tarijensis. Tanto en *C. cuvieri* como en *V. bucklandi* la faceta también es cóncava (Winge, 1915), pero se diferencian de *Scelidothorium* en su grado de interrupción: en el primero la faceta presenta apenas una escotadura en la parte media del lado medial (Winge, 1915), mientras que en el segundo la faceta se halla dividida en dos partes separadas por un surco (Winge, 1915; Cartelle *et al.* 2009).

En la cara lateral de los escafoides estudiados (Figura 3.6), hay dos facetas articulares para el semilunar separadas por una región no articular. Ambas facetas son alargadas dorso-palmarmente y se extienden, una adyacente al borde proximal y la otra adyacente al borde distal. Esta última se continúa con la faceta para el magno. En *C. cuvieri* y en *V. bucklandi* sólo se reporta una sola faceta articular que también es alargada dorso-palmarmente, sin embargo en el *C. cuvieri* la faceta se extiende en el borde proximal como en *Scelidothorium*, pero en *V. bucklandi* la faceta ocupa la mayoría de la superficie lateral del hueso (Winge, 1915).

En *V. bucklandi* la faceta para el semilunar es cóncava (Winge, 1915) mientras que en *C. cuvieri* la faceta es plana o ligeramente convexa (Winge, 1915) Por su parte los ejemplares de *Scelidothorium* estudiados presentan la faceta proximal levemente convexa o plana como en *C. cuvieri* y la faceta distal también plana.

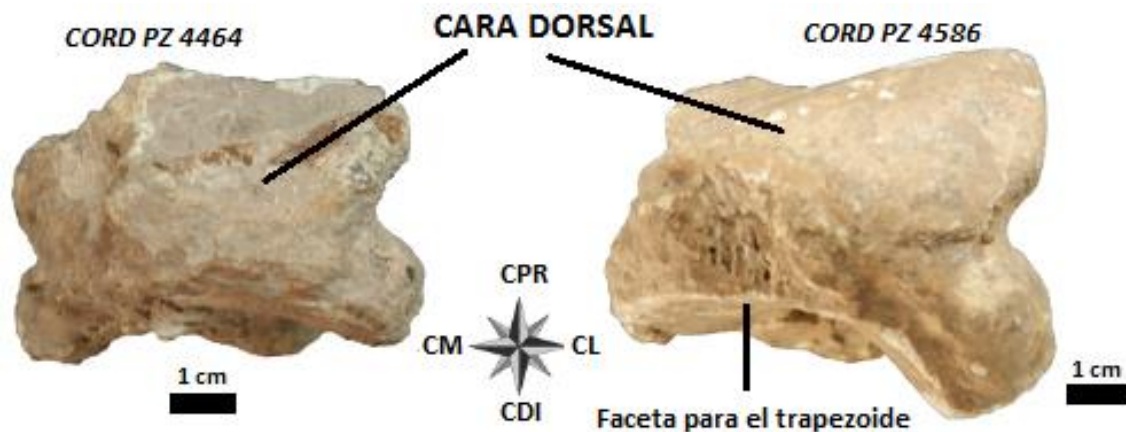


FIGURA 3.3. Superficie dorsal de los escafoides CORD PZ 4464 (izquierda) y CORD PZ 4586 (derecha). Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CPR: cara proximal; CM: cara medial; CDI: cara distal; CL: cara lateral

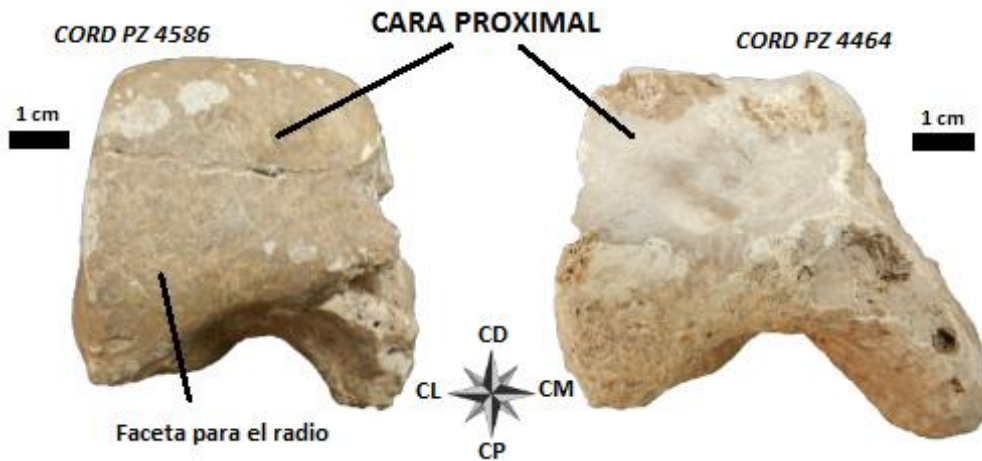


FIGURA 3.4. Superficie proximal de los escafoides CORD PZ 4464 (derecha) y CORD PZ 4586 (izquierda). Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CP: cara palmar; CM: cara medial; CD: cara dorsal; CL: cara lateral



FIGURA 3.5. Superficie distal de los escafoides CORD PZ 4464 (derecha) y CORD PZ 4586 (izquierda). Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CP: cara palmar; CM: cara medial; CD: cara dorsal; CL: cara lateral



FIGURA 3.6. Superficie lateral de los escafoides CORD PZ 4464 (derecha) y CORD PZ 4586 (izquierda). Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CP: cara palmar; CPR: cara proximal; CD: cara dorsal; CDI: cara distal.

SEMILUNAR

Tanto el semilunar de CORD PZ 4464 como el de CORD PZ 4586 están presentes. Es el hueso intermedio en la fila de carpianos proximales, localizándose entre el escafoides y el cuneiforme. Está comprimido medio-lateralmente y presenta seis caras definidas: proximal, distal, lateral, medial, dorsal y palmar. Articula con cinco huesos: escafoides, cuneiforme, unciforme, magno y radio.

En la cara proximal se encuentra la faceta para el radio, que es convexa en toda su extensión como en otros escelidoterinos (Figura 3.7).

En correspondencia con la morfología del escafoides, el semilunar de *Scelidothorium* presenta dos facetas en la cara medial para articular con él (Figura 3.8); ambas son alargadas dorso-palmarmente y están separadas por un espacio no articular. Una se encuentra en el borde proximal y la otra en el borde distal. En contraste, *Catonyx cuvieri*, *Valgipes bucklandi* y *Proscelidodon gracillimus* presentan una sola faceta articular (Winge, 1915; Ortega, 1967; McDonald, 1987). Ambas facetas de *Scelidothorium* están restringidas a las cercanías de los bordes proximal y distal; no ocupan una gran parte de la superficie de la cara medial como ocurre en *P. gracillimus* y *V. bucklandi*, en donde la única faceta ocupa la mayor parte de la cara medial (McDonald, 1987; Winge, 1915).

En los ejemplares analizados, la faceta articular proximal para el escafoides es ligeramente cóncava mientras que la faceta distal es plana. En *C. cuvieri* se da esa misma condición mientras que en *V. bucklandi* la faceta es convexa (Winge, 1915).

En la cara distal de los semilunares observados hay tres facetas articulares ubicadas una al lado de la otra en sentido medio-lateral: una para el magno, otra para el unciforme y otra para el cuneiforme (Figuras 3.9). Esta última se extiende parcialmente en la cara distal y parcialmente en la cara lateral (Figura 3.10) como también ocurre en *C. cuvieri* (Winge, 1915), sin embargo en *P. gracillimus*, la faceta se ubica solamente en la cara lateral del hueso. Incluso, en esta última especie la faceta contacta a la faceta para el radio, formando un ángulo de 90° (Ortega, 1967), a diferencia de lo que ocurre en los ejemplares analizados, en *C. cuvieri* y en *C. tarijensis* en los que ambas facetas están separadas por un surco amplio (Winge, 1915; Cuenca Anaya, 1995).

La faceta articular para el magno analizada (Figura 3.9) es cóncava en su mayor parte pero posee hacia dorsal una proyección levemente convexa, como lo reportan también Cuenca Anaya (1995) y Esteban *et al.* (1992) en otros ejemplares de *Scelidothorium*. *Catonyx cuvieri* comparte esta característica (Winge, 1915) mientras que

en *V. bucklandi* y *P. gracillimus* la faceta es cóncava en toda su extensión, sin proyección convexa (Winge, 1915; Ortega, 1967). Por otro lado, en los ejemplares de *Scelidotherium* observados, la faceta es más ancha en la porción dorsal que en la palmar, como también lo reportan Ortega (1967) y Cuenca Anaya (1995). En *C. tarijensis* y *C. cuvieri* se da la misma condición que en *Scelidotherium* (Cuenca Anaya, 1995; Winge, 1915) En *V. bucklandi* y *P. gracillimus* la porción más ancha es la palmar (Winge, 1915; Ortega, 1967).

La faceta articular para el unciforme de los semilunares analizados (Figuras 3.9) se ubica entre la faceta para el magno y la faceta para el cuneiforme. Es alargada dorso-palmarmente, extendiéndose desde el borde dorsal hasta el borde palmar como ocurre en *C. cuvieri* (Winge, 1915) y a diferencia de *V. bucklandi*, en el que la faceta está restringida a la porción palmar de la cara distal (Winge, 1915).

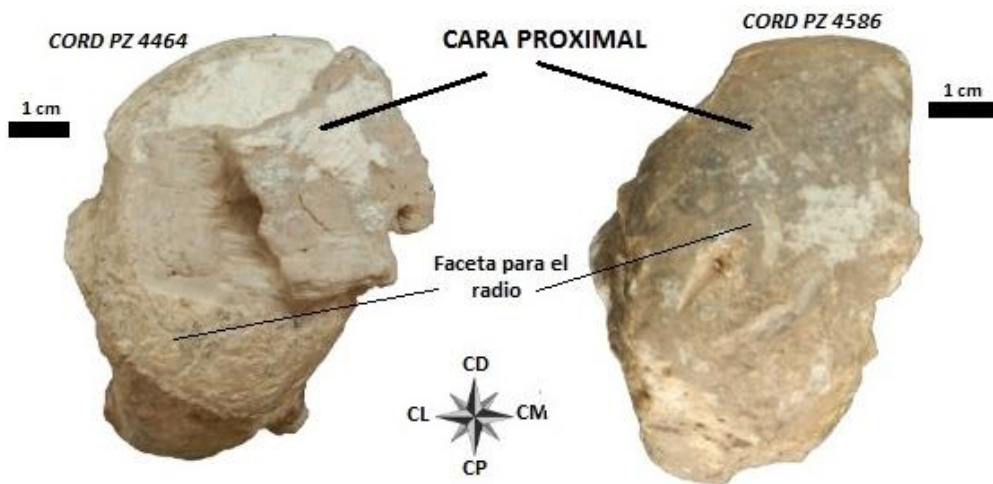


FIGURA 3.7. Superficie proximal de los semilunares CORD PZ 4464 (izquierda) y CORD PZ 4586 (derecha). Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CP: cara palmar; CM: cara medial; CD: cara dorsal; CL: cara lateral.

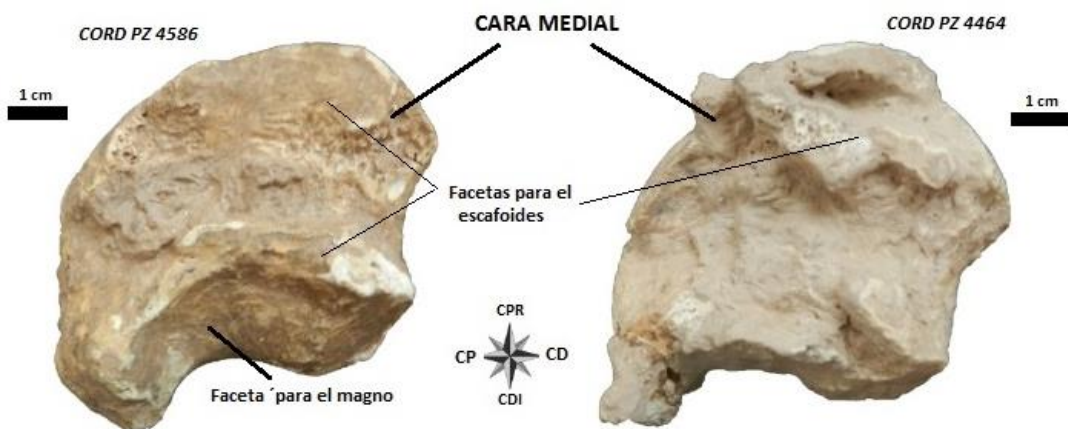


FIGURA 3.8. Superficie medial de los semilunares CORD PZ 4464 (derecha) y CORD PZ 4586 (izquierda). Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CP: cara palmar; CPR: cara proximal; CD: cara dorsal; CDI: cara distal.

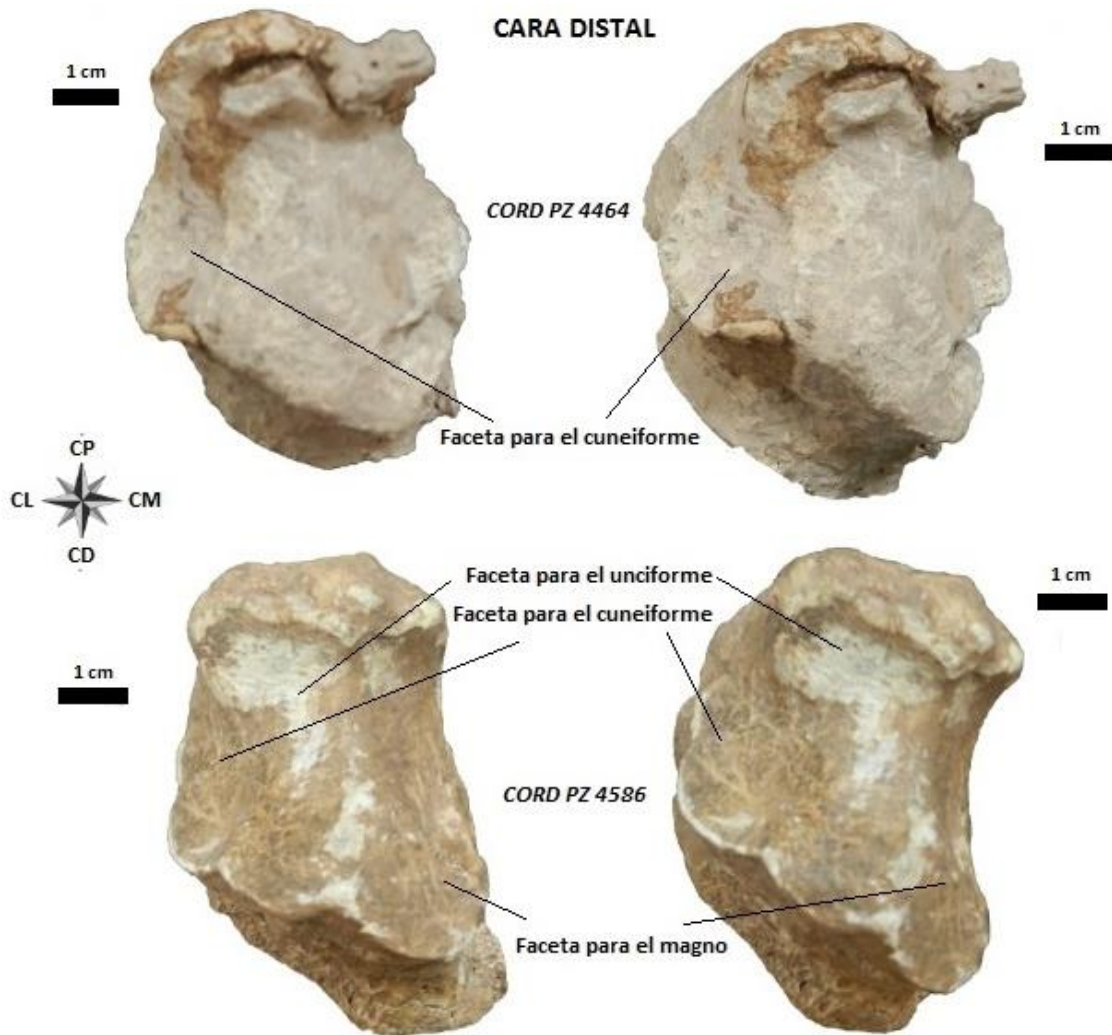


FIGURA 3.9. Superficie distal de los semilunares CORD PZ 4464 (arriba) y CORD PZ 4586 (abajo). Se muestran dos orientaciones de la misma cara para visualizar las facetas articulares presentes. Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso.. Abreviaturas: CP: cara palmar; CM: cara medial; CD: cara dorsal; CL: cara lateral.

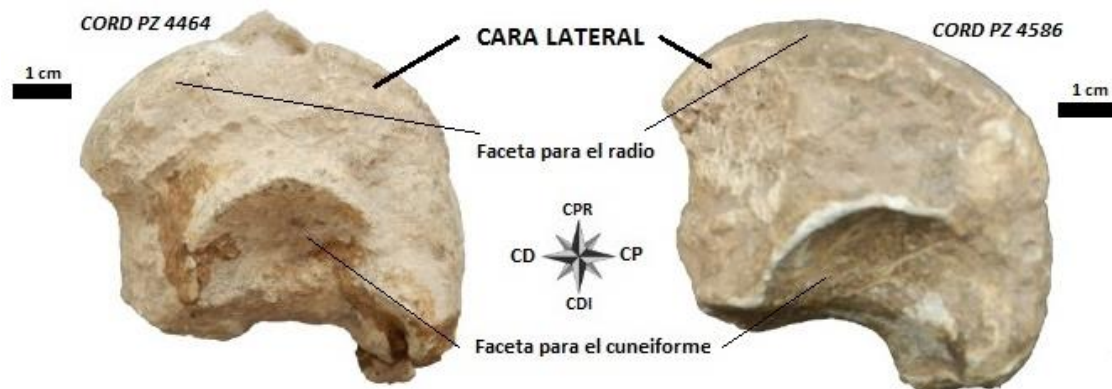


FIGURA 3.10. Superficie lateral de los semilunares CORD PZ 4464 (izquierda) y CORD PZ 4586 (derecha). Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CP: cara palmar; CPR: cara proximal; CD: cara dorsal; CDI: cara distal.

CUNEIFORME

Este hueso se conserva en los ejemplares CORD PZ 4586 y CORD PZ 4464. Es de aspecto macizo y presenta forma de cubo. Ocupa el extremo lateral de la fila de carpianos proximales, articulando con cinco huesos: ulna, radio, pisiforme, unciforme y semilunar. Al igual que en los restantes carpianos, se puede reconocer una superficie proximal, una distal, una lateral, una medial, una palmar y una dorsal.

En la cara proximal de los huesos encontramos una gran superficie articular plana donde articulan la ulna y el radio, siendo más grande la zona donde articula la ulna (Figura 3.11). Esto es común a todos los escelidoterinos (McDonald, 1987; Cuenca Anaya, 1995).

La faceta articular para el pisiforme (Figura 3.12) se encuentra en el extremo próximo-medial de la cara palmar del hueso y es levemente convexa. Esto también es señalado por Esteban *et al.* (1992) en otro ejemplar de *Scelidotherium*. En *Catonyx cuvieri* la faceta también es convexa (Winge, 1915), mientras que en *Valgipes bucklandi* es plana (Winge, 1915). Algunos autores mencionan que la faceta en los escelidoterinos es plana (e.g. McDonald, 1987) mientras que otros la describen como convexa (e.g. Cuenca Anaya, 1995). Esta faceta, tanto en CORD PZ 4586 como en CORD PZ 4464, contacta ligeramente con la faceta para la ulna, aunque en otros ejemplares de *Scelidotherium* ambas facetas están separadas (Cuenca Anaya, 1995).

Sobre la superficie medial de los cuneiformes analizados, se encuentra la faceta para el semilunar (Figura 3.13), la cual está ubicada en su extremo palmar-distal, sobre un proceso de la cara medial. Esta faceta está en contacto con la faceta del unciforme que se ubica en la cara distal (Figuras 3.14 y 3.15).

La faceta para el unciforme (Figuras 3.14 y 3.15) es convexa en su porción lateral y presente forma de silla de montar (cóncava en sentido latero-medial y convexa en sentido dorso-palmar) en su parte medial. En *C. cuvieri* se encuentra la misma forma, mientras que en *V. bucklandi*, la parte lateral de la faceta es plana o ligeramente convexa mientras que la parte medial es cóncava (Winge, 1915).



FIGURA 3.11. Superficie proximal de los cuneiformes CORD PZ 4464 (derecha) y CORD PZ 4586 (izquierda) Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CP: cara palmar; CL: cara lateral; CD: cara dorsal; CM: cara medial.

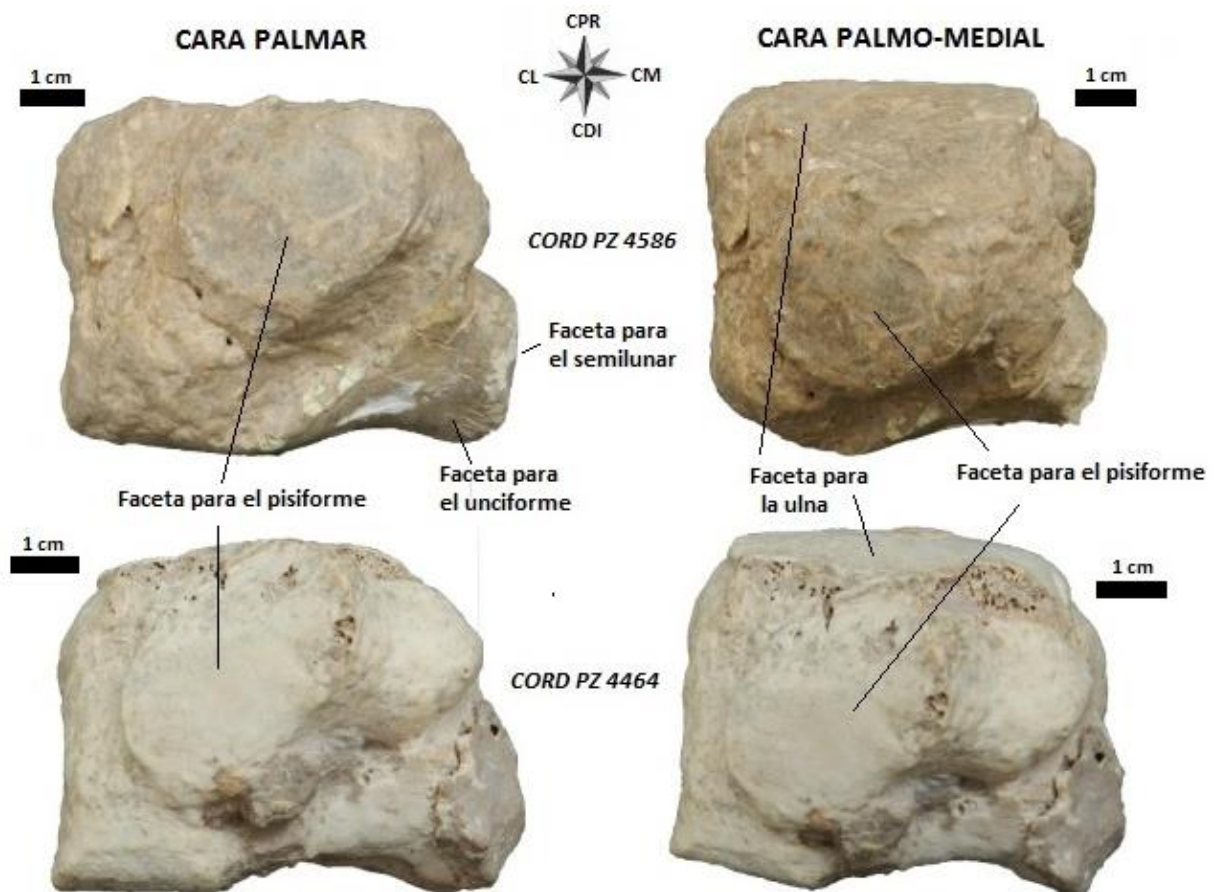


FIGURA 3.12. Superficie palmar y palmo-medial de los cuneiformes CORD PZ 4464 (abajo) y CORD PZ 4586 (arriba) A la izquierda se muestra la cara palmar de los huesos, indicándose la posición de la faceta para el pisiforme; mientras que a la derecha se ve la cara palmo-medial, haciendo hincapié en el contacto entre la faceta para el pisiforme y la faceta para la ulna. Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CPR: cara proximal; CL: cara lateral; CDI: cara distal; CM: cara medial.



FIGURA 3.13. Esquina dorso-medial de los cuneiformes CORD PZ 4464 (derecha) y CORD PZ 4586 (izquierda). Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CPR: cara proximal; CDI: cara distal; CD: cara dorsal; CM: cara medial.

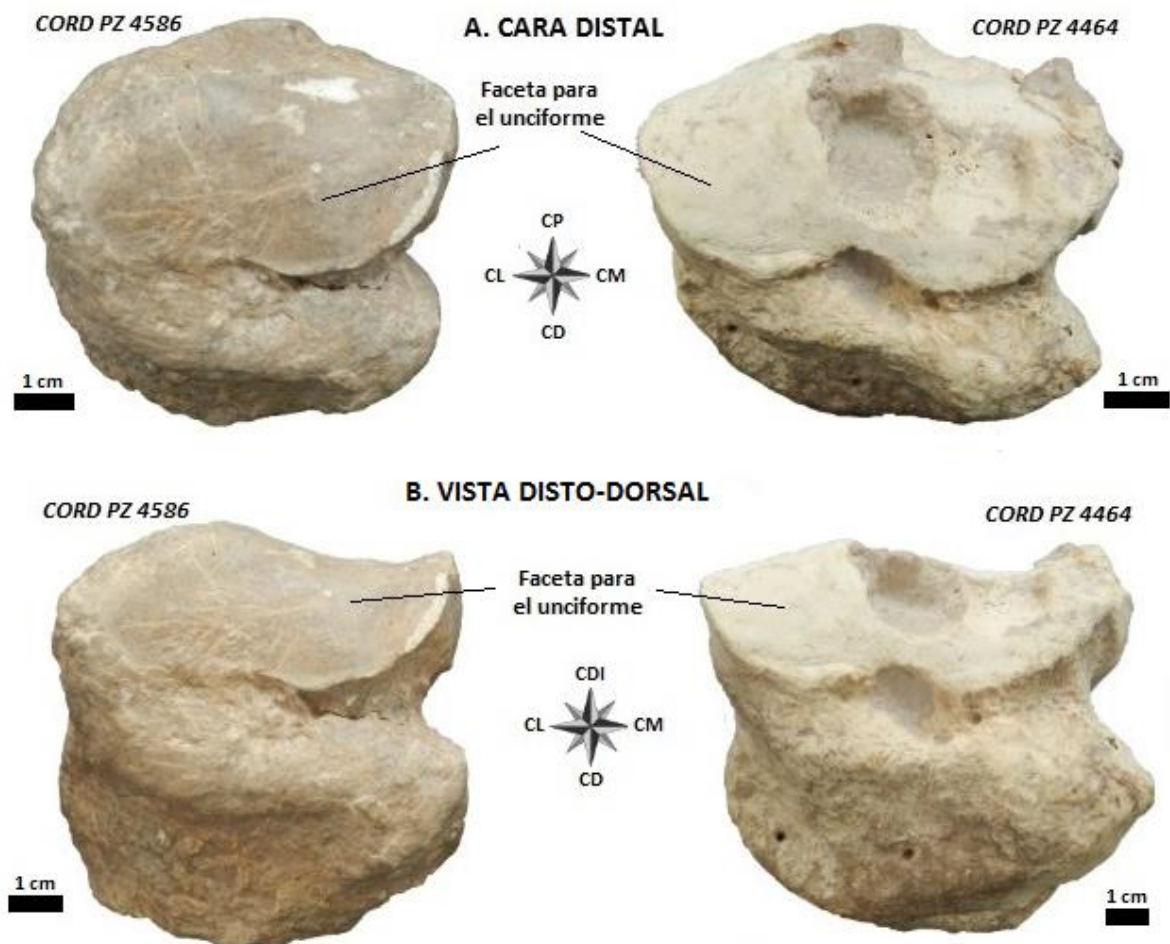


FIGURA 3.14. Superficie distal de los cuneiformes CORD PZ 4464 (derecha) y CORD PZ 4586 (izquierda). **A.** Superficie distal mostrando el lugar que ocupa la faceta para el unciforme. **B.** Esquina disto-dorsal mostrando el perfil sigmoideo de la faceta para el unciforme. Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CP: cara palmar; CDI: cara distal; CD: cara dorsal; CM: cara medial; CL: cara lateral.

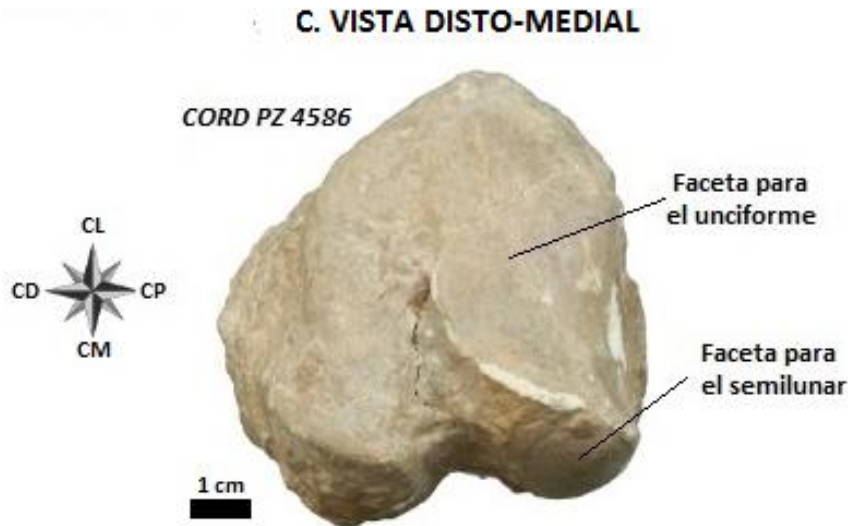


FIGURA 3.15. Esquina disto-medial del cuneiforme CORD PZ 4586 en donde se puede ver el contacto entre la faceta para el unciforme y la faceta para el semilunar en un proceso saliente de la cara medial. Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CP: cara palmar; CD: cara dorsal; CM: cara medial; CL: cara lateral.

PISIFORME

El pisiforme es un pequeño hueso de forma redondeada que articula solamente con el cuneiforme (Figura 3.16). Solo se conservó el pisiforme de CORD PZ 4464.

La faceta articular para este hueso es cóncava (Figura 22) y no presentan gran diferencia con otros escelidoterinos: en *Catonyx cuvieri* es cóncava y en *Valgipes bucklandi* también, aunque menos acentuado que en *C. cuvieri* (Winge, 1915). Otros autores mencionan que en todos los escelidoterinos la faceta es cóncava (Cuenca Anaya, 1995; McDonald, 1987)

No se encontraron diferencias en este hueso con otras especies de escelidoterinos.

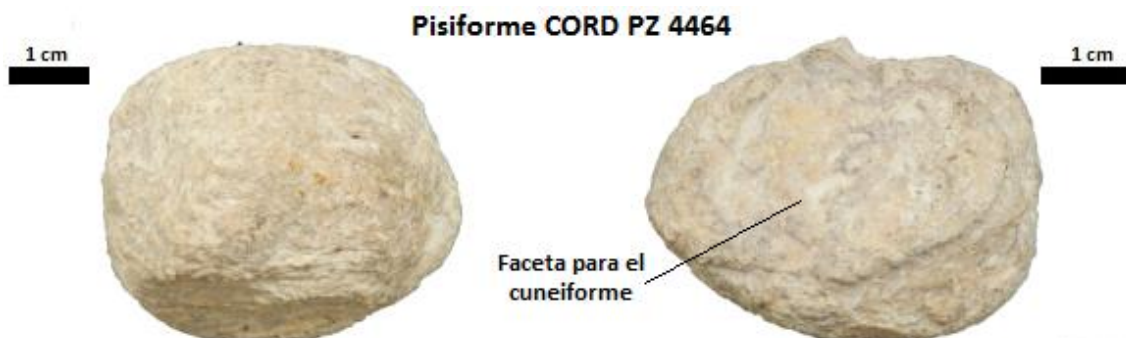


FIGURA 3.16. Pisiforme CORD PZ 4464. La imagen izquierda corresponda a una vista palmar, mientras que la imagen derecha, a una vista dorsal. No se definen caras como en el resto de los huesos dada su forma. Se muestra la escala de cada imagen.

En los tres ejemplares del Museo de Paleontología (UNC) se preserva este hueso. Se ubica en el centro de la fila de carpianos distales; su forma es irregular y articula con seis huesos: escafoides, semilunar, unciforme, trapezoide, y metacarpianos II y III. Puede estar fusionado con el trapezoide como en CORD PZ 4586 o estar libre como en CORD PZ 11293 (Figura 3.17); esta variación también es descrita en *Scelidotherium leptcephalum* por Esteban *et al.* (1992). En otros escelidoterinos, como *Catonyx cuvieri* y *Catonyx tarijensis* se da la misma variación (Cuenca Anaya, 1995; Winge, 1915).

En la cara proximal de los ejemplares analizados se encuentran las facetas articulares para el semilunar y para el escafoides (Figuras 3.17 y 3.18). La faceta para el escafoides es convexa correspondiéndose con la morfología de la faceta presente en ese hueso, igual que en *C. cuvieri* (Winge, 1915) y *C. tarijensis* (Cuenca Anaya, 1995). En *Valgipes bucklandi*, a diferencia de las especies anteriores, hay dos facetas para la articulación del escafoides, las cuales presentan diferente morfología: la faceta dorsal es convexa mientras que la faceta palmar es plana (Winge, 1915).

La faceta para el semilunar de CORD PZ 4586 y CORD PZ 11293 es convexa en su porción palmar y es cóncava en su porción dorsal, adquiriendo una forma de “S” si se ve de perfil. Esta característica es compartida con *C. cuvieri* (Winge, 1915) y *C. tarijensis* (Cuenca Anaya, 1995); sin embargo en *V. bucklandi*, la faceta es convexa en su totalidad (Winge, 1915).

La faceta para el trapezoide de CORD PZ 11293 se ubica en la cara medial del hueso (Figura 3.18). Esta faceta es única, a diferencia de lo que se observa en *V. bucklandi*, en el que hay dos puntos de contacto, uno en la porción dorsal y otro en la porción palmar de la cara medial (Winge, 1915). *C. cuvieri* y *C. tarijensis* presentan la misma condición vista en *Scelidotherium* (Winge, 1915; Cuenca Anaya, 1995).

En la cara lateral de los magnos analizados se halla la faceta para el unciforme (Figura 3.19), la cual es alargada y estrecha. Es principalmente cóncava salvo por el extremo dorsal donde es convexa. Esteban *et al.* (1992) también describe esta característica en *S. leptcephalum*. En *C. cuvieri* y *C. tarijensis* se presenta la misma característica (Winge, 1915 y Cuenca Anaya, 1995) pero no en *V. bucklandi*, en el que la faceta es plana o convexa pero no cóncava en alguna región (Winge, 1915).

En la cara distal de CORD PZ 4586 y CORD PZ 11293, se encuentran las facetas articulares para los metacarpiano II y III, las cuales son contiguas en su mitad dorsal y

están separadas por un estrecho espacio en la mitad palmar (Figura 3.20). *V. bucklandi* y *C. tarijensis* también presentan esta característica (Winge, 1915; Cuenca Anaya, 1995), pero no así *C. cuvieri*, en el que las facetas sólo están separadas en el medio (Winge, 1915).

Esas dos facetas en los ejemplares analizados son alargadas en sentido dorso-palmar, siendo la faceta para el metacarpiano III la más larga de las dos, sobrepasando a la faceta para el metacarpiano II tanto por dorsal como por palmar. A pesar de ello, esta última se extiende tanto por la mitad palmar como por la mitad dorsal de la superficie distal, a diferencia de lo que ocurre en *V. bucklandi*, en el que la faceta está restringida a la porción palmar (Winge, 1915) En *C. cuvieri* y en *C. tarijensis* se da la misma condición que en *Scelidotherium* (Winge, 1915; Cuenca Anaya, 1995).

La faceta para el metacarpiano II en CORD PZ 11293 es convexa en la mitad dorsal y plana o levemente cóncava en la mitad palmar, al igual que en otros escelidoterinos (Cuenca Anaya, 1995). Por otra parte, la faceta para el metacarpiano III, tanto en CORD PZ 11293 como en CORD PZ 4586 es convexa en su porción dorsal y plana en la porción palmar. Sin embargo, Esteban *et al.* (1992) describe a esta faceta como cóncava en otro ejemplar de *Scelidotherium leptocephalum*. En *C. tarijensis* se da la misma condición vista en los ejemplares del Museo de Paleontología (Cuenca Anaya, 1995), pero no en *V. bucklandi*, en el cual la faceta es levemente convexa en la porción dorsal y cóncava en la porción palmar (Winge, 1915).

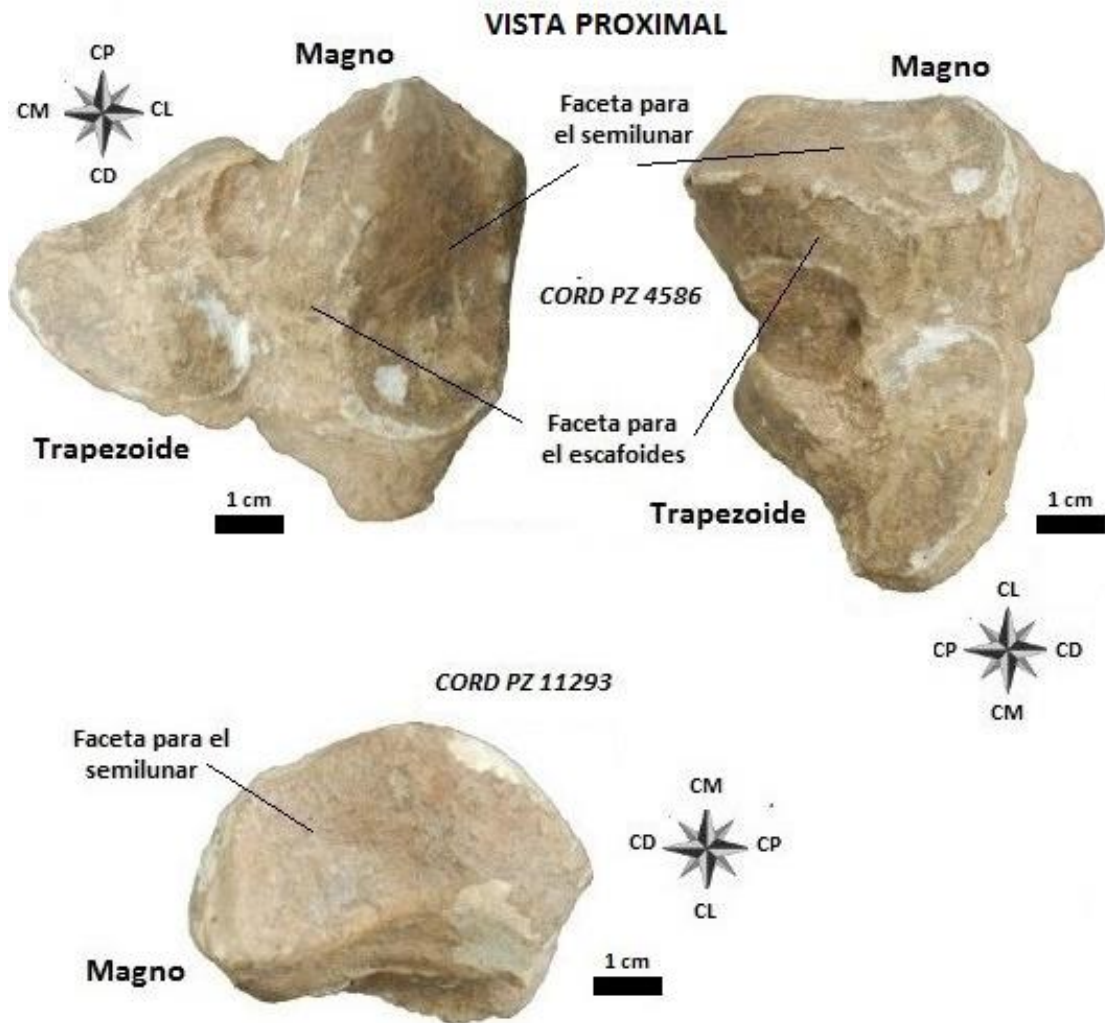


FIGURA 3.17. Vista proximal de los magnos CORD PZ 4586 (arriba) y CORD PZ 11293 (abajo). Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CP: cara palmar; CD: cara dorsal; CM: cara medial; CL: cara lateral.

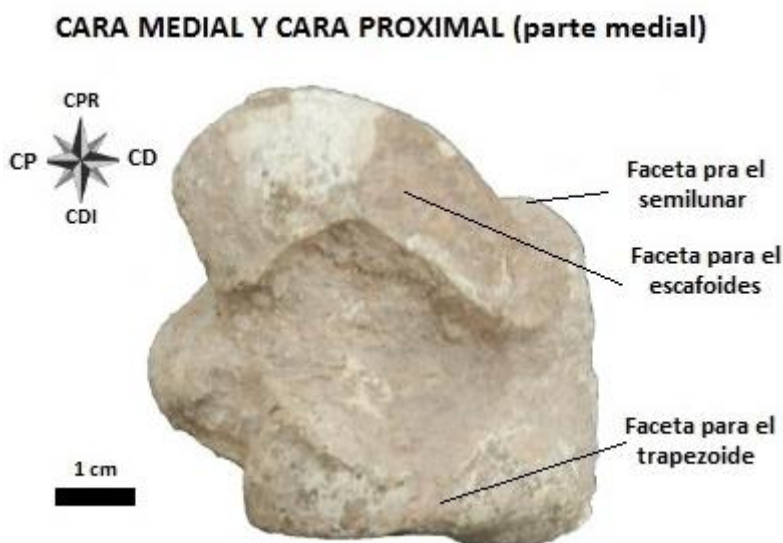


FIGURA 3.18. Cara medial y parte de la cara proximal que lleva la faceta para el escafoides (parte medial) del magno CORD PZ 11293. Se muestra la escala y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CP: cara palmar; CD: cara dorsal; CPR: cara proximal; CDI: cara distal.



FIGURA 3.19. Cara proximal de los magnos CORD PZ 4586 (izquierda) y CORD PZ 11293 (derecha). Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CP: cara palmar; CD: cara dorsal; CM: cara medial; CL: cara lateral.

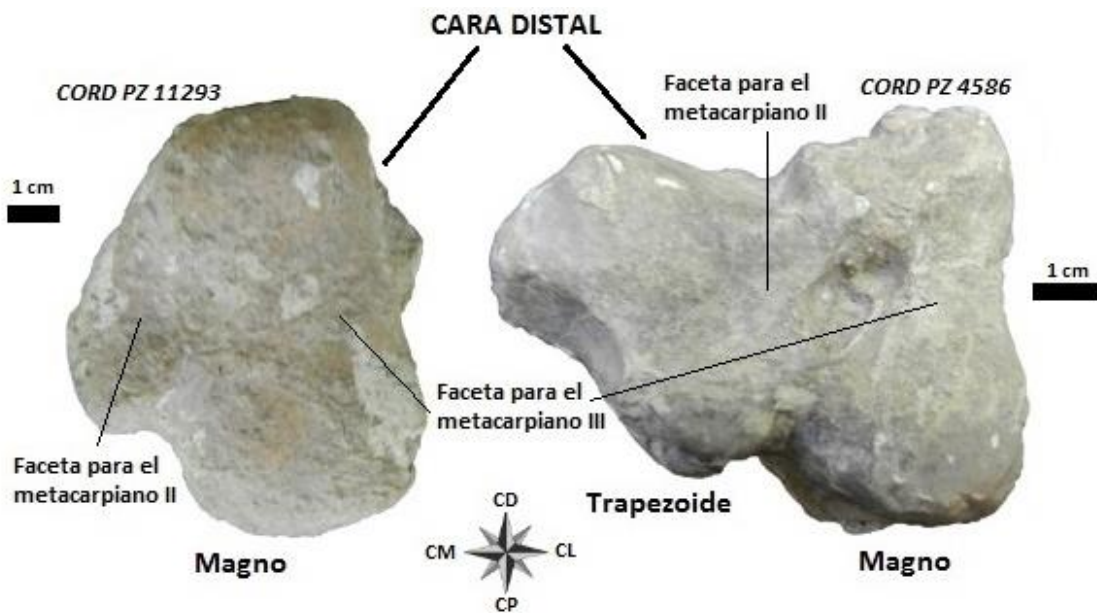


FIGURA 3.20. Cara distal de los magnos CORD PZ 4586 (derecha) y CORD PZ 11293 (izquierda). En CORD PZ 4586 el magno está fusionado con el trapezoide por lo que la superficie distal de ambos huesos se entremezclan no habiendo una delimitación de cada uno, por ejemplo, las facetas de ambos huesos para el metacarpiano II se muestran como una sola gran faceta. Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CP: cara palmar; CD: cara dorsal; CM: cara medial; CL: cara lateral.

UNCIFORME

Los tres ejemplares estudiados presentan este hueso, lo que permite la comparación entre ellos. Este es un hueso aplastado próximo-distalmente que se encuentra en el extremo lateral de la fila de carpianos distales. Articula con cinco huesos: magno, semilunar, cuneiforme, metacarpiano III y metacarpiano IV, a diferencia de lo que ocurre en *C. cuvieri*, *C. tarijensis*, *C. chiliense*, *V. bucklandi* y *Proscelidodon*, en los que hay una faceta articular adicional para la articulación con el metacarpiano V (Winge, 1915; Miño-Boilini, 2012; McDonald, 1987).

En la cara proximal de los huesos estudiados se encuentran las facetas articulares para el semilunar y para el cuneiforme; la primera de posición medial y la segunda de posición lateral (Figura 3.21). La faceta para el semilunar es alargada en sentido dorsal-palmar extendiéndose desde el borde dorsal hasta el borde palmar. La misma condición es reportada por Esteban *et al.* (1992) en otro ejemplar de *Scelidothorium*. En *C. tarijensis* la faceta es similar tanto en forma como en extensión a la de *Scelidothorium* (Cuenca Anaya 1995); sin embargo en *V. bucklandi* la faceta tiene una extensión reducida en el extremo palmo-medial de la superficie proximal (Winge, 1915). *Catonyx cuvieri* tiene la peculiaridad de que si bien la faceta se extiende desde el borde dorsal hasta el palmar del lado medial de la cara proximal del hueso, también se extiende sobre la cara medial del hueso ocupando una zona de tamaño variable (Winge, 1915). Esta incursión de la faceta sobre la cara medial sucede a veces por la parte dorsal y otras veces tanto por la parte dorsal como por la parte palmar, rodeando a la faceta para el magno que se ubica sobre esta cara; incluso en algunos casos puede llegar alcanzar el límite distal (Winge, 1915).

La faceta para el cuneiforme de los ejemplares estudiados es de morfología sigmoidea, con una morfología plana en la porción lateral de la faceta y una forma convexa hacia el extremo palmo-medial. En otros escelidoterinos se presenta la misma condición (Cuenca Anaya, 1995; Winge, 1915).

La faceta para el magno no entra en contacto con la faceta para el cuneiforme debido a que la faceta para el semilunar se encuentra entre ellas (Figura 3.22). Este carácter es compartido por *C. cuvieri* y *C. tarijensis* (Winge, 1915; Cuenca Anaya, 1995), pero no así por *V. bucklandi*, en el que las dos facetas se ponen en contacto debido a la reducción de la faceta para el semilunar (Winge, 1915).

En la cara distal de los huesos analizados, se encuentran las facetas para los metacarpianos III y IV, no hay faceta articular para el metacarpiano V (Figura 3.23),

aunque McDonald (1987) menciona que en otro espécimen de *Scelidotherium leptocephalum* (MLP 3-768) se encuentra una pequeña faceta para ese hueso. La faceta para el metacarpiano III es de morfología variable: puede ser cóncava completamente (Esteban *et al.* 1992) o ser convexa o plana en el eje dorso-palmar, mientras son cóncavas medio-lateralmente en la porción dorsal y planas medio-lateralmente en la porción palmar como se ve en los ejemplares estudiados. En otros escelidoterinos también se observa esta variabilidad en la forma de la faceta articular: en *C. cuvieri* la faceta puede ser cóncava o plana (Winge, 1915) mientras que en *V. bucklandi*, es cóncava (Winge, 1915).

Por otro lado, la topología de la faceta para el metacarpiano IV también varía en los ejemplares observados, en relación a distintos ejes: en el eje medio-lateral, puede ser cóncava completamente o ser cóncava en su mitad dorsal y plana o convexa en la porción palmar, mientras que en el eje dorso-palmar puede ser plana o ligeramente convexa. En *V. bucklandi* la faceta es cóncava, mientras que en *C. cuvieri* la faceta es sigmoidea (Winge, 1915).

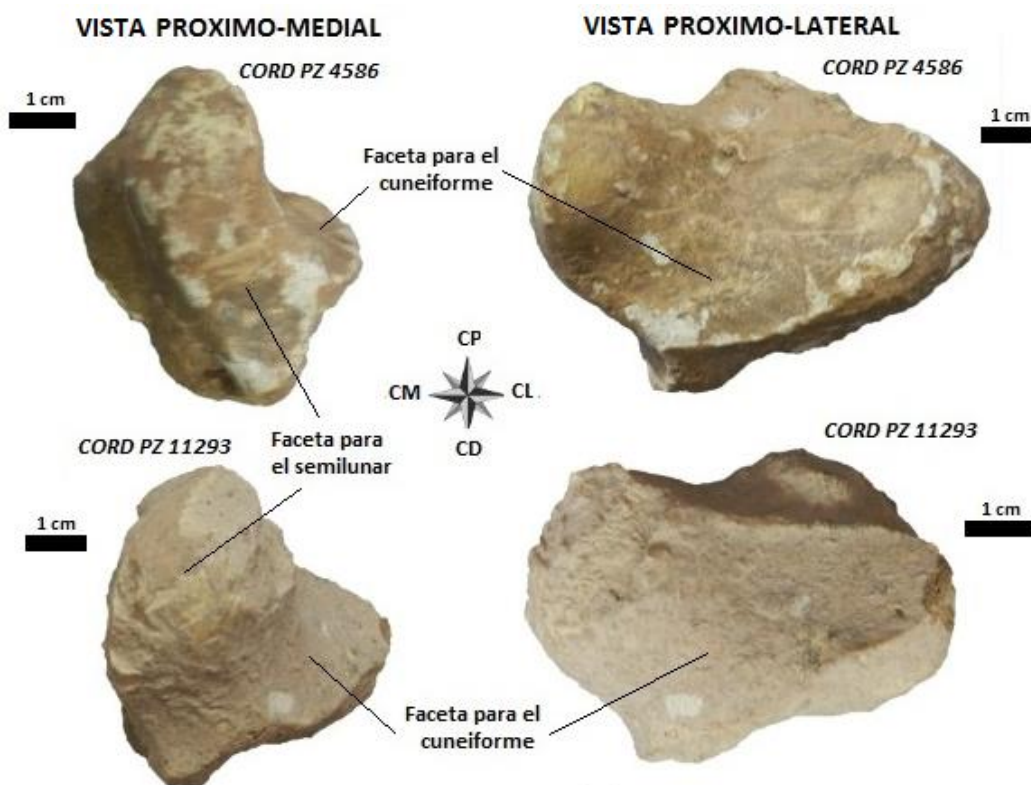


FIGURA 3.21. Vistas próximo-medial y próximo-lateral de los unciformes CORD PZ 4586 (arriba) y CORD PZ 11293 (abajo). La faceta para el semilunar se ubica en el extremo medial de la cara proximal, mientras que la faceta para el cuneiforme se ubica en el centro y parte lateral de la cara. Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CP: cara palmar; CD: cara dorsal; CM: cara medial; CL: cara lateral.

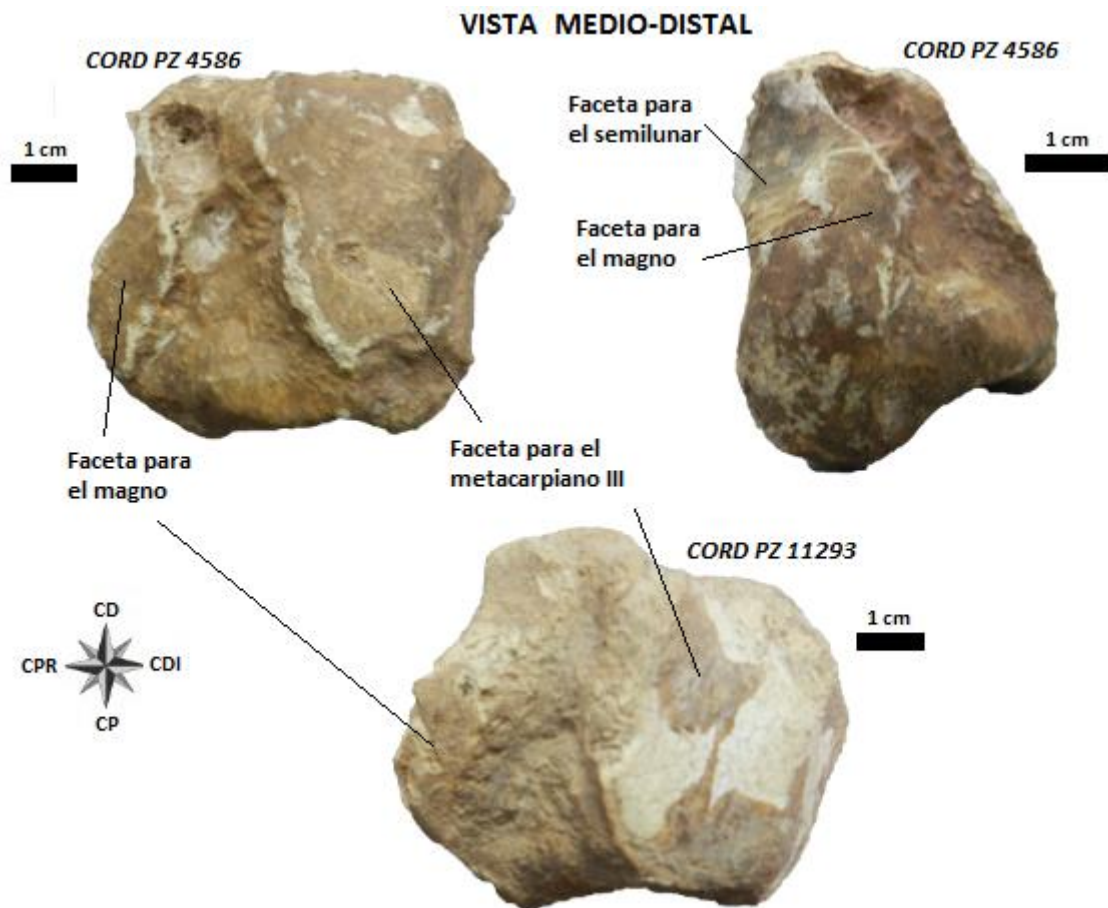


FIGURA 3.22. Vista medio-distal de los unciformes CORD PZ 4586 (arriba) y CORD PZ 11293 (abajo). La faceta para el magno se ubica en la cara medial colindando con la faceta para el semilunar que se halla en el extremo medial de la cara proximal. La faceta para el magno está separada de la faceta para el metacarpiano III que está en la cara distal por una fosa. Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CP: cara palmar; CD: cara dorsal; CPR: cara proximal; CDI: cara distal.

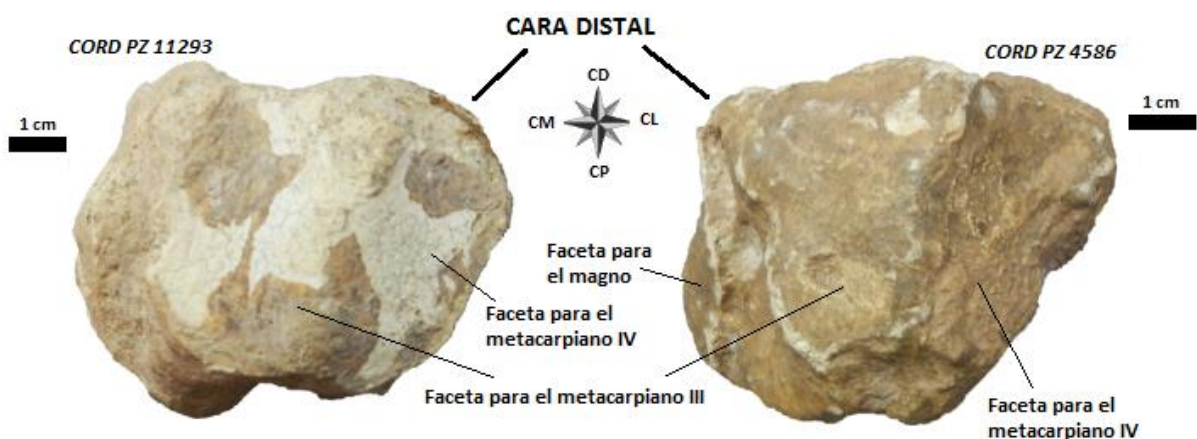


FIGURA 3.23. Superficie distal de los unciformes CORD PZ 4586 (derecha) y CORD PZ 11293 (izquierda). Sólo hay dos facetas en la cara distal, la faceta para el metacarpiano III de posición medial y la faceta para el metacarpiano IV de posición lateral. Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CP: cara palmar; CD: cara dorsal; CM: cara medial; CL: cara lateral.

TRAPEZOIDE

Como se mencionó anteriormente, este hueso puede estar fusionado con el magno formando una sola unidad ósea (Figura 3.24), o puede estar libre: en los ejemplares estudiados, sólo está presente el trapezoide de CORD PZ 4464 y el de CORD PZ 4586. En este último el hueso está fusionado con el magno, mientras que en el primero se halla articulado en la mano por lo que es difícil establecer si se haya fusionado o no al magno. No se conserva el trapezoide de CORD PZ 11293 aunque dado que el magno de este ejemplar está libre, también debería estarlo el trapezoide (cuando menos en su cara lateral).

La fusión de trapezoide y magno también es variable en otros escelidoterinos como *C. cuvieri*, *C. tarijensis* y *V. bucklandi* (Winge, 1915; Cuenca Anaya, 1995).

Los trapezoides de CORD PZ 4586 y CORD PZ 4464 están comprimidos próximo-distalmente y articulan con cuatro huesos: escafoides, magno, trapecio-metacarpiano I coosificados y metacarpiano II (Figura 3.24). Según McDonald (1987), este hueso tiene dos morfologías alternativas entre los escelidoterinos, las cuales se caracterizan por la presencia o no de un proceso hacia la porción palmar que aumenta la apariencia de triángulo del hueso y el área de la faceta para el magno en la cara lateral, y que permite la articulación con el trapecio-metacarpiano I coosificados por el margen palmar-medial (Figura 3.24 A y C). Este proceso está presente en *Scelidotherium*, *C. chilense* y en pocos ejemplares de *C. tarijensis*; por otro lado, está ausente en *C. cuvieri* y en la mayoría de los ejemplares de *C. tarijensis* (McDonald, 1987) Si bien la mayoría de los ejemplares de *Scelidotherium*, como los analizados en este trabajo, poseen dicho proceso palmar, algunos carecen de él (McDonald, 1987); sin embargo aun así mantienen la articulación con el trapecio-metacarpiano I (McDonald, 1987; Cuenca Anaya, 1995) Para *V. bucklandi*, no se ha descrito un proceso en la porción palmar pero sí se ha descrito su articulación con el trapecio-metacarpiano I.

En la cara lateral de los huesos estudiados, se encuentra la faceta articular para el magno. Esta faceta es única en otros ejemplares de *Scelidotherium*, en *C. tarijensis* y en *C. cuvieri* (Cuenca Anaya, 1995; Winge, 1915), aunque en este último la faceta se estrecha en el medio, quedando una sección dorsal y una sección palmar (Winge, 1915). En contraste en *V. bucklandi*, la faceta está dividida en una parte palmar y en una parte dorsal (Winge, 1915). La morfología de esta faceta no pudo constatarse en los ejemplares estudiados. Sin embargo Cuenca Anaya (1995), la describe como cóncava en otros ejemplares de

Scelidotherium y en *C. tarijensis*. En *V. bucklandi*, ambas facetas son planas (Winge, 1915).

En algunos ejemplares de *C. cuvieri* la faceta para el magno contacta a la faceta para el escafoides (Winge, 1915), sin embargo esa característica no pudo constatarse en los trapecoides estudiados dado que se hallan articulados con el magno. Sin embargo, en otros ejemplares de *Scelidotherium* se describen a las dos facetas como separadas (Cuenca Anaya, 1995).

En la cara distal de CORD PZ 4586, se encuentra la faceta para el metacarpiano II (Figura 3.24 B), la cual es sigmoidea: convexa en su extremo dorsal y cóncava en la parte palmar, al igual que en *C. cuvieri* y *V. bucklandi* (Winge, 1915).

En la cara medial de los huesos estudiados está la faceta para el trapecio-metacarpiano I ubicada en el extremo palmar. Esta faceta es levemente alargada dorso-palmarmente y cóncava en ese mismo sentido (Figura 3.24 C).

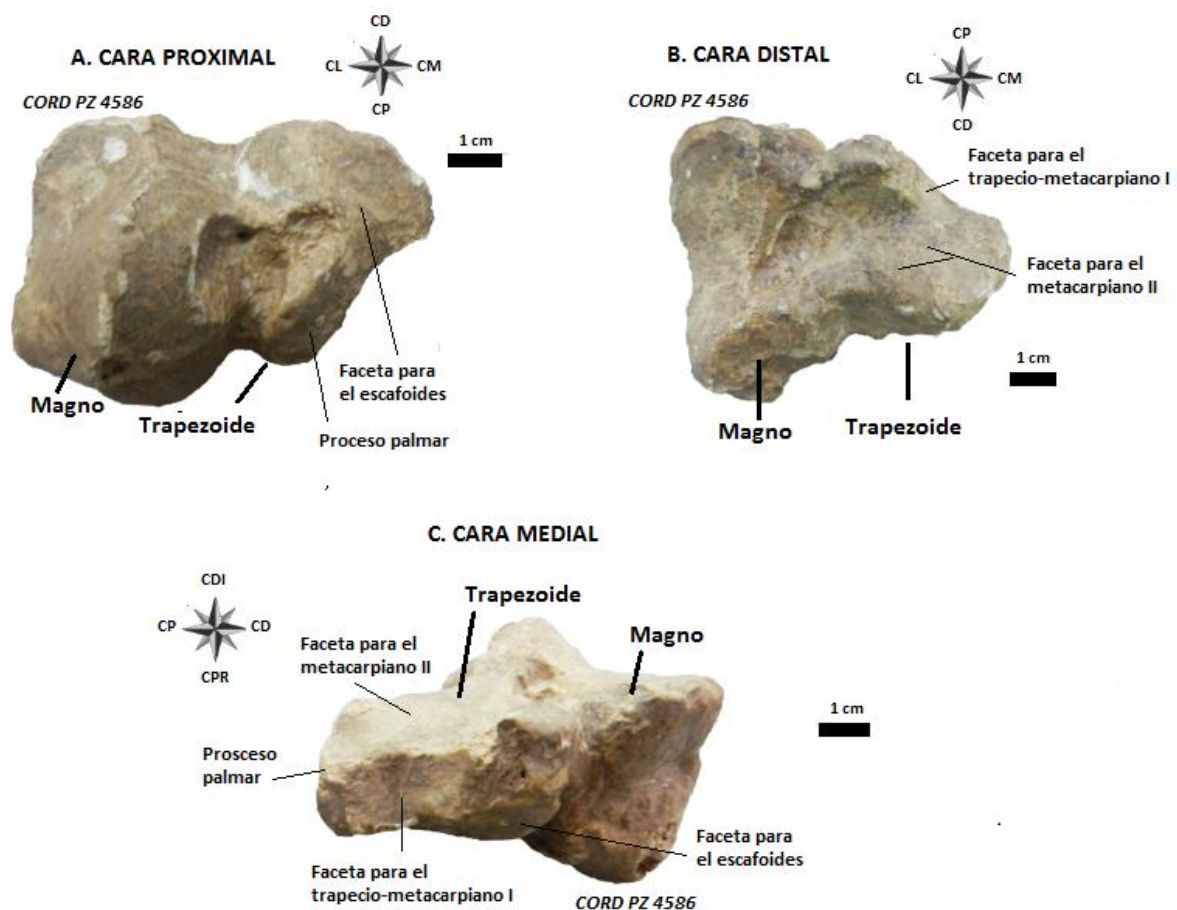


FIGURA 3.24. Diferentes vistas del trapecoide CORD PZ 4586. **A.** Cara proximal donde se muestran la faceta para el escafoides y el proceso palmar. **B.** cara distal con la faceta para el metacarpiano II. **C.** cara medial con la faceta para el trapecio-metacarpiano I coosificados. Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CP: cara palmar; CD: cara dorsal; CM: cara medial; CL: cara lateral; CPR: cara proximal; CDI: cara distal.

TRAPECIO-METACARPIANO I

En todos los escelidoterinos así como en el resto de perezosos, el trapecio se ha fusionado con el metacarpiano I formando una estructura única. En los ejemplares CORD PZ 4464 y CORD PZ 4586 se han conservado estas estructuras. En el primero, el trapecio-metacarpiano I se encuentra articulado con otros huesos en la mano, mientras que en el segundo se encuentra libre.

La porción proximal del hueso es ancha y luego se va estrechando hasta llegar al extremo distal, donde se encuentra la faceta para la articulación con la primera falange del dedo I (Figura 3.25 A y B). En la cara proximal está la faceta para el escafoides (Figura 3.25 C), mientras que en la cara axial se encuentran las facetas para el metacarpiano II y para el trapezoide (Figura 3.25 D).

La faceta articular para el escafoides es cóncava al igual que en otros escelidoterinos (Cuenca Anaya, 1995; Winge, 1915; Esteban *et al.* 1992; McDonald, 1987). En el extremo opuesto, la faceta para la primera falange o falange proximal del dígito I es pequeña y atrofiada debido a la reducción que ha sufrido el extremo distal en esta especie (Figura 3.25 E), como ha sido mencionado por otros autores (Ameghino, 1889; Winge, 1915; McDonald, 1987). En otros escelidoterinos hay un desarrollo mayor de dicha faceta por lo que la atrofia es una característica única del género *Scelidotherium*; en *C. cuvieri* y *V. bucklandi* la faceta es grande y convexa (Winge, 1915), mientras que en *C. tarijensis*, también es grande con un tubérculo central y dos carillas articulares a los costados (Cuenca Anaya, 1995)

La faceta articular para el trapezoide de CORD PZ 4586 es pequeña y adyacente a la faceta para el metacarpiano II; sin embargo no todos los escelidoterinos la poseen. En *V. bucklandi*, *C. chiliense* y *C. tarijensis* está presente (Winge, 1915; Cuenca Anaya, 1995; McDonald, 1987; Pujos, 2000), aunque no en todos los ejemplares de este último taxón (McDonald, 1987). En *C. cuvieri* tampoco se encuentra dicha faceta (McDonald, 1987).

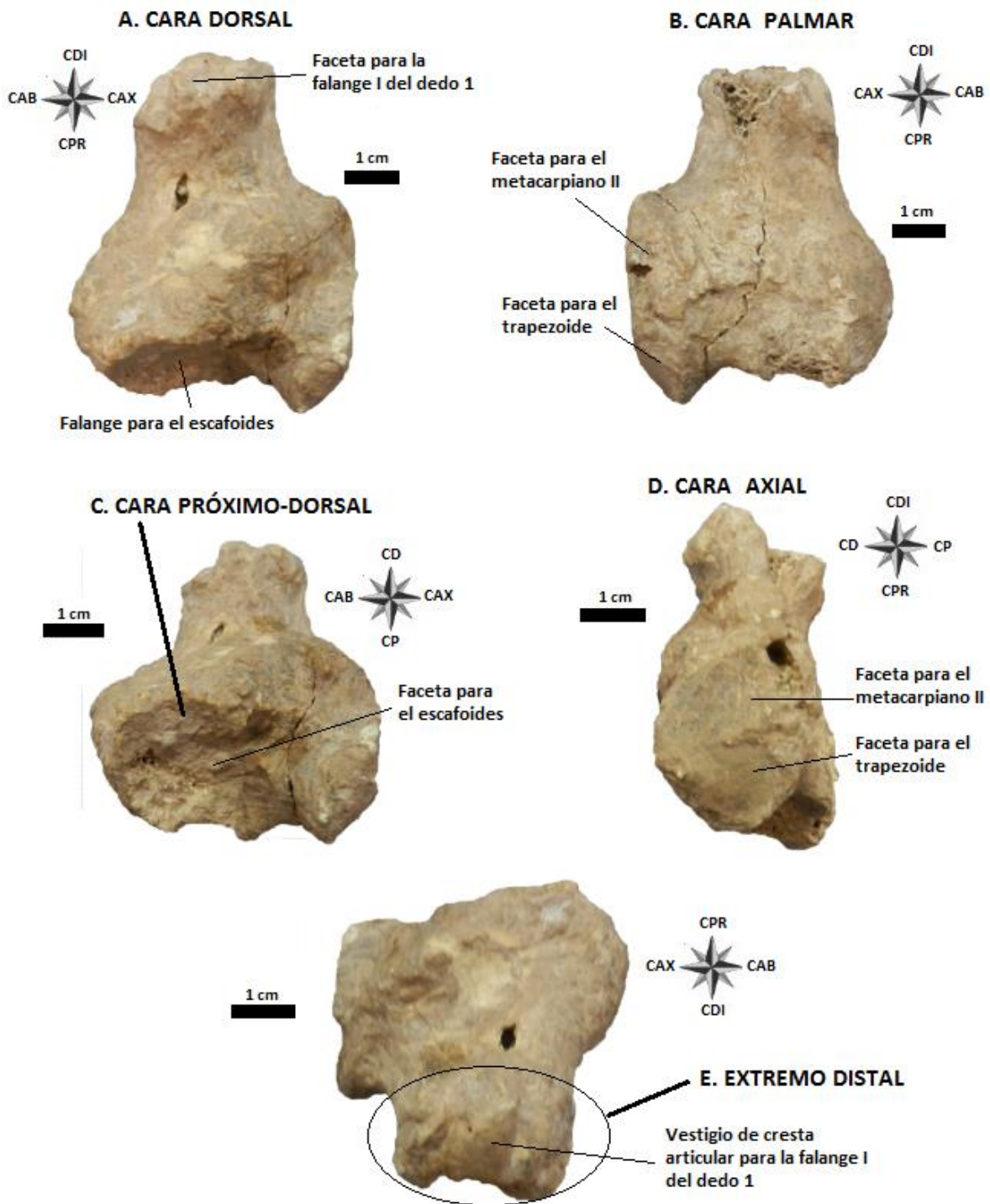


FIGURA 3.25. Diferentes vistas del trapecio-metacarpiano I CORD PZ 4586. **A.** Cara dorsal. **B.** Cara palmar. **C.** Cara proximal donde se muestra una faceta cóncava para el escafoides. **D.** Cara axial donde se muestran las facetas para el trapezoide y el metacarpiano II colindantes. **E.** Extremo distal donde se puede observar las estructuras para la articulación con la falange I del dígito 1 se hallan atrofiados o poco desarrollados, la cresta media apenas se distingue de las carillas articulares de sus costados. Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CP: cara palmar; CD: cara dorsal; CAX: cara axial; CAB: cara abaxial; CPR: cara proximal; CDI: cara distal.

METACARPIANO II

Los metacarpianos son los huesos que forman la palma de la mano de los vertebrados, y articulan tanto con las falanges como con los carpianos. El metacarpiano II por su parte soporta las falanges del dedo II. Es un hueso alargado con un extremo distal, un extremo proximal y una diáfisis entre ellos (Figura 3.26 A y B). Se encuentra presente en los ejemplares CORD PZ 4464 y CORD PZ 4586; en el primero está articulado con los huesos colindantes, mientras que en el segundo se encuentra libre.

El extremo proximal tiene forma triangular y lleva las facetas para el trapezoide y para el magno (Figura 3.26 C). La primera ocupa la mayor de la cara proximal extendiéndose desde el borde dorsal hasta el borde palmar. En los escelidoterinos hay dos variantes en la forma de la faceta articular para el trapezoide relacionada con la presencia o ausencia del proceso palmar característico de ese carpiano (McDonald, 1987). Así como advirtió McDonald (1987) en aquellas especies que presentan el proceso palmar en el trapezoide (especies del género *Scelidotherium*, *Catonyx chiliense* y algunos ejemplares de *C. tarijensis*) la faceta para el trapezoide, llega hasta el borde palmar del hueso; mientras que en aquellas especies que carecen del proceso (*C. cuvieri* y otros ejemplares de *C. tarijensis*) la faceta no llega hasta ese borde. Winge (1915) sin embargo menciona que en *C. cuvieri* la extensión de la faceta hacia el borde palmar es variable.

La faceta para el trapezoide de CORD PZ 4586 es sigmoidea, siendo cóncava en su mayor extensión (a dorsal), con su extremo palmar convexo. Por otro lado, Esteban *et al.* (1992) describen a la misma faceta en otro ejemplar de *Scelidotherium leptcephalum* como cóncava en toda su extensión. *Catonyx cuvieri* y *C. tarijensis* también presentan esta faceta cóncava (Winge, 1915; Cuenca Anaya, 1995). La forma de esta faceta podría estar condicionada por su extensión dorsal-palmar que a su vez depende de la presencia del proceso palmar en el trapezoide.

La faceta para el magno de CORD PZ 4586 es adyacente a la faceta para el trapezoide, situándose axialmente a ella (Figura 3.26 C), característica común en los escelidoterinos (McDonald, 1987). Esta faceta es cóncava a diferencia de la condición presente en *C. tarijensis*, en el que la faceta es cóncava sólo en su parte dorsal y se vuelve convexa en la porción palmar (McDonald, 1987). Además se extiende desde el borde dorsal hasta el borde palmar de la cara proximal, al igual que en *C. cuvieri* y *C. tarijensis* (Winge, 1915; Cuenca Anaya, 1995) y a diferencia de *V. bucklandi*, en el que la faceta sólo se halla en la porción palmar (Winge, 1915).

En la cara abaxial de CORD PZ 4586 se localiza la faceta para el metacarpiano I, la cual es plana (Figura 3.26 B). Esteban *et al.* (1992) describe a esta faceta como cóncava en su mitad palmar en otro ejemplar *Scelidothorium leptocephalum*.

En la cara axial se encuentra la faceta para el metacarpiano III de contorno ovalado cuya morfología es variable intraespecíficamente en los esclidoterinos. En CORD PZ 4586, la faceta es plana o apenas convexa (Figura 3.26 A) como también describe McDonald (1987), mientras que Esteban *et al.* (1992) mencionan que la faceta es cóncava en otro ejemplar de *S. leptocephalum*. En *C. cuvieri* la faceta puede ser plana, sigmoidea o cóncava (Winge, 1915), mientras que en *V. bucklandi* puede ser plana o sigmoidea (Winge, 1915). La faceta de *C. tarijensis* es cóncava en su porción distal y plana o levemente convexa en su porción proximal (Cuenca Anaya, 1995).

Las facetas para el metacarpiano III y para el trapecoide no se encuentran en contacto en CORD PZ 4586 dado que están separadas por la faceta para el magno. En contraste, en *V. bucklandi* las dos facetas se contactan por el extremo dorsal (Winge, 1915). En *C. cuvieri* y *C. tarijensis* se da la misma condición observada en los ejemplares de *Scelidothorium* (Winge, 1915; Cuenca Anaya, 1995).

En el extremo distal de los metacarpiano II estudiados, se localiza la superficie articular para la primera falange del dígito II (Figura 3.26 D). Esta superficie está formada por una cresta media y dos facetas planas a los costados que se pudieron observar en CORD PZ 4586. Tanto la cresta como las facetas planas son alargadas en sentido dorsal-palmar y la cresta media es más ancha en el extremo dorsal que en el palmar, siendo redondeada en el primero y agudamente afilada en el segundo. Esto también ocurre en *C. cuvieri* (Winge, 1915) y *C. tarijensis* (Cuenca Anaya, 1995), pero no así en *V. bucklandi*, en el que la cresta media tiene igual ancho en ambos extremos (Winge, 1915) En CORD PZ 4586, las superficies planas de los costados de la cresta presentan una escotadura en el medio del borde opuesto al adyacente a la cresta, lo cual es compartido con *C. cuvieri* (Winge, 1915) y *C. tarijensis* (Cuenca Anaya, 1995), pero por *V. bucklandi*, en el que no hay escotadura (Winge, 1915).

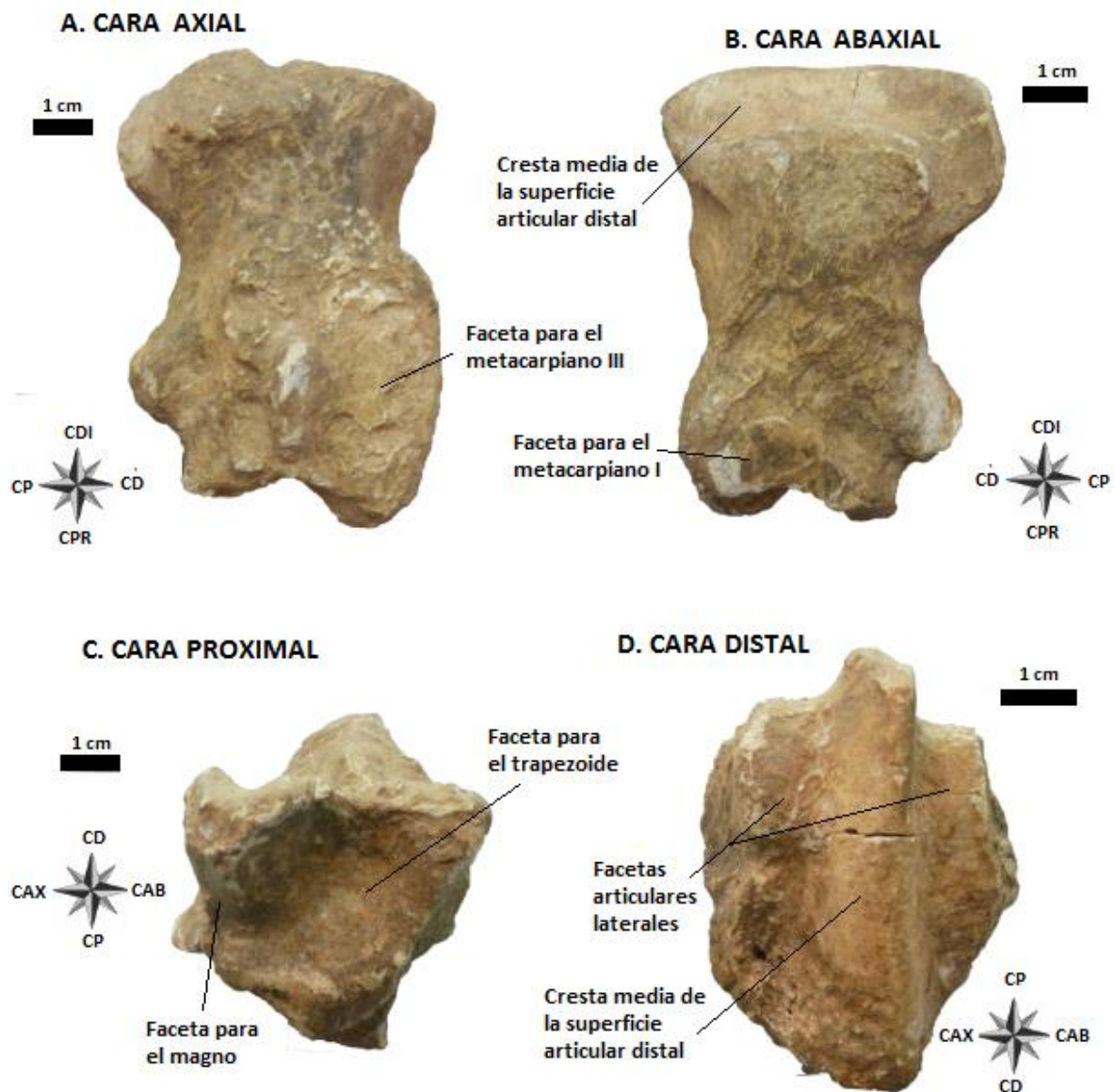


FIGURA 3.26. Diferentes vistas del metacarpiano II CORD PZ 4586. **A.** Cara axial donde se muestra la faceta para el metacarpiano III. **B.** Cara abaxial donde se muestra la faceta para el metacarpiano I. **C.** Cara proximal donde se muestran las facetas para el trapezoide y para el magno. **D.** Cara distal donde se evidencian las estructuras típicas de articulación con una falange proximal: una cresta media y dos facetas laterales. Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CP: cara palmar; CD: cara dorsal; CAX: cara axial; CAB: cara abaxial; CPR: cara proximal; CDI: cara distal.

METACARPIANO III

Este hueso es alargado como todo metacarpiano, pudiendo distinguirse un extremo proximal, un extremo distal y una diáfisis entre ellos. Lamentablemente sólo se conserva el metacarpiano III de CORD PZ 4464 que se halla articulado con los demás huesos de la mano (Figura 3.2). Por ello las comparaciones de las superficies articulares entre los taxa se realizaron basándose solamente en las descripciones de *Scelidothorium* (Esteban *et al.*, 1992; Cuenca Anaya, 1995) y otros escelidoterinos.

En la cara proximal, el hueso articula con el magno y el unciforme, en la cara abaxial con el metacarpiano II, en la cara axial con el metacarpiano IV, y en la cara distal con la falange proximal del dedo III (esto sí se puede constatar en CORD PZ 4464) En *Proscelidodon gracillimus* se evidencian dos diferencias con respecto a otros escelidoterinos: en primer lugar, la faceta para el metacarpiano IV se ubica en la porción axial de la cara proximal (McDonald, 1987) y en segundo, hay dos facetas para el unciforme que se ponen en contacto en un borde agudo, en lugar de una sola faceta (McDonald, 1987; Ortega, 1967).

En *Scelidothorium* las facetas para el magno y para el unciforme se encuentran en contacto según Cuenca Anaya (1995). En *Catonyx cuvieri* y *C. tarijensis* las dos facetas también están en contacto (Winge, 1915; Cuenca Anaya, 1995) mientras que en *Valgipes bucklandi* las dos facetas están separadas por un espacio no articular de ancho variable, más ancho en la parte dorsal (Winge, 1915).

La faceta para el unciforme no se pudo observar en el ejemplar estudiado, aunque su morfología debería ser complementaria a la de la faceta para el metacarpiano III que se halla en ese hueso: la forma es variable, pudiendo ser plana dorso-palmarmente y ligeramente convexa axio-abaxialmente en algunos ejemplares de *Scelidothorium* (Esteban *et al.* 1992) o cóncava en el eje dorso-palmar, mientras es convexa axio-abaxialmente en la porción dorsal y plana axio-abaxialmente en la porción palmar (morfología complementaria a los unciformes CORD PZ 4586 y CORD PZ 11293). En *C. cuvieri* la faceta es plana con una protuberancia en la parte dorsal (Winge, 1915) y en *V. bucklandi* es en forma de silla de montar en su porción dorsal mientras que en su porción palmar es cóncava (Winge, 1915) En *C. tarijensis* la faceta es cóncava (Cuenca Anaya, 1995).

La faceta para el magno es cóncava dorso-palmarmente en *Scelidothorium leptcephalum* según Esteban *et al.* (1992). Sin embargo, si tenemos en cuenta la morfología de la faceta complementaria en los magnos de los especímenes CORD PZ 4586

y CORD PZ 11293, la faceta presente en el metacarpiano III podría ser cóncava en su porción dorsal y plana en la porción palmar. En *C. tarijensis*, *C. cuvieri* y *Proscelidodon gracillimus* la faceta también es cóncava (Cuenca Anaya, 1995; Winge, 1915; Ortega, 1967). En contraste, en *V. bucklandi* la faceta es sigmoidea, con la porción dorsal cóncava y la porción palmar convexa (Winge, 1915). Sin embargo, McDonald (1987) describe a la faceta como sigmoidea para los escelidoterinos Plio-Pleistocenos en general, siendo cóncava en su parte dorsal y convexa en su parte palmar. Como se ve hay una gran variación intraespecífica en la morfología de esta faceta, más aún cuando se infiere en base con la morfología de la faceta complementaria en el magno.

A la faceta para el metacarpiano II en *Scelidotherium leptcephalum*, Esteban *et al.* (1992) la describe como levemente convexa. Sin embargo, si tenemos en cuenta la morfología de la faceta complementaria a este hueso en el metacarpiano II de CORD PZ 4586, se puede inferir que la faceta debería ser levemente convexa dorso-palmarmente y levemente cóncava próximo-distalmente. En *C. cuvieri* la faceta es sigmoidea con la parte proximal convexa y la parte distal cóncava, mientras que en *V. bucklandi* la faceta es plana o ligeramente convexa (Winge, 1915) En *C. tarijensis* la faceta es plana o cóncava en su porción próximo-dorsal y convexa en su porción disto-palmar. Por otro lado, McDonald (1987) describe a esta faceta como plana en los escelidoterinos Plio-Pleistocenos en general, por lo que se puede concluir que la morfología de esta faceta es muy variable intraespecíficamente para casi todas las especies.

Con la faceta para el metacarpiano IV ocurre lo mismo, no se pudo constatar su morfología pero Esteban *et al.* (1992) describe a la faceta como plana en otro ejemplar de *S. leptcephalum*. Si tenemos en cuenta la forma de la faceta complementaria en el metacarpiano IV de CORD PZ 4586 podemos inferir que la faceta en el metacarpiano III debería ser cóncava próximo-distalmente y sigmoidea dorso-palmarmente, siendo plana en la parte palmar y convexa en la porción dorsal. En *C. cuvieri* la faceta es plana o ligeramente sigmoidea con la porción proximal convexa y la porción distal cóncava, mientras que en *V. bucklandi* la faceta es sigmoidea aunque menos acentuada que en *C. cuvieri* (Winge, 1915). En *C. tarijensis* la faceta también es sigmoidea siendo convexa en la parte proximal y cóncava o plana en la parte distal (Cuenca Anaya, 1995). Por otro lado, en *P. gracillimus* la faceta es convexa (Ortega, 1967).

METACARPIANO IV

El metacarpiano IV al igual que otros metacarpianos, tiene un extremo proximal, un extremo distal y una diáfisis entre ambos. Los ejemplares CORD PZ 4586 y CORD PZ 4464 conservan este hueso; en el primero se halla libre pero en el segundo se encuentra articulado a otros huesos. Es alargado próximo-distalmente y más grácil que los dos metacarpianos descritos anteriormente (Figura 3.27 A y B). Articula con el unciforme, el metacarpiano III, el metacarpiano V y la falange proximal del dedo IV.

La faceta articular para el unciforme se encuentra en el extremo proximal, presenta orientación proximal y es ligeramente sigmoidea dorso-palmarmente, siendo cóncava en su porción dorsal y convexa en su porción palmar (Figura 27 D). Esteban *et al.* (1992) describe a esta faceta como cóncava dorso-palmarmente en otro ejemplar de *Scelidotherium leptcephalum*. En contraste, en *Catonyx tarijensis* la faceta es plana o cóncava (Cuenca Anaya, 1995). En *C. cuvieri* la faceta es variable, pudiendo ser plana, ligeramente cóncava, sigmoidea o presentando forma de silla de montar, pero no fuertemente convexa (Winge, 1915); mientras que en *Valgipes bucklandi* la faceta puede ser plana o también sigmoidea, con la parte palmar muy convexa (Winge, 1915). Por otro lado, McDonald (1987) describe a la faceta como plana para los esclidoterinos Plio-Pleistocenos en general. Como se puede observar esta característica es muy variable intraespecíficamente.

La faceta para el metacarpiano V en los ejemplares estudiados se ubica en la cara abaxial del hueso (Figura 3.27 B). Es ligeramente cóncava al igual que en *C. tarijensis* (Cuenca Anaya, 1995), mientras que *Proscelidodon gracillimus* es plana (Ortega, 1967). En *C. cuvieri* la faceta también puede ser plana o ligeramente sigmoidea (Winge, 1915).

En CORD PZ 4586, la superficie articular para el metacarpiano V está separada de la faceta para el unciforme, como ocurre en *C. cuvieri* y *C. tarijensis* (Winge, 1915; Cuenca Anaya, 1995), pero no en *P. gracillimus*, en el que las dos facetas se encuentran en contacto (Ortega, 1967). En *V. bucklandi* las dos facetas pueden o no estar en contacto (Winge, 1915).

En la cara axial de los huesos estudiados se encuentra a faceta para el metacarpiano III, la cual es convexa próximo-distalmente y sigmoidea dorso-palmarmente, siendo plana en la parte palmar y cóncava en la parte dorsal (Figura 3.27 A y D). Sin embargo, Esteban *et al.* (1992) describe a la faceta de otro ejemplar de *S. leptcephalum* como cóncava dorso-palmarmente. En *C. cuvieri* la faceta es plana o sigmoidea, siendo convexa en su

porción distal y cóncava en su porción proximal, mientras que en *V. bucklandi* la faceta es cóncava (Winge, 1915).

En el extremo distal de los ejemplares analizados se ubica la superficie articular para el falange proximal del dígito IV, la cual está formada por una cresta media no tan prominente y con una concavidad en el medio, y dos facetas planas laterales menores que las encontradas en los metacarpianos anteriormente descritos (Figura 3.27 C).

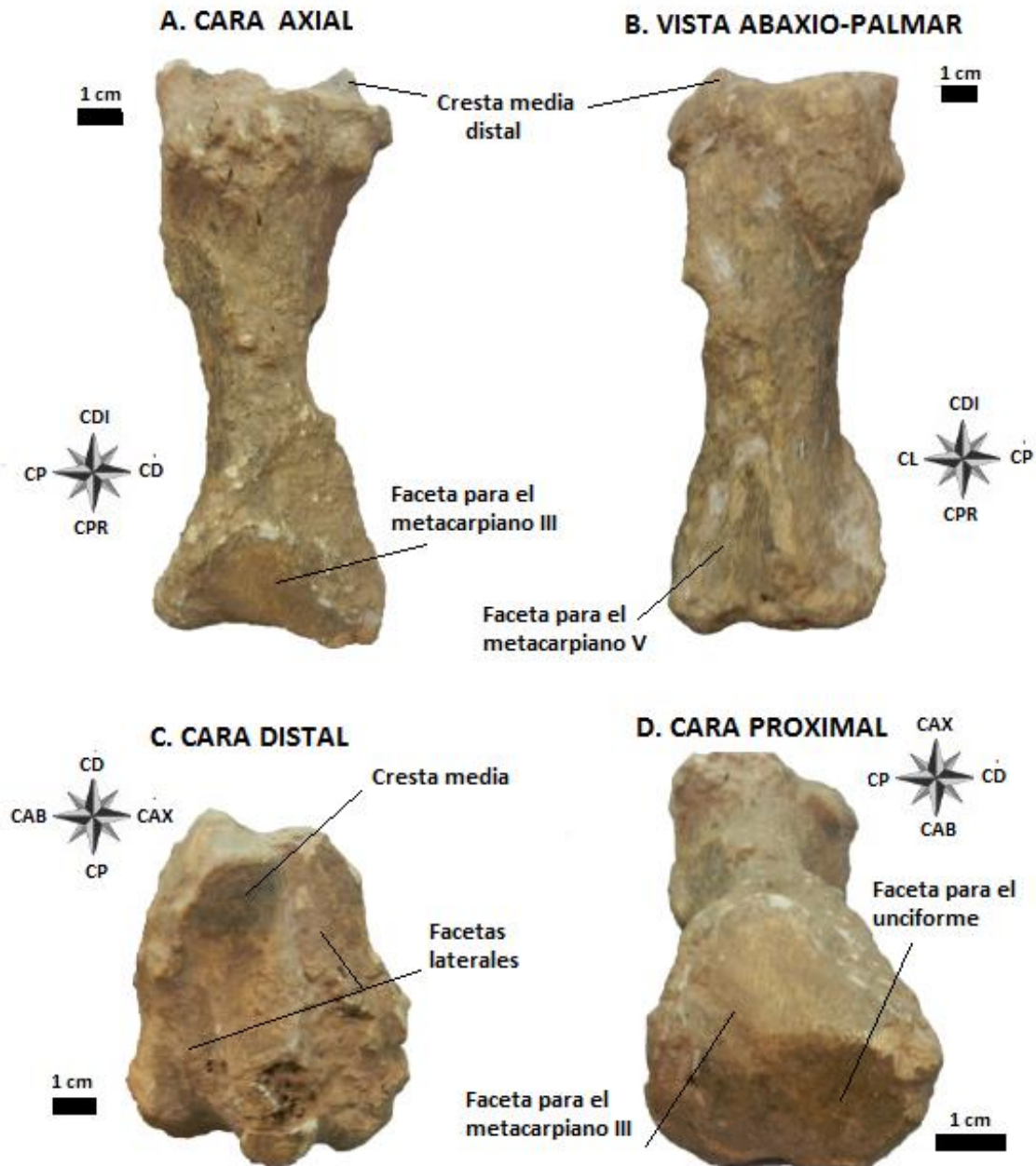


FIGURA 3.27. Diferentes vistas del metacarpiano IV CORD PZ 4586. **A.** Cara axial donde se muestra la faceta para el metacarpiano III. **B.** Vista abaxio-palmar donde se muestra la faceta para el metacarpiano V. **C.** Cara distal donde se muestran la superficie articular distal para la falange I del dígito IV. **D.** Cara proximal donde se ven las facetas articulares para el unciforme y para el metacarpiano III. Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CP: cara palmar; CD: cara dorsal; CAX: cara axial; CAB: cara abaxial; CPR: cara proximal; CDI: cara distal.

METACARPIANO V

Este hueso, como los anteriores metacarpianos tiene un extremo distal, un extremo proximal y una diáfisis entre ellos. Sólo se conserva este hueso en CORD PZ 4464, donde está articulado con los demás huesos de la mano (Figura 3.2). No se puede observar las carillas articulares presentes en este metacarpiano, por lo que las comparaciones realizadas sobre ellas se basaron exclusivamente en la bibliografía sobre *Scelidotherium* (e.g. Cuenca Anaya, 1995). Este metacarpiano es alargado próximo-distalmente y su superficie articular distal está algo atrofiada (Cuenca Anaya, 1995).

Una de los caracteres diagnósticos del género *Scelidotherium* es la falta de articulación entre el metacarpiano V y el unciforme, como ha sido señalado por McDonald (1987) y Miño-Boilini (2012). Esto ha sido constatado también en CORD PZ 4464. A diferencia de ello, en *Catonyx cuvieri*, *C. tarijensis* y *Valgipes bucklandi*, se presenta una faceta para el unciforme en la cara proximal del hueso (Winge, 1915; Miño-Boilini, 1915).

En la cara axial de CORD PZ 4464 se encuentra la faceta para el metacarpiano IV aunque no se la puede observar en el material. Teniendo en cuenta la morfología de la faceta complementaria en ese otro metacarpiano de CORD PZ 4586, la carilla articular debería ser ligeramente convexa. Cuenca Anaya (1995) la describe como convexa próximo-distalmente y cóncava dorso-palmarmente en *Scelidotherium* y *C. tarijensis*. En cambio, en *C. cuvieri* la faceta es ligeramente sigmoidea (Winge, 1915).

En el extremo distal de CORD PZ 4464 se localiza la superficie articular para la falange proximal del dígito V. Esta superficie está reducida, sin una cresta media marcada, sino con remanentes de ella en los extremos dorsal y palmar, como en *C. tarijensis* (Cuenca Anaya, 1995). En *C. cuvieri* no hay cresta media, siendo la superficie articular plana, mientras que en *V. bucklandi* puede o no haber una cresta (Winge, 1915).

DÍGITOS

Scelidothierium como los demás perezosos terrestres (clado Tardigrada) presentan cinco dedos en sus extremidades delanteras, los cuales se encuentran formados por un número variable de falanges. Típicamente cualquier dedo se encuentra formado por una falange proximal (1), una falange intermedia (2) y una falange distal o ungueal (3).

Una de las características únicas de *Scelidothierium* entre los escelidoterinos es la atrofia del dígito I, el cual es pequeño, poco desarrollado y carece de falange ungueal.

Dígito I

En el espécimen CORD PZ 4586 sólo se conserva la falange proximal, mientras que en los otros ejemplares no se conserva ninguna de las falanges de este dedo.

El dígito I está atrofiado a diferencia de la condición observada en el resto de escelidoterinos (Figuras 3.28 A y B). Esta atrofia se ve tanto en la porción distal del trapecio-metacarpiano I como también en la falange proximal, donde no se distinguen algunas estructuras características de una falange, como son sus carillas articulares distales (Figura 3.28 C). Además, la faceta articular proximal para el trapecio-metacarpiano I es cóncava y con un surco medio poco acentuado (Figura 3.28 D). En *Catonyx tarijensis*, *Catonyx cuvieri* y *Valgipes bucklandi* la falange proximal del dedo no está atrofiada, al igual que tampoco el resto de él (Winge, 1915; Cuenca Anaya, 1995).

Además este dedo carece de falange ungueal como ha sido mencionado previamente por varios autores (e.g. Burmeister, 1881; 1878; Ameghino, 1889; Miño-Boilini, 2012, entre otros). En otros escelidoterinos en los que se conoce el esqueleto de la mano, se encuentra una falange ungueal en este dígito. Esto incluye a *C. tarijensis* (Cuenca Anaya, 1995; Pascual *et al.* 1966; Miño-Boilini, 2012), *C. chiliense* (Miño-Boilini, 2012; Hoffstetter, 1952), *C. cuvieri* (Winge, 1915; Cartelle *et al.* 2009; Miño-Boilini, 2012), *V. bucklandi* (Winge, 1915; Cartelle *et al.* 2009; Miño-Boilini, 2012); y *Proscelidodon* (McDonald, 1987). Se han descrito variaciones en la falange ungueal de las especies que lo presentan: en *C. cuvieri* es recta y aplanada dorso-palmarmente (Winge, 1915; Cartelle *et al.* 2009), en *C. tarijensis* es curvada palmarmente y aplanada dorso-palmarmente (Cuenca Anaya, 1995), y en *V. bucklandi* es comprimida lateralmente y curvada palmarmente (Cartelle *et al.* 2009)

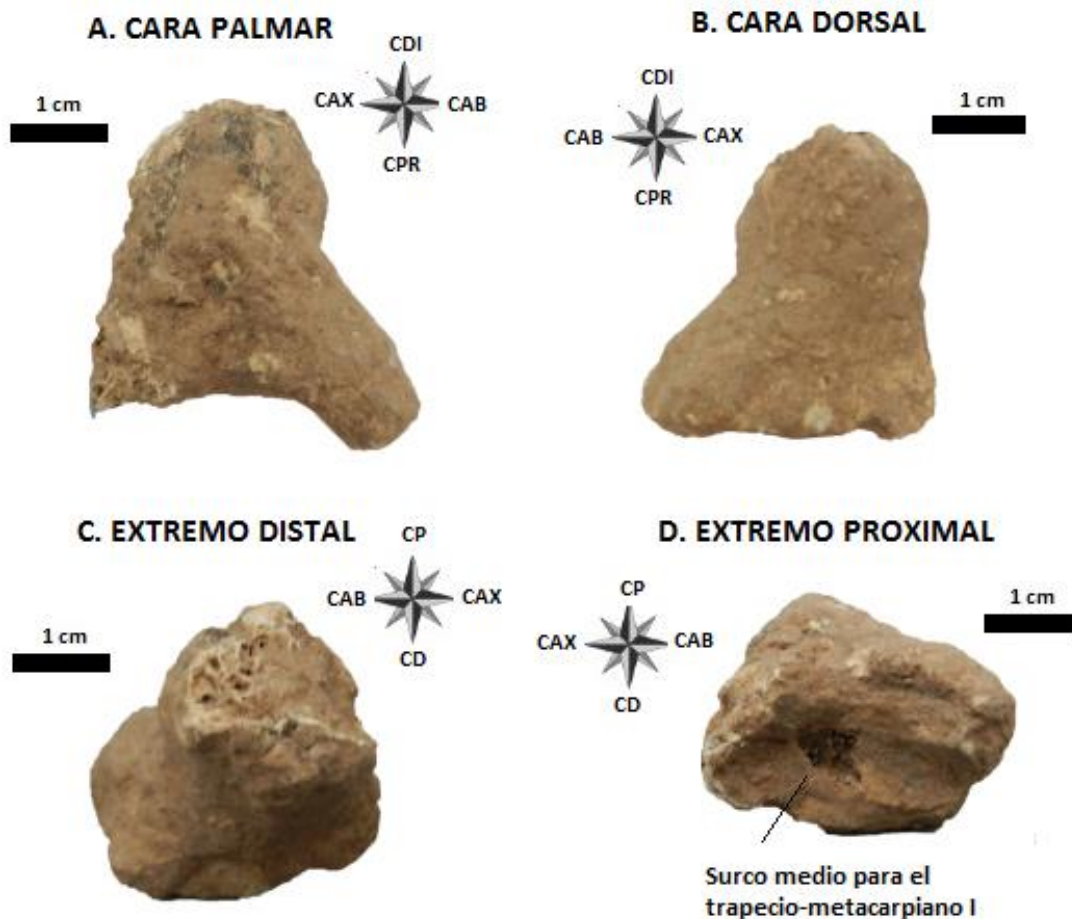


FIGURA 3.28. Diferentes vistas de la falange 1 del dígito I CORD PZ 4586. **A.** Cara palmar. **B.** Cara dorsal. **C.** Extremo distal. **D.** Extremo proximal mostrando la faceta articular para el trapecio-metacarpiano I. Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso, aunque no hay un límite muy claro entre ellas. Abreviaturas: CP: cara palmar; CD: cara dorsal; CAX: cara axial; CAB: cara abaxial; CPR: cara proximal; CDI: cara distal.

Dígito II

Este dedo está bien desarrollado, como en otros escelidoterinos. Se encuentra formado por una falange proximal, una falange intermedia y una falange ungueal que lleva un proceso unguicular. El ejemplar CORD PZ 4586 conserva sólo la falange ungueal (Figura 3.29) mientras que CORD PZ 4464 conserva las tres falanges de este dedo (Figura 3.2). La falange ungueal de CORD PZ 4464 se encuentra fragmentada, faltando la porción distal.

Según Cuenca Anaya (1995) las falanges proximal e intermedia de *Scelidotherium* están libres al igual que en *Catonyx tarijensis*. Esto no se pudo constatar en CORD PZ 4464 dado que los dos huesos están articulados entre sí y con los demás huesos de la mano, haciendo imposible distinguir si están o no fusionados. En *Valgipes bucklandi* estos dos

huesos pueden estar libres o fusionados, mientras que en *C. cuvieri* se da la misma condición que en *Scelidotherium* (Winge, 1915).

La falange ungueal de CORD PZ 4586 presenta en el extremo proximal dos concavidades paralelas y alargadas dorso-palmarmente para la articulación del extremo distal de la falange 2 (Figura 3.29 D) que posee dos estructuras circulares a modo de rodillo que permiten el movimiento de la falange ungueal. No se encontraron diferencias entre las especies de escelidoterinos para esta característica.

El proceso unguicular de la falange ungueal está aplanado dorso-palmarmente y levemente curvado palmarmente (Figura 3.29 A, B y C), y esto mismo ocurre en *C. tarijensis* (Cuenca Anaya, 1995). En contraste, en *C. cuvieri* este proceso está aplanado dorso-palmarmente pero es recto, no curvado (Winge, 1915; Cartelle *et al.* 2009). En *V. bucklandi* el proceso unguicular se encuentra comprimido axio-abaxialmente y está curvado palmarmente (Cartelle *et al.* 2009; Winge, 1915).

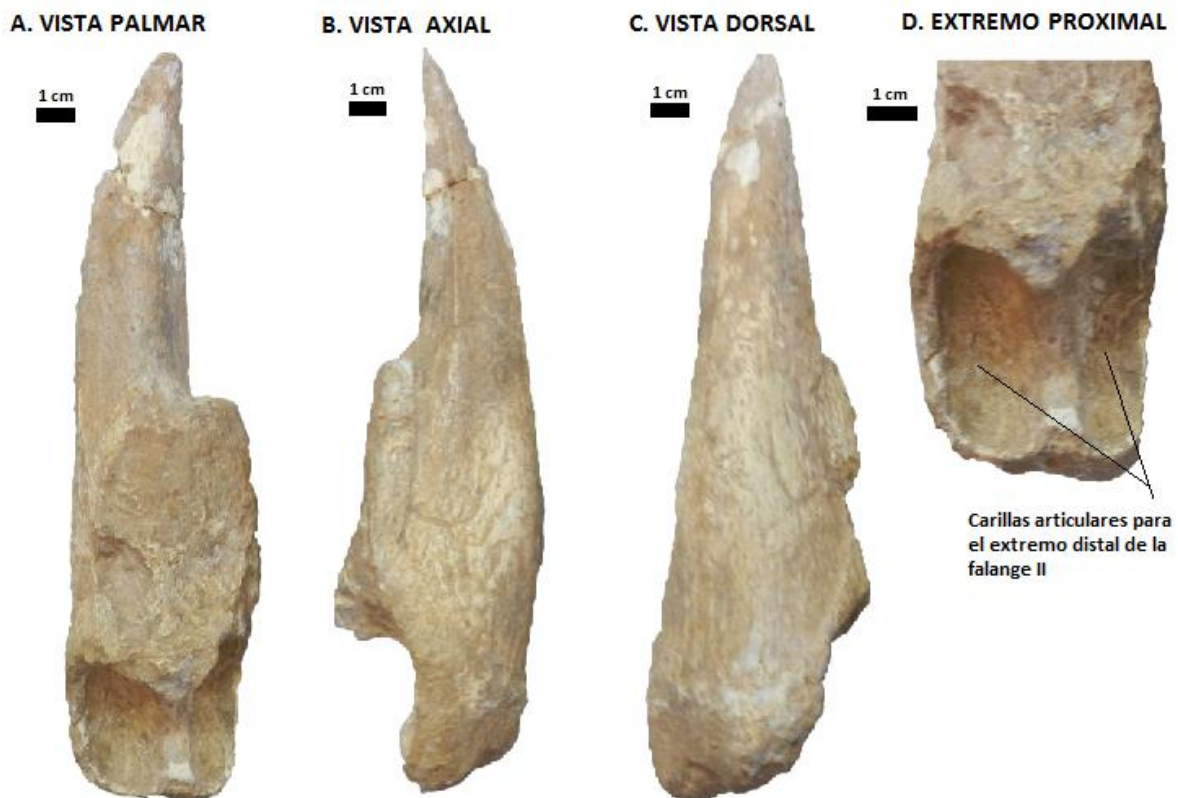


FIGURA 3.29. Diferentes vistas de la falange ungueal del dedo 2 de CORD PZ 4586. **A.** Vista palmar donde se observa el aplastamiento dorso-palmar del hueso. **B.** Vista axial. **C.** Vista dorsal. **D.** Extremo proximal en vista palmar mostrando las carillas articulares para el extremo distal de la falange II. Se muestra la escala de cada imagen.

Dígito III

Este dedo se encuentra bien desarrollado y junto con el dedo II son los más grandes de la mano. Está formado por una falange proximal, una falange intermedia y una falange ungueal. En CORD PZ 4464 las tres falanges están articuladas en la mano (Figura 3.2) mientras que en CORD PZ 4586, se encuentran libres (Figuras 3.30 y 3.31). Sin embargo, las falanges 1 y 2 de este ejemplar se hallan fusionadas entre sí.

En *Scelidotherium*, como en *Catonyx cuvieri*, la falange proximal puede estar fusionada con la falange intermedia o puede ser libre (Winge, 1915; Cartelle *et al.* 2009) En CORD PZ 4586 los dos huesos están fusionados (ver Figura 3.30) pero se los han descrito como libres en otros ejemplares (Winge, 1915) En *Valgipes bucklandi* los dos huesos están siempre fusionados (Winge, 1915; Cartelle *et al.* 2009). Cuenca Anaya (1995) describe a los dos huesos como libres tanto en *C. tarijensis* como en *Scelidotherium*.

La falange I de los ejemplares estudiados es achatada próximo distalmente (Figura 3.30 A y B). Posee en la cara proximal un surco medio acentuado con dos carillas laterales cóncavas para la articulación con el extremo distal del metacarpiano III (Figura 3.30 D) mientras que en la cara distal también hay un surco medio con dos superficies convexas a los costados (Cuenca Anaya, 1995). Sin embargo, la superficie distal no se expone en ninguno de los dos especímenes analizados. No se encontraron diferencias con el resto de escelidoterinos en la morfología de esta falange.

La falange 2 es más alargada próximo-distalmente que la falange 1 y posee un extremo distal característico con dos estructuras a modo de discos, paralelas, una axial y otra abaxial, con un surco entre ellas (Figura 3.30 C). Estas estructuras recuerdan un “rodillo” sobre el cual se mueve la falange ungueal con la que articula. En el extremo proximal, esta falange presenta una cresta media y dos carillas cóncavas a los costados. No se encontraron diferencias con el resto de escelidoterinos en la morfología de esta falange.

La falange ungueal de este dedo, como el del dedo anterior, presenta en el extremo proximal dos carillas articulares cóncavas para la articulación del extremo distal de la falange 2 (Figura 3.31 D). Lo mismo sucede en otros escelidoterinos, no habiéndose encontrado diferencias para esta característica.

El proceso unguicular de la falange ungueal está aplanado dorso-palmarmente y levemente curvado palmarmente (Figura 3.31 A, B y C), lo cual es compartido por *C. tarijensis* (Cuenca Anaya, 1995). En contraste, en *C. cuvieri* este proceso está aplanado dorso-palmarmente pero es recto (Winge, 1915; Cartelle *et al.* 2009) mientras que por otra

parte en *Valgipes bucklandi* es comprimido axio-abaxialmente y curvado palmarmente (Cartelle *et al.* 2009; Winge, 1915).

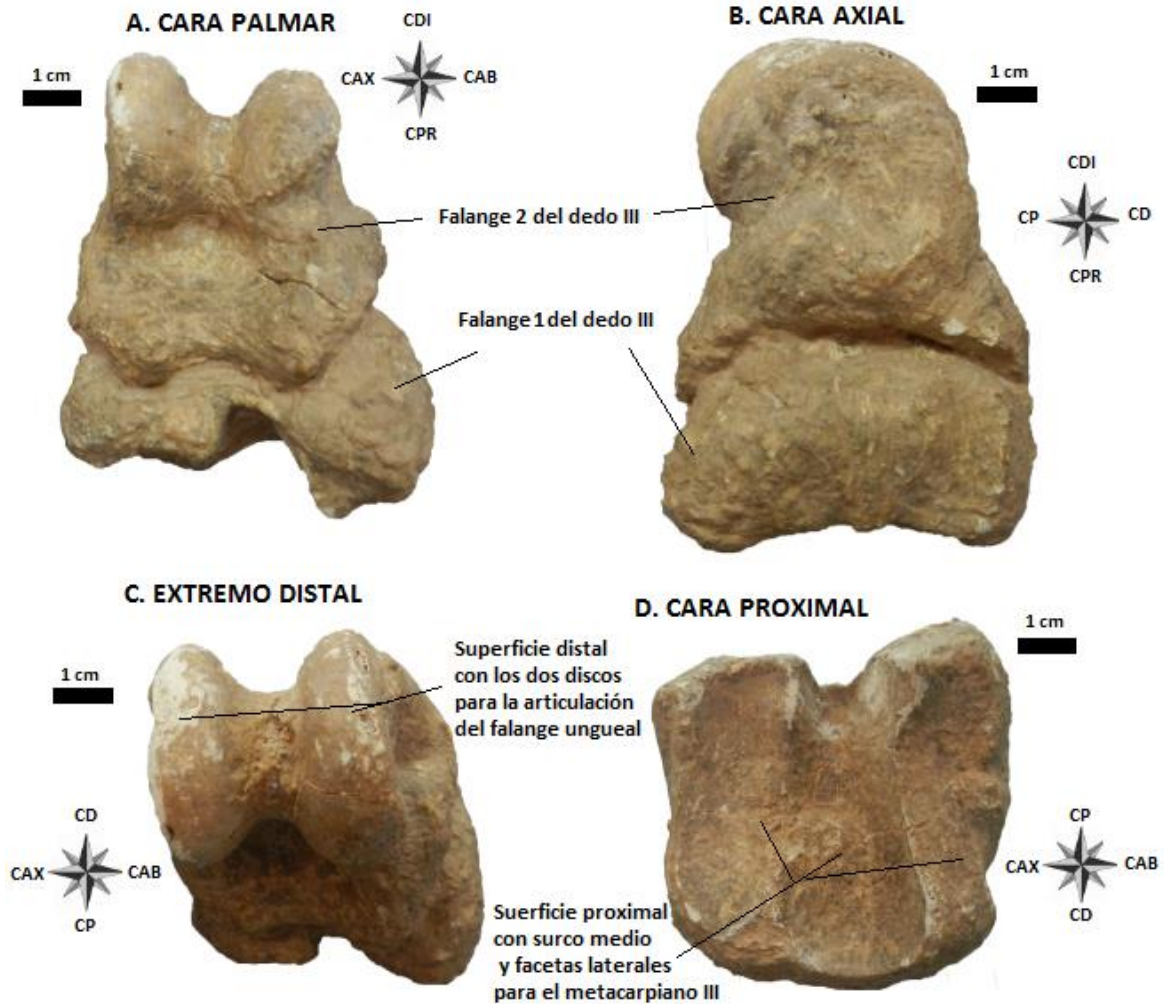


FIGURA 3.30. Diferentes vistas de las falanges 1 y 2 del dedo 3 fusionadas de CORD PZ 4586. **A y B.** Caras palmar y axial respectivamente donde se ve el límite entre las dos falanges. **C.** Extremo distal de la falange 2 con los dos discos paralelos para la articulación con la falange ungual. **D.** Cara proximal de la falange 1 donde se ven las superficie articulares para el metacarpiano III (surco medio con facetas cóncavas a los costados) Se muestra la escala de cada imagen y la posición de las restantes caras del hueso. Abreviaturas: CP: cara palmar; CD: cara dorsal; CAX: cara axial; CAB: cara abaxial; CPR: cara proximal; CDI: cara distal.

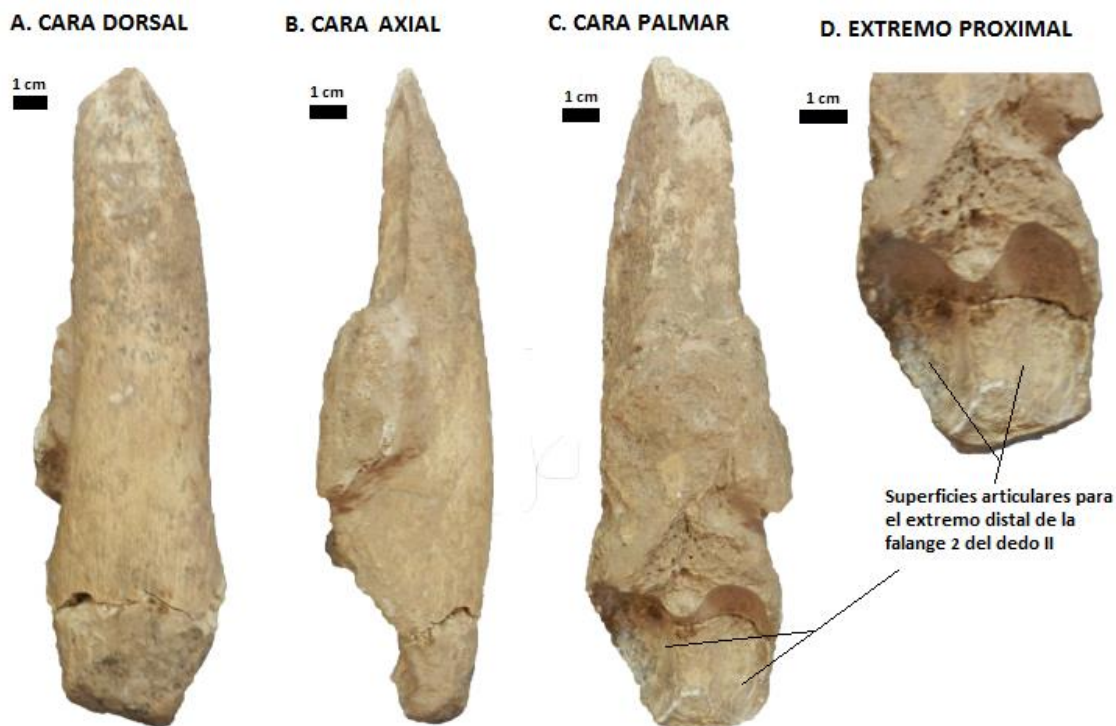


FIGURA 3.31. Diferentes vistas de la falange ungueal del dedo III de CORD PZ 4586. **A.** Cara dorsal. **B.** Cara axial. **C.** Cara palmar donde se ve las superficies articulares proximales. **D.** Extremo proximal donde se muestran las dos carillas articulares cóncavas para la falange 2 del dedo II. Se muestra la escala de cada imagen.

Dígito IV

El dedo IV junto con el dedo V son más cortos y estrechos que los dedos II y III. Estos dos dígitos sólo se conservan en el ejemplar CORD PZ 4464, en el que se encuentran articulados con el resto de huesos de la mano (Figura 3.2).

Está formado por una falange proximal y una falange intermedia fusionada con la falange ungueal. Esta última carece del proceso unguicular característico de las falanges ungueales de los dígitos II y III, sólo quedando la base. Esta condición ha sido reportada previamente por numerosos autores como Burmeister (1878; 1881), Ameghino (1889), Winge (1915) y Miño-Boilini (2012). Esta fusión de las dos falanges también está presente en *Catonyx cuvieri* (Winge, 1915; Miño-Boilini, 2012) y en *Valgipes bucklandi* (Winge, 1915; Miño-Boilini, 2012), pero no así en *C. tarijensis* en el que se observa que la falange 3 está reducida a un pequeño nódulo separado de la falange 2 (Cuenca Anaya, 1995).

Debido a que las falanges del dígito IV se encuentra articuladas entre sí y con el resto de la mano, no se pueden observar las carillas articulares de las falanges. Así, las comparaciones hechas se basaron en la bibliografía disponible para *Scelidotherium* (e.g. Cuenca Anaya, 1995).

En *Scelidothorium*, la articulación entre la falange proximal y el complejo formado por la falange intermedia y la falange ungueal es plana, sin haber el característico surco medio en la falange proximal y cresta media en la falange intermedia (Cuenca Anaya, 1995), que se encuentran en la misma articulación en los dedos II y III. Esta misma característica se observa en *C. cuvieri* y *V. bucklandi* (Winge, 1915). En contraste, en *C. tarijensis* la articulación es convexa-cóncava: convexa y con un surco medio en la superficie distal de la falange proximal, y cóncava y con cresta media en la superficie proximal de la falange intermedia (Cuenca Anaya, 1995).

Dígito V

Este dedo sólo se conserva en CORD PZ 4464, notándose dos nódulos contiguos que corresponderían a las falanges 1 y 2 (Figura 3.2). Sin embargo son pocas las observaciones que se pudieron realizar dado que las carillas articulares no se exponen y que las falanges de este dedo están en contacto con las falanges del dedo IV, y por lo tanto parcialmente ocultas. Por ello muchas de las comparaciones se realizaron en base a la bibliografía disponible de *Scelidothorium* (e.g. Cuenca Anaya, 1995).

En *Scelidothorium* este dedo es más corto que el dedo IV y se encuentra formado por una sola estructura resultante de la fusión de las falanges 1, 2 y 3 (Cuenca Anaya, 1995; Winge, 1915). En CORD PZ 4464 se nota la presencia de dos estructuras que vendrían a ser las falanges 1 y 2 pero no es posible determinar si están fusionadas o no. En *Catonyx tarijensis*, si bien hay una reducción en el extremo distal del dedo, la falange 1 se encuentra libre de las otras dos falanges que están fusionadas (Cuenca Anaya, 1995), y la misma condición es compartida por *C. cuvieri* (Winge, 1915) y por *Valgipes bucklandi* (Winge, 1915). Esta fusión de las falanges 2 y 3 en una misma estructura puede ser considerada como la caracterización de “ausencia de la falange 3” que hacen Miño-Boilini (2012) para *C. cuvieri*, *V. bucklandi* y *S. leptcephalum*, y Burmeister (1878; 1881) y Ameghino (1889) para *S. leptcephalum*.

La fusión de las falanges 1, 2 y 3 en una sola estructura, a pesar de no haberse constatado en CORD PZ 4464, ha sido descrita por Cuenca Anaya (1995) y podría considerarse un carácter diagnóstico de *Scelidothorium* que permite diferenciarlo de otros escelidoterinos.

DIFERENCIAS ENCONTRADOS

Se identificaron 34 caracteres que diferencian la mano de *Scelidotherium* de la de algunos de los escelidoterinos que se pudieron analizar. Sin embargo, el número de caracteres que se identificaron en esas taxa no es el mismo en todos ellos, debido a que no en todos se han hallado los mismos huesos de la mano, al igual que las descripciones consultadas no tienen el mismo grado de complejidad (ver Tabla 1). También se han encontrado varias diferencias entre los escelidoterinos no *Scelidotherium* que se presentan en la Tabla 2.

TAXA	N° de caracteres codificados	N° de diferencias con <i>Scelidotherium</i>
<i>Catonyx cuvieri</i>	34	11
<i>Catonyx tarijensis</i>	32	7
<i>Catonyx chiliense</i>	3	2
<i>Valgipes bucklandi</i>	30	20
<i>Proscelidodon gracillimus</i>	10	10

TABLA 1. Comparación entre el número de caracteres codificados para cada escelidoterino. También se muestra el número de caracteres en los que se diferencian con *Scelidotherium*.

Semejanzas y Diferencias entre escelidoterinos					
	<i>Catonyx cuvieri</i> (34)	<i>Catonyx tarijensis</i> (32)	<i>Catonyx chiliense</i> (3)	<i>Valgipes bucklandi</i> (30)	<i>Proscelidodon gracillimus</i> (10)
<i>Catonyx cuvieri</i> (34)	-	22	2	8	2
<i>Catonyx tarijensis</i> (32)	7	-	1	19	7
<i>Catonyx chiliense</i> (3)	2	2	-	10	2
<i>Valgipes bucklandi</i> (30)	7	0	0	17	8
<i>Proscelidodon gracillimus</i> (10)	2	2	0	2	2
	1	0	-	0	0
	8	10	2	-	5
	19	17	0	-	1
	2	2	2	5	-
	7	8	0	1	-

TABLA 2. N° de caracteres en los que se diferencian y asemejan los escelidoterinos analizados entre sí (salvo *Scelidotherium*). En de cada celda, el n° de arriba es el de semejanzas y el de abajo el de diferencias.

Por último, también se identificaron 20 caracteres que diferencian la mano de *Scelidotherium* de alguno de los taxa usados como grupos externos en uno de los análisis filogenéticos (*Pseudopreotherium confusum* y *Mylodon darwini*).

3.2 Análisis Filogenético

ANÁLISIS FILOGENÉTICO 1 (CON CARACTERES MANUALES EXCLUSIVAMENTE)

Se llevaron a cabo dos análisis filogenéticos en este trabajo. El primero se realizó con los caracteres encontrados en el estudio de las manos de *Scelidotherium* y en el segundo se unió los caracteres del primer análisis con los caracteres cráneo-dentales, mandibulares y postcraneales usados por otros autores, más precisamente por McDonald & Perea (2002), Corona (2012) y Miño-Boilini (2012).

El primer análisis se efectuó usando ocho taxa, de los cuales seis corresponden al grupo interno o “ingroup” y dos, al grupo externo u “outgroup”. El grupo interno incluye a aquellos taxa con los que se pudo comparar las manos de *Scelidotherium* presentes en el Museo, así como al propio *Scelidotherium*. Esos otros taxa son: *Catonyx tarijensis*, *C. cuvieri*, *C. chiliense*, *Valgipes bucklandi* y *Proscelidodon gracillimus*. Los grupos externos son *Mylodon darwini* y *Pseudopreotherium confusum*.

Del estudio comparativo de las manos de *Scelidotherium* con los taxa mencionados se encontraron 54 caracteres en los que se diferencia, de los cuales solamente dos han sido utilizados en análisis previos por otros autores: la presencia/ausencia de falange ungueal en el dedo I, y la presencia/ausencia de articulación entre el unciforme y el metacarpiano V. A continuación se listan los caracteres utilizados en el análisis.

LISTA DE CARACTERES CON SUS ESTADOS

- **Carácter 0: Contacto entre las superficies proximal y distal del escafoides por la parte dorsal del hueso (reducción de la superficie dorsal).**

Codificación:

0: Ausente (las dos superficies están separadas).

1: Presente.

- **Carácter 1: Extensión de la faceta para el trapezoide en el escafoides hasta el borde palmar de la cara distal.**

Codificación:

0: Ausente (no llega hasta el borde palmar).

1: Presente (sí llega hasta el borde palmar).

• **Carácter 2: Numero de facetas de articulación entre el escafoides y el magno.**

Codificación:

0: Una.

1: Dos.

• **Carácter 3: Numero de facetas de articulación entre el escafoides y el semilunar.**

Codificación:

0: Una.

1: Dos.

• **Carácter 4: Extensión de la articulación entre escafoides y semilunar sobre las caras lateral y medial de esos elementos respectivamente.**

Codificación:

0: Restringida a las cercanías de los bordes proximal y distal.

1: Ocupa alrededor de la mitad proximal de la cara.

• **Carácter 5: Contacto entre las facetas articulares para el trapezoide y para el trapecio-metacarpiano I en el escafoides.**

Codificación:

0: Ausente (ambas facetas están separadas).

1: Presente.

• **Carácter 6: Forma de la articulación escafoides-magno.**

Codificación:

0: Cóncavo-convexa (siendo cóncava la faceta articular del escafoides y convexa la del magno).

1: Convexo-cóncava (siendo convexa la faceta articular del escafoides y cóncava la del magno).

• **Carácter 7: Contacto entre las facetas articulares para el radio y para el unciforme en el semilunar.**

Codificación:

0: Ausente (facetas separadas).

1: Presente.

• **Carácter 8: Forma de la articulación semilunar-magno**

Codificación:

0: Cóncavo-convexa (siendo cóncava la faceta articular del semilunar y convexa la del magno).

1: Sigmoidea (en el semilunar la faceta es convexa en la porción dorsal y cóncava en la porción palmar; mientras que en el magno se da la morfología contraria y complementaria).

• **Carácter 9: Diferencia de ancho medio-lateral entre las porciones dorsal y palmar de la faceta para el magno en el semilunar.**

Codificación:

0: La porción dorsal es más ancha que la porción palmar.

1: La porción palmar es más ancha que la porción dorsal.

• **Carácter 10: Extensión dorso-palmar de la articulación entre unciforme y semilunar sobre las caras medial y lateral de esos huesos respectivamente.**

Codificación:

0: La articulación se extiende desde el borde dorsal hasta el borde palmar.

1: La articulación se extiende en la mitad palmar de la superficie del hueso.

• **Carácter 11: Numero de facetas de articulación entre el magno y el trapecoide.**

Codificación:

0: Una.

1: Dos.

• **Carácter 12: Forma de la articulación magno-unciforme.**

Codificación:

0: Sigmoidea (en el magno la faceta articular es cóncava en la porción palmar y convexa en la porción dorsal; y en el unciforme se da la morfología complementaria)

1: No sigmoidea

- **Carácter 13: Grado de separación entre las facetas para el metacarpiano II y para el metacarpiano III en el magno** (*Este carácter fue tratado como aditivo, siendo los puntos extremos el estado 0 y el estado 2*).

Codificación:

- 0: Facetas separadas sólo en el medio.
- 1: Facetas separadas en la mitad palmar.
- 2: Facetas separadas en toda su extensión.

- **Carácter 14: Presencia de parte de la faceta para el semilunar sobre la cara medial del unciforme.**

Codificación:

- 0: Ausente (la faceta no se extiende sobre esta cara).
- 1: Presente (la faceta se extiende en grado variable sobre esta cara).

- **Carácter 15: Contacto entre las facetas para el piramidal y para el magno en el unciforme.**

Codificación:

- 0: Ausente (no están en contacto).
- 1: Presente.

- **Carácter 16: Grado de desarrollo de la articulación entre el trapecio-metacarpiano I y el falange proximal del dedo I.**

Codificación:

- 0: Poco desarrollada o atrofiada (entendiéndose como pequeña, sin ocupar la totalidad de la cara distal del hueso y poco funcional, dado que limita el movimiento de la falange).
- 1: Bien desarrollada (entendiéndose como grande, ocupando la totalidad del extremo distal, convexa y funcional).

- **Carácter 17: Extensión dorso-palmar de la articulación entre el magno y el metacarpiano II.**

Codificación:

- 0: Abarca tanto en la mitad dorsal como en la mitad palmar de los huesos.
- 1: Abarca sólo la mitad palmar.

- **Carácter 18: Diferencia de ancho entre el extremo dorsal y el extremo palmar de la cresta media del metacarpiano II.**

Codificación:

0: Ambos extremos del mismo ancho.

1: Extremo dorsal más ancho que el extremo palmar.

- **Carácter 19: Contacto entre las facetas para el metacarpiano III y para el trapecoide en el metacarpiano II.**

Codificación:

0: Presente.

1: Ausente (están separados).

- **Carácter 20: Escotadura en los bordes axial y abaxial de las facetas articulares axial y abaxial (respectivamente) adyacentes a la cresta media de la superficie distal del metacarpiano II.**

Codificación:

0: Ausente.

1: Presente.

- **Carácter 21: Contacto entre las facetas para el unciforme y para el magno en el metacarpiano III.**

Codificación:

0: Ausencia (facetas separadas).

1: Presencia.

- **Carácter 22: Numero de facetas de articulación entre el unciforme y el metacarpiano III.**

Codificación:

0: Una.

1: Dos.

- **Carácter 23: Posición de la faceta para el metacarpiano IV en el metacarpiano III.**

Codificación:

0: En la cara axial del hueso.

1: En la cara proximal del hueso.

• **Carácter 24: Contacto entre las facetas para el unciforme y para el metacarpiano V en el metacarpiano IV.**

Codificación:

0: Ausente (facetas separadas).

1: Presente.

• **Carácter 25: Cresta media en la superficie articular distal del metacarpiano V.**

Codificación:

0: Ausente.

1: Presente.

• **Carácter 26: Forma de la articulación entre el metacarpiano IV y el metacarpiano V.**

Codificación:

0: Plana.

1: No plana (pudiendo ser cóncava o convexa en alguna parte).

• **Carácter 27: Articulación entre el unciforme y el metacarpiano V.**

Codificación:

0: Ausente.

1: Presente.

• **Carácter 28: Fusión de la falange proximal al complejo co-osificado formado por la falange intermedia y la falange ungueal del dígito V**

Codificación:

0: Presente (falanges fusionadas en una sola estructura).

1: Ausente.

• **Carácter 29: Fusión de las falanges intermedia y ungueal del dígito IV.**

Codificación:

0: Presente (fusionados en una sola estructura).

1: Ausente.

- **Carácter 30: Articulación entre la falange proximal y la falange intermedia del dígito IV con surco medio en la cara distal del primero y cresta media en la cara proximal del segundo**

Codificación:

0: Ausente.

1: Presente.

- **Carácter 31: Relación entre dimensiones dorsopalmar y axioabaxial en las falanges ungueales de los dígitos II y III.**

Codificación:

0: Falanges aplanadas dorsopalmarmente.

1: Falanges comprimidas axioabaxialmente.

- **Carácter 32: Curvatura palmar de las falanges ungueales de los dígitos II y III.**

Codificación:

0: Ausente.

1: Presente.

- **Carácter 33: Fusión de las falanges proximal e intermedia del dígito III.**

Codificación:

0: Ausente (no fusionados).

1: Presente.

- **Carácter 34: Atrofia de la falange proximal del dígito I**

Codificación:

0: Presente (falange atrofiada).

1: Ausente.

- **Carácter 35: Falange ungueal en el dígito I.**

Codificación:

0: Ausente.

1: Presente.

• **Carácter 36: Posición de la faceta para el cuneiforme en el semilunar.**

Codificación:

0: En la cara lateral del hueso.

1: En la cara distal del hueso.

• **Carácter 37: Posición de la faceta para el magno en el semilunar.**

Codificación:

0: En la cara distal del hueso.

1: En la cara medial del hueso.

• **Carácter 38: Forma de la faceta articular para la ulna en el cuneiforme.**

Codificación:

0: Plana.

1: En forma de silla de montar (convexa dorso-palmarmente y cóncava medio-lateralmente).

• **Carácter 39: Ubicación de la faceta para el semilunar en un proceso de la cara medial en el cuneiforme.**

Codificación:

0: Ausente.

1: Presente.

• **Carácter 40: Articulación entre el cuneiforme y el metacarpiano V.**

Codificación:

0: Ausente.

1: Presente.

• **Carácter 41: Articulación entre el pisiforme y la ulna.**

Codificación:

0: Ausente.

1: Presente.

- **Carácter 42: Grado de extensión dorso-palmar de la faceta para el escafoides sobre la cara proximal-medial del magno.**

Codificación:

- 0: Se extiende desde el borde dorsal hasta el borde palmar de la superficie proximal.
- 1: No alcanza el borde dorsal.

- **Carácter 43: Grado de extensión dorso-palmar de la faceta para el semilunar sobre la cara proximal del magno.**

Codificación:

- 0: Desde el borde dorsal hasta el borde palmar de la superficie.
- 1: No alcanza el borde dorsal de la superficie.

- **Carácter 44: Ubicación de la faceta para el trapecoide en una proyección en el magno.**

Codificación:

- 0: Ausente.
- 1: Presente.

- **Carácter 45: Numero de facetas de articulación entre el magno y el unciforme.**

Codificación:

- 0: Una.
- 1: Dos.

- **Carácter 46: Ubicación de la faceta para el unciforme en una proyección en el magno.**

Codificación:

- 0: Ausente.
- 1: Presente.

- **Carácter 47: Número de facetas de articulación entre el magno y el metacarpiano III.**

Codificación:

- 0: Una.
- 1: Dos.

• **Carácter 48: Ubicación de la faceta para el metacarpiano II en el magno.**

Codificación:

0: En la cara distal del hueso.

1: En la cara medial del hueso.

• **Carácter 49: Contacto entre las facetas para el metacarpiano II y para el trapezoide en el trapecio-metacarpiano I.**

Codificación:

0: Ausente.

1: Presente.

• **Carácter 50: Grado de extensión dorso-palmar de la articulación trapezoide-metacarpiano II.**

Codificación:

0: Abarca desde el borde dorsal hasta el borde palmar de las caras adyacentes de los huesos.

1: Abarca la mitad dorsal de las respectivas caras de los huesos.

• **Carácter 51: Contacto entre las facetas para el trapezoide y para el trapecio-metacarpiano I en el metacarpiano II.**

Codificación:

0: Ausente.

1: Presente.

• **Carácter 52: Prolongación de las facetas articulares distales del metacarpiano II sobre la superficie dorsal.**

Codificación

0: Ausente.

1: Presente.

• **Carácter 53: Contacto entre las facetas para el magno y para el metacarpiano III en el metacarpiano II.**

Codificación:

0: Ausente.

1: Presente.

De los 54 caracteres incluidos en el análisis se pueden distinguir tres tipos: caracteres cuya variación observada dentro del ingroup es potencialmente útil para determinar relaciones filogenéticas dentro de él, caracteres cuya variación observada dentro del ingroup no permite determinar relaciones filogenéticas, y caracteres que sólo muestran variación en comparación con los taxa del grupo externo.

- Los caracteres del primer tipo son aquellos en los que cada estado de carácter, excepto los correspondientes a estados intermedios en el caso de caracteres aditivos, se encuentran en 2 o más taxa, es decir que cada uno de sus estados es compartido por 2 o más escelidoterinos. En el caso de los estados intermedios, deben registrarse en al menos un taxón. Estos caracteres son filogenéticamente importantes dado que nos permiten agrupar a los taxa en diferentes clados, es decir, son los caracteres importantes para establecer relaciones de parentesco. Los caracteres de este tipo fueron lamentablemente escasos: caracteres 4, 8 y 9.

- Los caracteres del segundo tipo son aquellos en los que uno de los estados se encuentra en un solo taxón de escelidoterino. Son útiles para diferenciar un determinado taxón del resto de los taxa con los que está emparentado, es decir, sirven como características diagnósticas. Los caracteres de este tipo fueron los más abundantes: caracteres 0, 1, 2, 7, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35 y 50. En algunos de estos caracteres el estado de carácter único de un taxón de escelidoterino es compartido también por alguno de los taxa del grupo externo, por lo que puede ser filogenéticamente informativo, ya que puede tratarse de un estado plesiomórfico que desapareció en el resto de los escelidoterinos. Estos caracteres son los siguientes: 1, 11, 12, 16, 17, 19, 20, 22, 24, 25, 26 y 30.

En aquellos caracteres en los que un estado se encuentra sólo en un taxón del ingroup, y ninguno del outgroup, hay que tener en cuenta que muchas especies de escelidoterinos no se usaron en este análisis, por lo que no se puede asegurar tajantemente que los caracteres anteriores sean autapomorfías de un determinado taxón, pudiendo compartir la característica con algún escelidoterino no analizado aquí.

- Por otro lado tenemos caracteres que solo muestran variación con los grupos externos y no así dentro de los escelidoterinos. Estos caracteres son los siguientes: 3, 5, 6, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 51, 52 y 53.

Todos los caracteres se estructuraron en una matriz 8x54 (Figura 3.32). A todos se les asignó el mismo peso y fueron tratados como “no aditivos” o “desordenados”, a excepción del carácter 13 que sí fue utilizado como “aditivo” u “ordenado”. Los caracteres aditivos son aquellos en los que hay una serie de transformación entre los distintos estados del carácter, por ejemplo el carácter 13 tiene tres estados (0, 1 y 2) por lo que la serie de transformación es de 0 a 1 y de 1 a 2 o viceversa y sólo toma un paso en cada transformación. Mientras que la transformación directa de 0 a 2 implica dos pasos. Los caracteres no aditivos no siguen este lineamiento en las transformaciones de los estados.

En el caso de aquellos estados de carácter que no se pudo determinar en un taxón dado, ya sea porque no se preservó el material o porque no se encontró información sobre él en la bibliografía especializada, fueron codificados como “?”. A su vez se indicó como “-” aquellos caracteres no aplicables para un determinado taxón.

Para efectuar el análisis se usaron las especificaciones descritas anteriormente (en “Materiales y Métodos”) mientras que los árboles se enraizaron usando solamente a *Pseudopreotherium confusum* dado que es el taxón más basal de los dos usados como grupos externos.

Los árboles más parsimoniosos obtenidos fueron 17 (Figuras 3.33). Cada uno de esos árboles tuvo una longitud de 58 pasos. Los estadísticos obtenidos fueron: índice de consistencia (0,94) e índice de retención (0,86), indicando una baja cantidad de homoplasias en los árboles resultantes.

TAXÓN	CARACTERES																																																							
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53		
<i>Scelidotherium</i>	0	1	0	0/1	0	0/1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0/1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1		
<i>Catonyx cuvieri</i>	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0/1	1	1	0	0	?	?	0	0	?	?	0	0	0	0	0	1	1	?	0	1			
<i>Catonyx chiliense</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
<i>Catonyx tarijensis</i>	0	?	0	0/1	0	0/1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	?	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0/1	1	0	1			
<i>Valgipes bucklandi</i>	0	0	1	0	1	0	0	?	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	?	0/1	0/1	?	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
<i>Proscelidodon gracillimus</i>	?	?	?	0	1	?	?	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
<i>Pseudopreotherium confusum</i>	0	?	0	1	?	1	1	?	?	?	0	1	1	?	?	0	?	?	1	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			
<i>Mylodon darwini</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	-	2	0	0	0	1	1	0	0	-	1	0	1	0	0	1	1	?	1	?	?	?	0	?	?	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0

FIGURA 3.32. Matriz 8x54 utilizada en el Análisis Filogenético 1. Está compuesta solamente por caracteres osteológicos provenientes del esqueleto manual, e identificados en este trabajo, a excepción de los caracteres 27 y 35 que ya han sido utilizados en análisis filogenéticos previos.

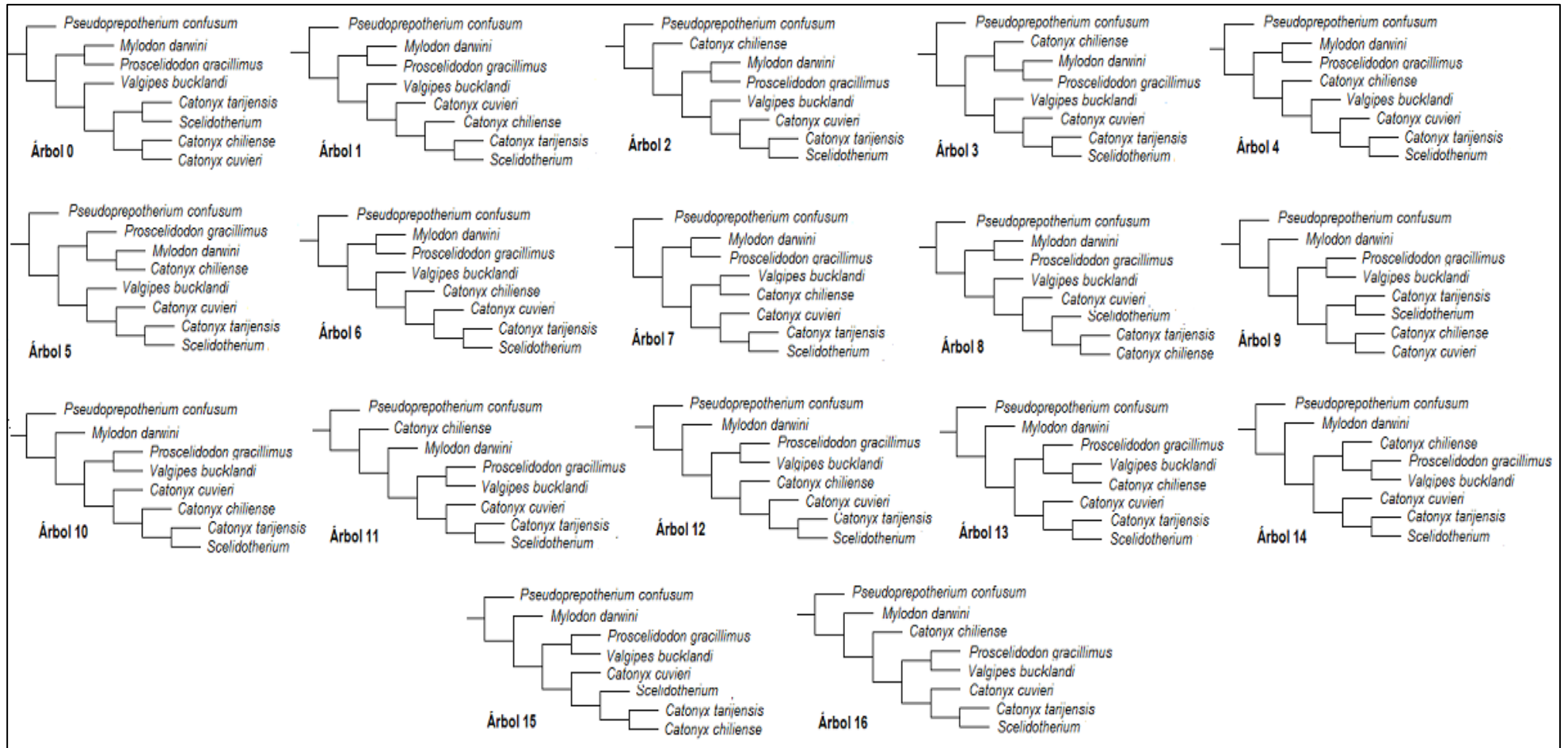


FIGURA 3.33. Árboles más parsimoniosos obtenidos en el análisis de las manos de *Scelidootherium*, usando a *Pseudopreotherium confusum* como grupo externo

Con los árboles obtenidos se calculó un árbol de consenso estricto y un árbol de consenso por mayorías, uno por cada grupo externo utilizado (ver Figuras 3.34). No se calculó el soporte estadístico ni el soporte de Bremer debido a que el árbol de consenso no resolvió ninguna relación entre el grupo interno.

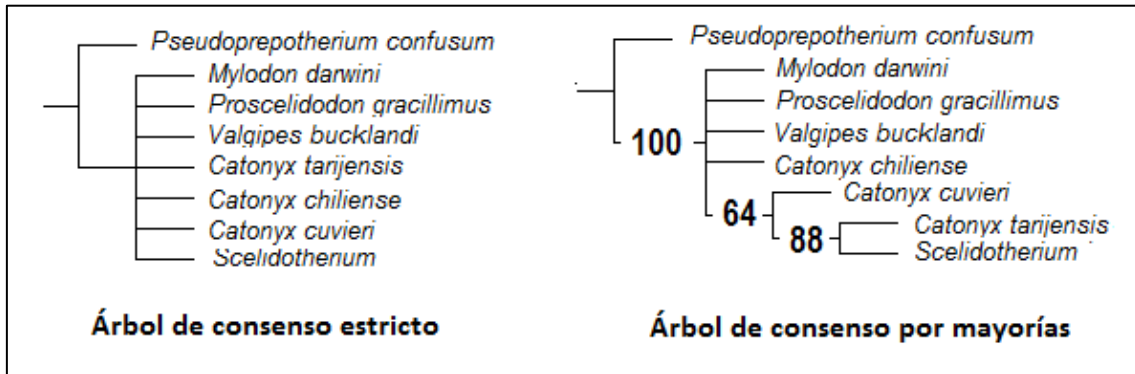


FIGURA 3.34. Árboles de consenso estricto y de consenso por mayorías, usando a *Pseudopreoptherium confusum* como grupo externo.

Como los árboles de consenso estricto no resolvieron ninguna relación entre los taxa, se usó el comando “Pruned trees” de TNT para buscar aquellos taxa inestables en cuanto a su posición en los árboles. *Catonyx chiliense* y *Proscelidodon gracillimus* fueron identificados como los más inestables. Al eliminar al primero se ganaron dos nodos: *Scelidotherium* forma un grupo junto a *Catonyx tarijensis* y este grupo forma otro nodo conjuntamente con *C. cuvieri*, quedando en una posición más cercana a la raíz *Valgipes bucklandi* y *Proscelidodon gracillimus* (Figura 3.35 A). Cuando se eliminó a posteriori también a *Proscelidodon gracillimus* se ganaron tres nodos: además de los dos anteriores, *Valgipes bucklandi* forma un nuevo clado con las otras especies, dejando en una posición basal a *Mylodon darwini* (Figura 3.35 B) Eliminando los dos taxa inestables se obtuvo un árbol de consenso reducido (Figura 3.36).

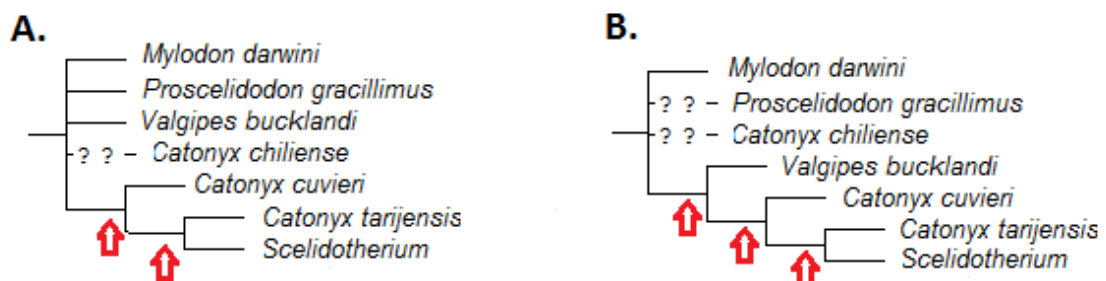


FIGURA 3.35. Nodos ganados pruneando el árbol de consenso estricto. **A.** Pruneando a *Catonyx chiliense* se ganan dos nodos: el formado por *C. tarijensis* y *Scelidotherium*, y el formado por esas dos taxa y *C. cuvieri*. **B.** Cuando se prunea también a *Proscelidodon gracillimus* se gana un nodo adicional quedando *Valgipes bucklandi* relacionado con los nodos anteriores.

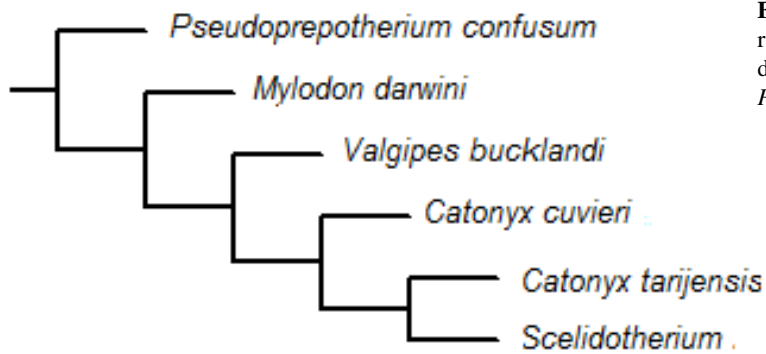


FIGURA 3.36. Árbol de consenso reducido resultando de la exclusión de *Catonyx chiliense* y *Proscelidodon gracillimus*.

Se calculó el soporte estadístico excluyendo a *Catonyx chiliense* y a *Proscelidodon gracillimus* del remuestreo de Bootstrap. Cada uno de los clados del grupo interno obtuvo un soporte mayor al 60% mientras que el clado con mayor soporte fue el formado por *C. cuvieri*, *C. tarijensis* y *Scelidotherium* con un 98% (Figura 3.37)

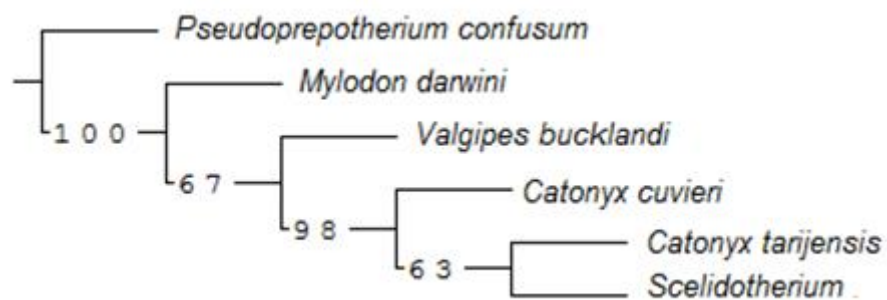


FIGURA 3.37. Soporte estadístico para el árbol de consenso reducido utilizando el método Bootstrap estándar con 1000 réplicas y frecuencias absolutas.

Determinación de apomorfías en el grupo interno

Utilizando el árbol de consenso reducido se mapearon las sinapomorfías que sustentan cada uno de los clados presentes (Figura 3.38) A su vez, también se determinaron y mapearon las posibles autapomorfías de cada uno de los taxa utilizados en este análisis, tanto los que se muestran en el árbol de consenso reducido como los que fueron excluidos a posteriori del mismo.

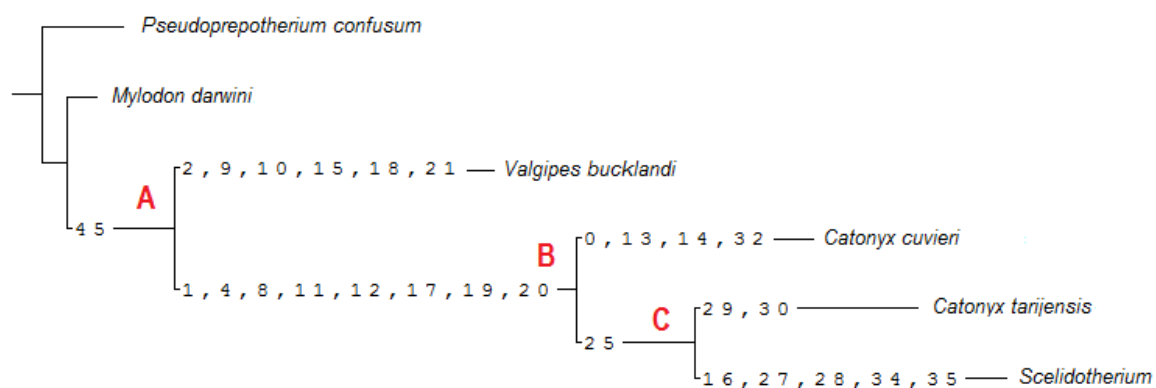


FIGURA 3.38. Árbol de consenso reducido mostrando las sinapomorfías que sustentan cada uno de los clados y las autapomorfías de cada uno de los taxa del grupo interno (se eliminó de la imagen las autapomorfías de *Mylodon darwini* dado que no es de interés en este trabajo) Las letras “A”, “B” y “C” representan los tres nodos presentes en este árbol, mientras que los números representan los caracteres que sustentan los clados o que presenta un taxón en particular.

Carácter 45 – Estado 0: *Un solo punto de articulación entre el unciforme y el magno.*

Nodo B: se encuentra soportado por 8 sinapomorfías.

Carácter 1 – Estado 1: *Extensión de la faceta para el trapecoide desde el borde dorsal hasta el borde palmar en la cara distal del escafoides.*

Carácter 4 – Estado 0: *Extensión de la articulación escafoides-semilunar solamente por los bordes proximal (y distal en el caso de *Scelidotherium*), no ocupando la mitad de sus respectivas caras.*

Carácter 8 – Estado 1: *Articulación semilunar-magno de morfología sigmoidea.*

Carácter 11 – Estado 0: *Una sola faceta de articulación entre el magno y el trapecoide.*

Carácter 12 – Estado 0: *Articulación magno-unciforme de morfología sigmoidea*

Carácter 17 – Estado 0: *Extensión de la articulación magno-metacarpiano II tanto en la mitad palmar como en la mitad dorsal de sus respectivas caras.*

Carácter 19 – Estado 1: *Ausencia de contacto entre las facetas para el metacarpiano III y para el trapecoide en el metacarpiano II.*

Carácter 20 – Estado 1: *Presencia de escotadura media en las facetas articulares laterales de la superficie distal del metacarpiano II.*

Nodo C: está sustentado por una sola sinapomorfía.

Carácter 25 – Estado 1: *Presencia de remanentes de cresta media en la superficie articular distal del metacarpiano V.*

-Posibles Autapomorfías-

- ***Scelidotherium***: se encontraron cinco caracteres posiblemente autapomórficos.
 - Carácter 16 – Estado 0**: *Articulación entre el trapecio-metacarpiano I y la falange I del dedo I atrofiada.*
 - Carácter 27 – estado 0**: *Ausencia de articulación entre el unciforme y el metacarpiano V.*
 - Carácter 28 – estado 0**: *Fusión de las tres falanges del dedo V en una sola estructura.*
 - Carácter 34 – estado 0**: *Atrofia de falange I del dedo I.*
 - Carácter 35 – estado 0**: *Ausencia de falange ungueal en el dedo I.*
- ***Catonyx cuvieri***: cuatro caracteres posiblemente autapomórficos fueron encontrados.
 - Carácter 0 – estado 1**: *Contacto entre las superficies proximal y distal del escafoides por la parte dorsal del hueso debido a la reducción de la superficie dorsal.*
 - Carácter 13 – estado 0**: *Separación solo en el medio entre las facetas para el metacarpiano II y para el metacarpiano III en el magno.*
 - Carácter 14 – estado 1**: *Extensión de la faceta para el semilunar por la cara medial en el unciforme.*
 - Carácter 32 – estado 0**: *Falanges ungueales recto, no curvados palmarmente.*
- ***Catonyx tarijensis***: dos posibles autapomorfías
 - Carácter 29 – estado 1**: *Falanges II y III del dedo 4 no fusionadas.*
 - Carácter 30 – estado 1**: *Presencia de surco medio/cresta media en la articulación entre falange I y falange II en el dedo IV.*
- ***Valgipes bucklandi***: este es el otro taxón con más autapomorfías encontradas, cinco en total.
 - Carácter 2 – estado 1**: *Dos puntos de articulación entre el magno y el escafoides.*
 - Carácter 10 – estado 1**: *Articulación unciforme-semilunar sólo extendido en la porción palmar de sus caras respectivas.*

-Carácter 15 – estado 1: *Contacto entre las facetas articulares para el cuneiforme y para el magno en el unciforme.*

-Carácter 18 – estado 0: *Extremo dorsal y palmar de la cresta media de la superficie articular distal del metacarpiano II del mismo ancho.*

-Carácter 21 – estado 0: *Facetas para el magno y para el unciforme separadas en el metacarpiano III*

-Otros caracteres únicos, posiblemente autapomórficos-

- ***Proscelidodon gracillimus:*** dos caracteres diferencian a este taxón del resto y pueden por lo tanto representar autapomorfías por no encontrarse en otros taxa del ingroup o del outgroup.

-Carácter 7 – estado 1: *Contacto entre las facetas articulares para el radio y para el unciforme en el semilunar.*

-Carácter 23 – estado 1: *Faceta para el metacarpiano IV en el metacarpiano III ubicada en la cara proximal.*

El mapeo de las sinapomorfías y autapomorfías recién descrito se realizó en base al árbol de consenso reducido como se dijo anteriormente, por ello su solidez a la hora de soportar clados no es grande. Existen árboles igual de parsimoniosos que muestran otras relaciones con sus propias sinapomorfías. El árbol de consenso estricto al no resolver alguna relación tampoco establece claramente cuáles caracteres ayudan a construir las relaciones filogenéticas. Sin embargo, hay clados que aparecen con mayor frecuencia que otros, como lo muestra el árbol de consenso por mayorías, al igual que hay taxa con posiciones más variables que otros. Por ello, las sinapomorfías encontradas deben ser tomadas como “posibles” apomorfías de la mano que ayudan a establecer clados particulares entre los escelidoterinos estudiados, pero no como los caracteres definitivos de cualquier grupo o taxón analizado.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO 2 (INCLUYE CARACTERES PROPUESTOS POR OTROS AUTORES)

A partir de los resultados anteriores se realizó un nuevo análisis filogenético con los caracteres de las manos encontrados en este trabajo y los caracteres cráneo-dentales, mandibulares y postcraneales usados en análisis previos (e.g. McDonald & Perea, 2002; Cartelle *et al.*, 2009; Corona, 2012; Miño-Boilini, 2012). Sin embargo, no se utilizaron los 54 caracteres manuales encontrados, sino que sólo se emplearon aquellos caracteres de importancia filogenética, entiéndase aquellos caracteres cuyos estados permiten agrupar dos o más escelidoterinos por un lado y dos o más por el otro (excepto para el caso de los estados intermedios en el caso de caracteres aditivos, en los que pueden ser uno o más). Así, sólo tres caracteres fueron utilizados (caracteres 4, 8 y 9 del análisis anterior). Los únicos caracteres autapomórficos y no de importancia filogenética incluidos son los caracteres 27 y 35 del análisis anterior (articulación entre el metacarpiano V y el unciforme, y presencia/ausencia de falange ungueal en el dedo I respectivamente), ya que son los dos caracteres de la mano que han sido utilizados en estudios previos (e.g. McDonald y Perea, 2002; Corona, 2012; Miño-Boilini, 2012).

Entonces, los caracteres del análisis anterior utilizados fueron:

- *Extensión de la articulación escafoides-semilunar sobre las caras lateral-medial respectivamente*
- *Forma de la articulación semilunar-magno*
- *Diferencia de ancho entre las porciones dorsal y palmar de la faceta para el magno en el semilunar*
- *Falange ungueal en el dedo I*
- *Articulación entre el unciforme y el metacarpiano V*

Se mantuvo la misma codificación que en el análisis anterior para estos caracteres.

En el caso de los caracteres cráneo-dentales y postcraneales utilizados, los mismo fueron tomados del trabajo de Corona (2012) cuya matriz es una versión modificada de las de McDonald y Perea (2002) y Cartelle *et al.* (2009), y del trabajo de Miño-Boilini (2012). Cabe mencionar que muchos de los caracteres de estos trabajos se repiten por lo que se tuvo especial cuidado en comparar las codificaciones para que no discreparan. En el caso que sí lo hicieran, se optó por la codificación de una u otra matriz con las justificaciones

correspondientes en cada caso. También cuando fue posible se agregó nueva información a los caracteres tomados a partir de otras publicaciones.

Por otro lado, los taxa empleados fueron 12 siguiendo el trabajo de Miño-Boilini (2012) pero con la inclusión de *Proscelidodon gracillimus*. También se reunió a las especies *Scelidothorium leptocephalum* y *S. bravardi* en un solo taxón (*Scelidothorium*) debido a que algunos de los caracteres manuales que se estudiaron en el Museo de Paleontología (UNC) no han podido atribuirse a una especie en particular. Así, también se unificó los estados de esas dos especies para el resto de los caracteres utilizados.

Los caracteres se ordenaron según su posición anatómica, empezando por la cabeza y terminando por las patas traseras. A continuación se presenta la lista de caracteres usados; en el caso de los caracteres provenientes de estudios realizados por otros autores, se detalla la procedencia y las modificaciones que se les hayan realizado en este trabajo.

LISTA DE CARACTERES y ESTADOS

- **Carácter 0: Contorno del rostro en vista dorsal (Miño-Boilini, 2012: carácter 0).**
Codificación:
0: Subrectangular.
1: Subtriangular.

- **Carácter 1: Sección del rostro (Miño-Boilini, 2012: carácter 1).**
Codificación:
0: Subcircular.
1: Subtriangular.

- **Carácter 2: Relación del premaxilar con el maxilar (Miño-Boilini, 2012: carácter 5).**
Codificación:
0: Ausente.
1: Presente.

- **Carácter 3: Abultamiento de la caja craneana (McDonald y Perea, 2002: carácter 1).**

Codificación:

0: Presente

1: Ausente

- **Carácter 4: Abultamiento de los huesos frontales (McDonald y Perea, 2002: carácter 2).**

Codificación:

0: Presente.

1: Ausente.

- **Carácter 5: Extensión de los procesos laterales de los nasales (McDonald y Perea, 2002: carácter 3).**

Codificación:

0: Se extienden hasta el borde anterior del maxilar.

1: Se extienden más anteriormente.

- **Carácter 6: Posición de la sutura entre el maxilar y el palatino (Modificado de McDonald y Perea, 2002: caracteres 4 y 5).**

Codificación:

0: A nivel del Mf2-Mf3.

1: A nivel del Mf3.

2: A nivel del Mf3-Mf4.

Aquí se unificó en un solo carácter aditivo con tres estados los dos caracteres binarios utilizado por McDonald y Perea (2002). Se usaron las codificaciones del trabajo de Corona (2012) debido a que ella realizó cambios respecto a la matriz de McDonald y Perea (2002). Miño-Boilini (2012) también unifica en un solo carácter con dos estados los caracteres 4 y 5 de McDonald y Perea (2002), reduciendo la información disponible en comparación al trabajo de Corona (2012), por ello se prefirió utilizar este último.

- **Carácter 7: Surcos palatinos (Modificado de McDonald y Perea, 2002: caracteres 6 y 7).**

Codificación:

0: Ausentes.

1: Presentes.

*Este carácter fue modificado de la matriz de McDonald y Perea (2002). Se optó por unificar los dos caracteres de dicho trabajo y por reducir los estados a solo 2 (ausentes y presentes) debido a que no queda clara la definición de “surcos palatinos parciales” o “surcos palatinos leves” como se describen en los trabajos de McDonald y Perea (2002), y Corona (2012) respectivamente, y cuál es su diferencia con el estado de “surcos presentes” en dichos trabajos. Tampoco se siguió la codificación de Miño-Boilini (2012) que definió dos estados: “ausentes” y “extendidos a lo largo del paladar” debido a que se reduce la información por la presencia de surcos de menor extensión en algunas especies. Por lo tanto se consideró que aquellas especies codificadas como con “surcos leves” o “surcos presentes” según Corona (2012) presentan surcos palatinos, mientras que las codificadas como son “surcos ausentes” no los tienen. Se recodificó el estado de *Neonematherium flabellatum* dado que McDonald (1987) menciona que una de las diferencias entre el género *Neonematherium* y el género *Proscelidodon* es que el primero posee una cresta en el paladar mientras que el segundo presenta un surco. Para *Proscelidodon patrius* se codificó la presencia de surcos siguiendo el trabajo de Pujos et al. (2012) y la descripción de McDonald (1987). Para *Sybillitherium guenguelianum* se siguió la codificación de Miño-Boilini (2012).*

- **Carácter 8: Curvatura palatal (Modificado de McDonald y Perea, 2002: caracteres 8 y 9).**

Codificación:

0: Ausente.

1: Suave.

2: Bien desarrollada.

Este carácter aditivo con tres estados resulta de la unificación de los dos caracteres binario propuesto por McDonald y Perea (2022). No se usaron las codificaciones de Miño-Boilini (2012) para este carácter (carácter 4) porque los

estados propuestos por el autor son diferentes y por ende las codificaciones también.

- **Carácter 9: Dirección de las crestas temporales (McDonald y Perea, 2002: carácter 10).**

Codificación:

0: Paralelas manteniendo una distancia uniforme a lo largo de toda su longitud.

1: Divergen o convergen, no siendo paralelas.

- **Carácter 10: Longitud de la porción prementaria del paladar respecto a la longitud de la serie dentaria (McDonald y Perea, 2002: carácter 11).**

Codificación:

0: De menor longitud.

1: De mayor longitud.

*Este carácter se tomó sin modificaciones de los trabajos de Corona (2012) y Miño-Boilini (2012) ya que coinciden en sus codificaciones, salvo para *Scelidotheridium parodii*, en cuyo caso se usó la codificación de Miño-Boilini ("0") dado que el autor describe en su trabajo nuevo material asignado a esta especie.*

- **Carácter 11: Cresta media en el basiesfenoides (McDonald y Perea, 2002: carácter 12).**

Codificación:

0: Ausente.

1: Presente.

- **Carácter 12: Surco entre el proceso paraoccipital y la apófisis mastoides (McDonald y Perea, 2002: carácter 13).**

Codificación:

0: Presente.

1: Ausente.

- **Carácter 13: Quilla en la sínfisis mandibular (McDonald y Perea, 2002: carácter 14).**

Codificación:

0: Presente.

1: Ausente.

Para Valgipes bucklandi se usó la codificación de Miño-Boilini debido a que realiza una diagnosis enmendada del género con imágenes adjuntas.

En el caso de Scelidotherium el carácter es variable dado que en Scelidotherium leptcephalum no hay quilla mientras que en S. bravardi sí la hay (Miño-Boilini, 2012)

- **Carácter 14: Surco en la quilla de la sínfisis mandibular (Modificado de McDonald y Perea (2002): caracteres 15 y 16).**

Codificación:

0: Ausente.

1: Presente.

Este carácter conjuntamente con el carácter 15 corresponden a los caracteres binarios 15 y 16 de la matriz de McDonald y Perea (2002) pero con diferencias en los estados y en las codificaciones. Aquí se decidió redefinir esos caracteres en caracteres nuevos: uno es la presencia de un surco en la quilla de la sínfisis mandibular y el otro es el desarrollo de ese surco. El carácter 14 hace referencia a la presencia de dicho surco; para ello tanto las codificaciones 0,1 como 1,1 de la matriz de McDonald y Perea (2012) fueron consideradas como “presencia” del surco. Aquellos taxones sin quilla, se codificaron como “-”.

- **Carácter 15: Desarrollo del surco en la quilla de la sínfisis mandibular (Modificado de McDonald y Perea, 2002: caracteres 15 y 16).**

Codificación:

0: Suave.

1: Profundo.

Siguiendo con lo expuesto en el carácter anterior, este carácter hace referencia al desarrollo del surco en la quilla mandibular. Sólo se codificó para los taxones que presentan surcos, llenándose con “-” aquellos taxones para los que no corresponde este carácter.

- **Carácter 16: Sínfisis mandibular recurvada hacia arriba (McDonald y Perea, 2002: carácter 17).**

Codificación:

0: Presente.

1: Ausente.

- **Carácter 17: Posición del cóndilo mandibular (McDonald y Perea, 2002: carácter 18).**

Codificación:

0: Por encima del nivel de los dientes.

1: Al mismo nivel o por debajo del nivel de los dientes.

*Este carácter fue tomado casi sin modificaciones de la matriz de Miño-Boilini (2012) debido a que en su tesis el autor grafica los estados y muestra imágenes que sustentan sus codificaciones para este carácter. Sólo se codificó el estado de *Neonematherium flabellatum* a partir de la matriz de McDonald y Perea (2012) dado que Miño-Boilini no codifica para ese taxón.*

- **Carácter 18: Forma del Cf1 (M1) (McDonald y Perea, 2002: carácter 19).**

Codificación:

0: Oval.

1: Subtriangular.

- **Carácter 19: Eje del Cf1 (M1) (McDonald y Perea, 2002: carácter 20; Corona, 2012: carácter 20).**

Codificación:

0: Curvado.

1: Recto.

- **Carácter 20: Forma de los Mf1-Mf3 (Miño-Boilini, 2012: carácter 12; modificado de McDonald & Perea, 2002: carácter 21).**

Codificación:

0: Subtriangular.

1: Subelíptico.

Este carácter fue tomado sin modificaciones de la matriz de Miño-Boilini (2012) debido a que el autor acompaña sus codificaciones con descripciones dentarias de las diferentes especies. El carácter usado por el autor no coincide con el expuesto por McDonald y Perea (2002) y más tarde por Corona (2012) debido a que estos autores utilizan la forma de los Mf1-Mf4 para hacer las comparaciones. La codificación de Neonematherium fue la de la matriz de Miño-Boilini dado que coincide con la descripción que hizo Ameghino (1904) cuando erigió la especie. Solo se usó la codificación de Corona (2012) para Proscelidodon gracillimus junto con imágenes del trabajo de Pujos et al. (2012).

En el caso de Scelidothorium el carácter es variable debido a que en Scelidothorium leptocephalum la forma es subelíptica mientras que en S. bravardi es subtriangular (Miño-Boilini, 2012).

- **Carácter 21: Forma del cf1 (McDonald y Perea, 2002: carácter 22).**

Codificación:

0: Suboval.

1: Alargada.

Este carácter fue tomado sin modificaciones de la matriz de Corona (2012) dado que el carácter propuesto por Miño-Boilini (2012) es diferente y no tiene correspondencia en las codificaciones con el de Corona (2012) Para Sibyllotherium guenguelianum se determinó el estado a partir del trabajo de Scillato-Yané & Carlini (1998).

- **Carácter 22: Cresta transversa en superficie oclusal de los dientes (McDonald y Perea, 2002: carácter 23).**

Codificación:

0: Presente.

1: Ausente (plana).

- **Carácter 23: Foramen entepicondiloideo en el húmero (McDonald y Perea, 2002: carácter 25).**

Codificación:

0: Presente.

1: Ausente.

- **Carácter 24: Posición de la barra entepicondilar del húmero (Miño-Boilini, 2012: carácter 18).**

Codificación:

0: Diagonal.

1: Transversal.

- **Carácter 25: Extensión de la articulación entre escafoides y semilunar sobre las caras lateral y medial de esos huesos respectivamente (carácter identificado en este trabajo)**

Codificación:

0: Restringida a los bordes proximal y distal.

1: Ocupa alrededor de la mitad proximal de la cara.

- **Carácter 26: Forma de la articulación entre el semilunar y el magno (carácter identificado en este trabajo).**

Codificación:

0: Cóncavo-convexa (siendo cóncava la faceta articular del semilunar y convexa la del magno).

1: Sigmoidea (en el semilunar la faceta es convexa en la porción dorsal y cóncava en la porción palmar; mientras que en el magno se da la morfología complementaria).

- **Carácter 27: Diferencia de ancho medio-lateral entre las porciones dorsal y palmar de la faceta para el magno en el semilunar (carácter identificado en este trabajo)**

Codificación:

0: La porción dorsal es más ancha que la porción palmar.

1: La porción palmar es más ancha que la porción dorsal.

- **Carácter 28: Articulación entre el unciforme y el metacarpiano V (McDonald y Perea, 2002: carácter 27).**

Codificación:

0: Ausente.

1: Presente.

- **Carácter 29: Falange ungueal en el dedo 1 (McDonald & Perea, 2002: carácter 26).**

Codificación:

0: Ausente.

1: Presente.

- **Carácter 30: Forma de los márgenes medial y lateral del fémur (Miño-Boilini, 2012: carácter 21).**

Codificación:

0: Márgenes rectos y paralelos.

1: Márgenes cóncavos y divergentes distalmente.

- **Carácter 31: Conexión de la faceta de la tróclea patellar con la del cóndilo medial y la del cóndilo lateral del fémur (Miño-Boilini, 2012: carácter 22).**

Codificación:

0: Presente.

1: Ausente.

El estado de Proscelidodon gracillimus se determinó usando la descripción de McDonald (1987).

- **Carácter 32: Fusión distal y proximal entre la tibia y fibula (Miño-Boilini, 2012: carácter 23).**

Codificación:

0: Ausente.

1: Presente.

El estado de Proscelidodon gracillimus se determinó usando la descripción de McDonald (1987).

- **Carácter 33: Fusión de las falanges I y II del dedo 3 del pie (McDonald & Perea, 2002: carácter 24).**

Codificación:

0: Ausente

1: Presente

Se construyó una matriz de 12 taxa por 34 caracteres (Figura 3.39). A todos los caracteres se les asignó el mismo peso y fueron tratados como desordenados (o no aditivos) salvo los caracteres 6 y 8.

Como en el análisis 1, se empleó el procedimiento descrito en “Materiales y Métodos” para realizar este nuevo análisis. Los árboles se enraizaron utilizando a *Nematherium* como grupo externo siguiendo los trabajos de McDonald y Perea (2002), Corona (2012) y Miño-Boilini (2012), y tomando como fundamento de esta opción los resultados del análisis filogenético de Gaudin (2004).

Los árboles más parsimoniosos obtenidos fueron 6 (Figura 3.40), cada uno de una longitud de 53 pasos. El índice de consistencia es de 0,68 y el índice de retención es de 0,65.

Con los árboles obtenidos se calculó un árbol de consenso estricto y un árbol de consenso por mayorías (Figura 3.41). En el primero se observa que *Sibyllotherium guenguelianum* es el primer escelidoterino que se separa del resto, tomando una posición basal dentro del cladograma. Luego se identifican tres clados, uno formado por *Scelidotherium* y *Scelidotheridium parodii*, otro formado por *Proscelidodon patrius* y las especies de *Catonyx*, y dentro de éste, otro clado que agrupa a las tres especies de ese género. Estos tres clados se relacionan con los taxones restantes por medio de una gran politomía. En el árbol de consenso por mayorías se resuelven algunas relaciones más, apareciendo un clado formado por *Valgipes bucklandi*, *Proscelidodon gracillimus* y *Proscelidodon rothi*, y además este grupo forma un gran clado con el nodo que agrupa a *Scelidotherium* y *Scelidotheridium parodii*; por lo demás se mantiene la politomía.

TAXÓN	CARACTERES																																		
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	
<i>Nematherium</i>	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	1	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	1	1	0	0	0	0	
<i>Neonematherium flabellatum</i>	0	0	0	1	1	0	?	0	1	?	0	?	?	?	?	?	0	1	0	1	0	?	1	0	?	?	?	?	1	1	?	?	?	0	
<i>Sibyllotherium guenguelianum</i>	0	0	0	?	?	0	?	0	0	?	0	?	?	0	?	?	0	0	0	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Proscelidodon gracillimus</i>	?	?	?	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	1	1	0	1	1	?	?	1	0	1	1	1	?	0	0	1	
<i>Proscelidodon patrius</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	?	?	?	?	?	1	?	0	0	0	1
<i>Proscelidodon rothi</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	?	?	1	?	1	1	0	1	1	0	?	?	?	?	1	?	?	?	?	1	
<i>Scelidotheridium parodii</i>	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	-	-	1	0	0	1	0	1	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	
<i>Scelidotherium</i>	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0/1	0	-	1	0	0	1	0/1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	
<i>Catonyx chiliense</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	2	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	?	?	?	1	1	0	0	0	1	
<i>Catonyx tarijensis</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	2	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	
<i>Catonyx cuvieri</i>	0	0	0	0	1	0	2	1	2	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	-	0	1	0	1	1	0	0	0	1	
<i>Valgipes bucklandi</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	2	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	

FIGURA 3.39. Matriz 12x34 utilizada en el Análisis Filogenético 2; está compuesta por caracteres manuales identificados en este trabajo y caracteres cráneo-dentales, mandibulares y postcraneales propuestos por McDonald & Perea (2002) y Miño-Boilini (2012).

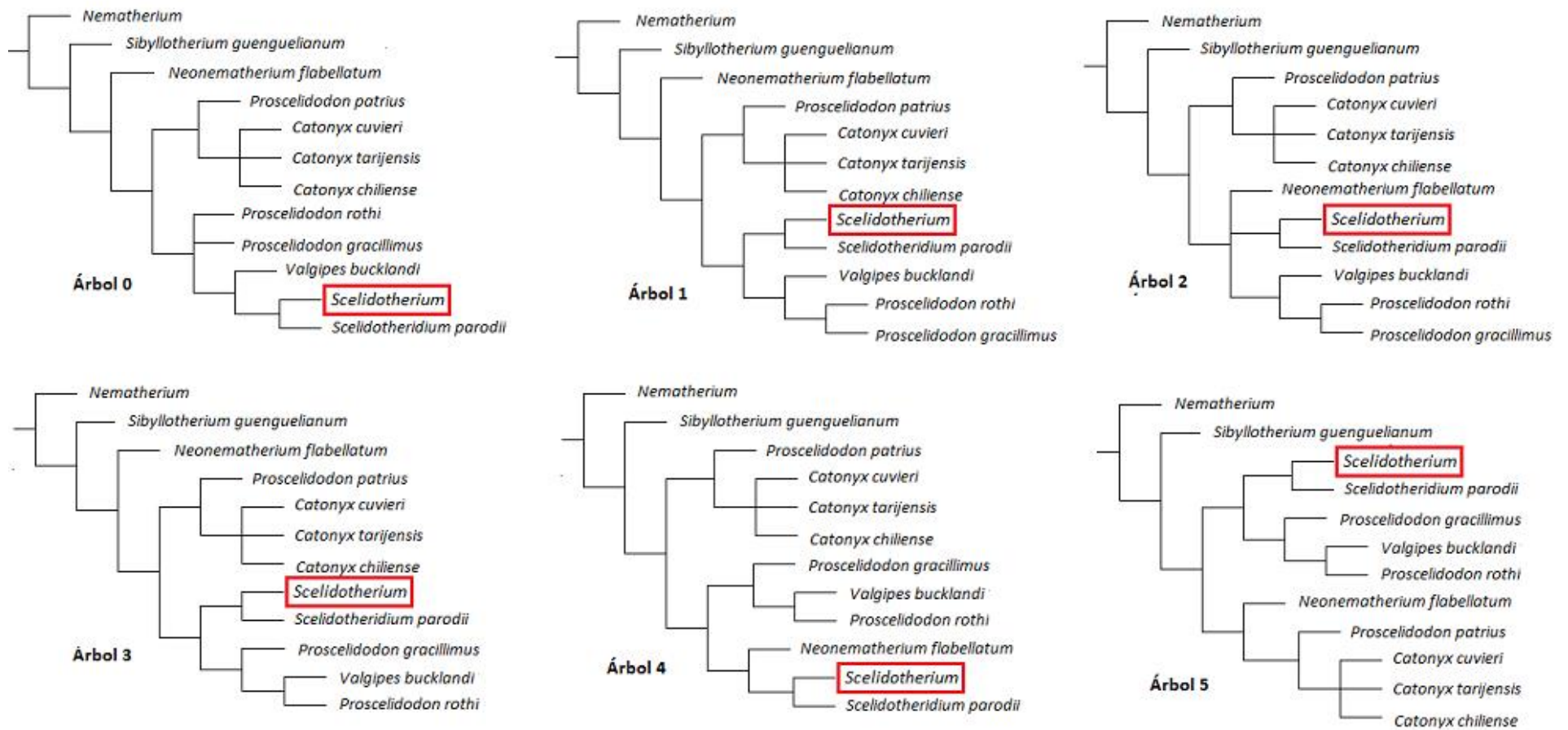


FIGURA 3.40. Árboles más parsimoniosos resultantes del análisis 2 con 53 pasos de longitud. Con rojo se marca la posición de *Scelidothorium* en cada uno de ellos.

Sin embargo no deben preferirse las relaciones mostradas por el árbol de consenso por mayorías que las mostradas por el árbol de consenso estricto ya que existen árboles más parsimoniosos que muestran otras relaciones y que no están contempladas en el árbol de consenso por mayorías.

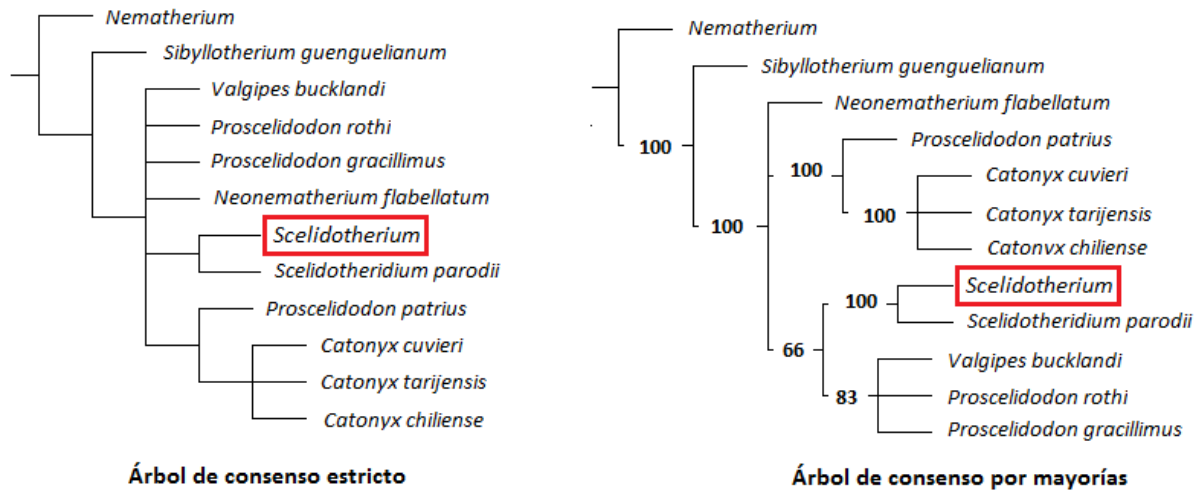


FIGURA 3.41. Árbol de consenso estricto y árbol de consenso por mayorías del análisis 2. Con rojo se marca la posición de *Scelidothierium*.

Posteriormente, se calculó el soporte de estadístico con el método de Bootstrap, colapsando los nodos por debajo del 50% de soporte. Solamente están soportados la separación de *Sibyllotherium* del resto de escelidoterinos y el clado formado por *Scelidothierium* y *Scelidothieridium parodii* (Figura 3.42) También se calculó el soporte de Bremer para los clados mostrados en el árbol de consenso estricto (Figura 3.43). El resultado fue que cada uno de los clados desaparece con un paso más, salvo el formado por *Scelidothierium* y *Scelidothieridium*, que desaparece con dos pasos más.

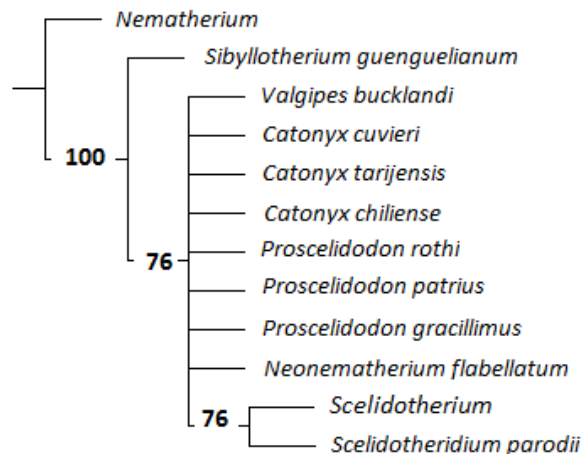


FIGURA 3.42. Soporte estadístico de los clados mostrados en el árbol de consenso estricto, utilizando el método de Bootstrap estándar, 1000 réplicas y frecuencias absolutas. Los nodos por debajo del 50% de soporte se colapsaron.

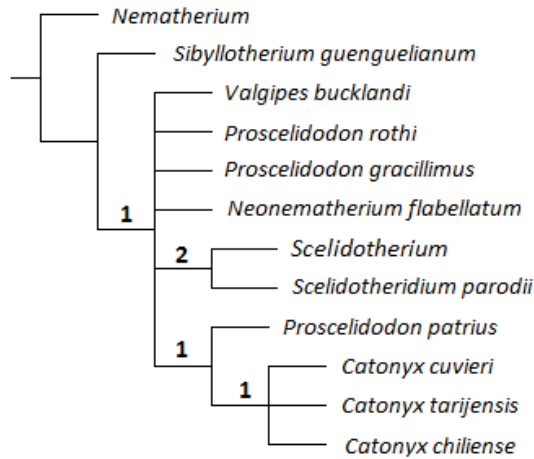


FIGURA 3.43. Soporte de Bremer para el árbol de consenso estricto. El número encima de cada clado representa el número de pasos que hacen falta para que colapse.

Si bien algunas relaciones se resolvieron en el árbol de consenso estricto, se presentó una gran politomía entre varios taxa. Por ello, con el comando “Pruned trees” se buscó los taxa inestables y se los eliminó para ganar nodos en el árbol de consenso estricto. Se identificó que pruneando al nodo formado por *Scelidothierium* y *Scelidothieridium parodii* (llamado nodo 16 por el software) se gana un nodo (Figura 3.44 A), al igual que pruneando a *Neonematherium flabellatum* (Figura 3.44 B)

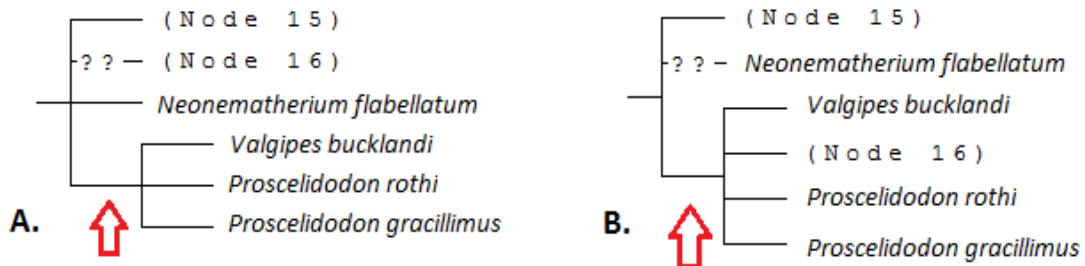


FIGURA 3.44. Nodos ganados pruneando el árbol de consenso estricto. **A.** Cuando se prunea al nodo 16, que representa al grupo formado por *Scelidothierium* y *Scelidothieridium parodii* se gana un nodo formado por *Valgipes bucklandi*, *Proscelidodon rothi* y *P. gracillimus*. **B.** Cuando se prunea a *Neonematherium flabellatum* también se gana un nodo, pero esta vez formado por *V. bucklandi*, *P. rothi*, *P. gracillimus* y el nodo 16. Cabe aclarar que el nodo 15, es el nombre que el software da al clado formado por *P. patrius* y las especies del género *Catonyx*.

Dado que el nodo 16 está formado por *Scelidothierium* junto a *Scelidothieridium* y siendo *Scelidothierium* el taxón de interés de este trabajo, no se eliminó ese nodo para resolver mejor el árbol de consenso estricto. Por el contrario, se calculó un árbol de consenso reducido excluyendo a *Neonematherium flabellatum* (Figura 3.45).

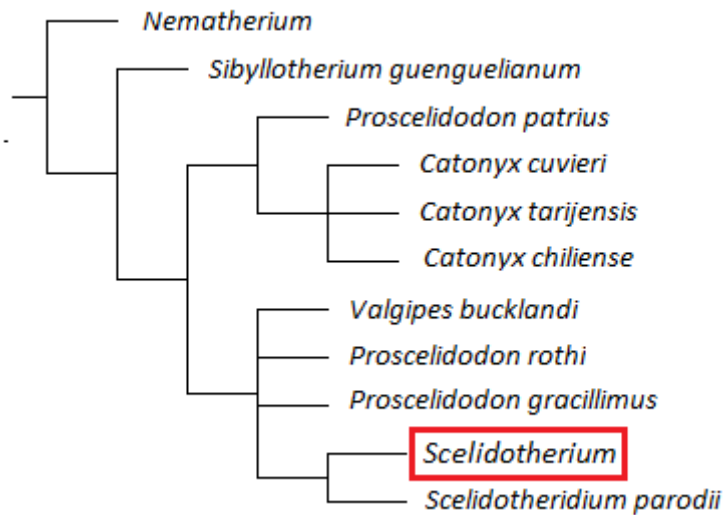


FIGURA 3.45. Árbol de consenso reducido excluyendo a *Neonematherium flabellatum*. A diferencia del árbol de consenso estricto, en este árbol se puede ver que *Valgipes bucklandi*, *Proscelidodon rothi*, *P. gracillimus*, *Scelidotherium* y *Scelidotheridium parodii* forman un clado separado del resto de taxa. Con rojo se señala la posición de *Scelidotherium* en el cladograma.

Se estimó nuevamente el soporte estadístico, pero esta vez excluyendo a *Neonematherium flabellatum* (Figura 3.46). La politomía que reúne a todos los taxa a excepción de *Sibyllotherium guenguelianum* tuvo un mayor soporte que antes (88% contra 76%). El clado formado por *Scelidotherium* y *Scelidotheridium parodii* también tuvo un mayor soporte que antes (79% contra 76%) Y también aparece un clado formado por las tres especies del género *Catonyx* con un 53% de soporte.

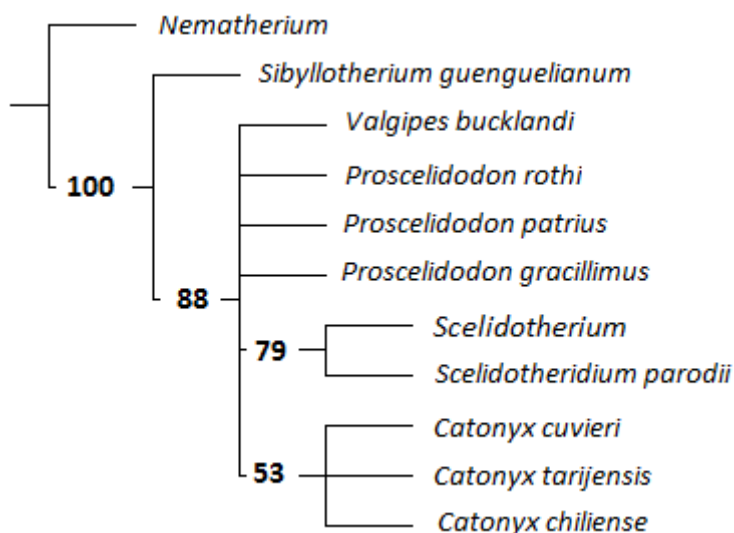


FIGURA 3.46. Soporte estadístico del árbol de consenso estricto excluyendo a *Neonematherium flabellatum* del remuestreo. Su uso el método Bootstrap estándar con, 1000 réplicas y frecuencias absolutas. Los nodos por debajo del 50% de soporte se colapsaron.

Luego, se realizó un nuevo análisis con la misma matriz, aunque excluyendo a priori a *Neonematherium flabellatum*, para comparar los resultados con el árbol de consenso reducido. Se obtuvo un solo árbol más parsimonioso de 50 pasos de longitud (Figura 3.47); el índice de consistencia fue de 0,72 y el índice de retención fue de 0,71. Los índices más altos nos indican que se redujo la homoplasia al eliminar a *Neonematherium flabellatum*.

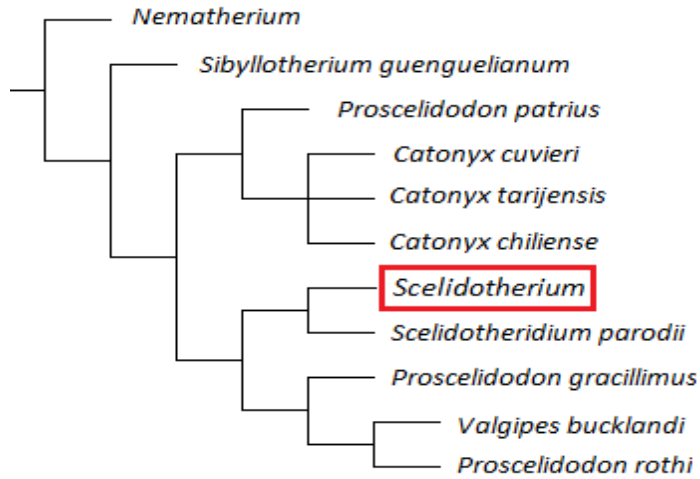


FIGURA 3.47. Árbol más parsimonioso resultante de un nuevo análisis excluyendo a *Neonematherium flabellatum*. Tiene una longitud de 50 pasos. Con rojo se marca la posición de *Scelidotherium*.

En este árbol, que muestra mayor resolución, aparecen dos nuevos clados, uno que agrupa a *Valgipes bucklandi* y a *Proscelidodon rothi*, y otro que agrupa a ese nodo con *Proscelidodon gracillimus*. Este último grupo es el grupo hermano del clado formado por *Scelidotherium* y *Scelidotheridium parodii*.

Se determinó el soporte de Bremer de los clados presentes en este único árbol (Figura 3.48).

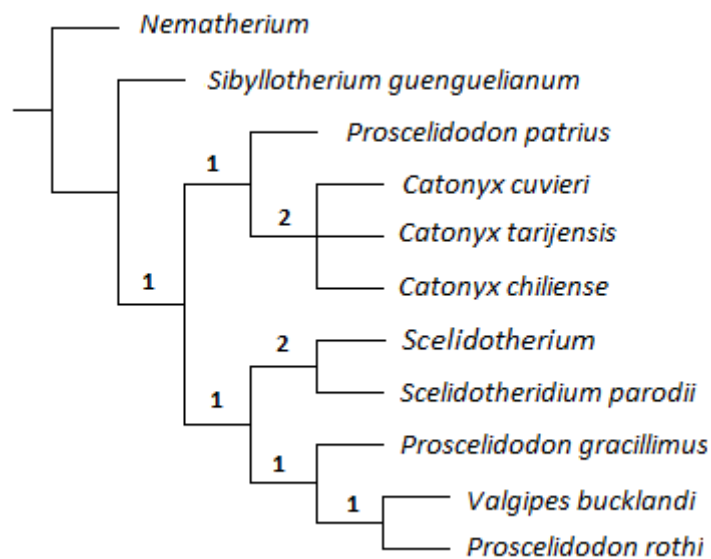


FIGURA 3.48. Soporte de Bremer para el árbol más parsimonioso obtenido con la exclusión a priori de *Neonematherium flabellatum*. El número encima de cada clado representa el número de pasos que hacen falta para que colapse.

Determinación de posibles apomorfías en el grupo interno

Basándose en el único árbol más parsimonioso resultante del último análisis se mapearon las sinapomorfías de cada uno de los clados obtenidos en él (Figura 3.49) También se determinaron las autapomorfías de cada uno de los taxa.

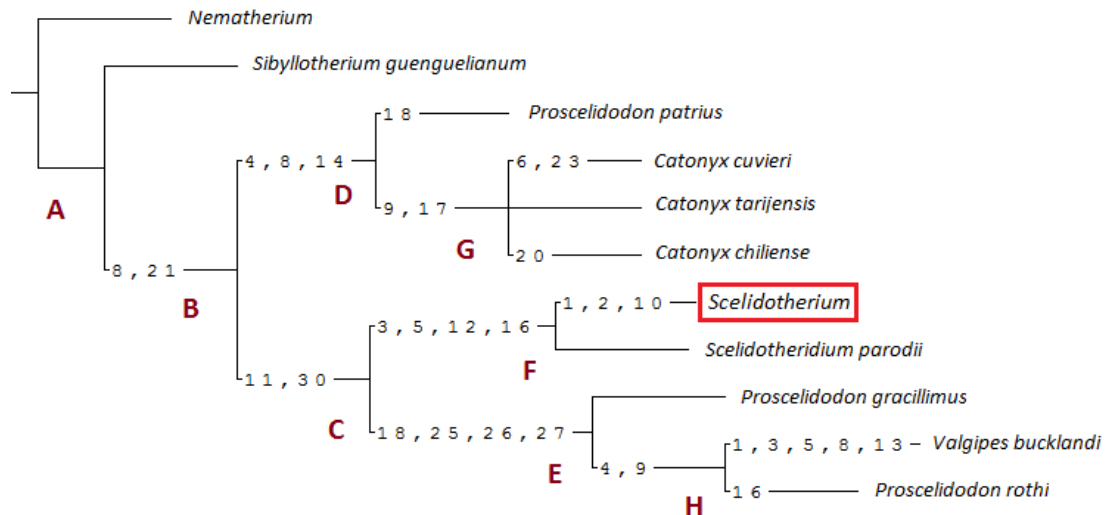


FIGURA 3.49. Árbol más parsimonioso con mapeo de sinapomorfías. Cada clado fue designado con una letra para facilitar el análisis de las sinapomorfías, y los números representan el carácter que sustenta ese agrupamiento. Con rojo se señala la posición de *Scelidotherium*.

Nodo A: este nodo corresponde al grupo interno de este análisis formado por las especies de esclidoterinos.

Nodo B: aquí aparecen dos posibles sinapomorfías que lo sustentan.

Carácter 8 – Estado 1: *Curvatura palatal suave.*

Carácter 21 – Estado 1: *m1 (cf1) de forma alargada.*

Nodo C: está sustentado por dos posibles sinapomorfías.

Carácter 11 – Estado 0: *Ausencia de cresta media en el basiesfenoides.*

Carácter 30 – Estado 1: *Márgenes medial y lateral del fémur cóncavos y divergentes distalmente.*

Nodo D: aquí aparecen tres posibles sinapomorfías que lo sustentan.

Carácter 4 – Estado 1: *Huesos frontales no abultados.*

Carácter 8 – Estado 2: *Curvatura palatal bien desarrollada.*

Carácter 14 – Estado 1: *Presencia de surco en la quilla de la sínfisis mandibular.*

Nodo E: este nodo está soportado por cuatro posibles sinapomorfías, tres de las cuales corresponden a los tres caracteres de importancia filogenética encontrados en la mano en este trabajo.

Carácter 18 – Estado 1: *M1 (Cf1) de forma subtriangular.*

Carácter 25 – Estado 1: *Articulación escafoides-semilunar extendida por la mitad de sus respectivas caras (lateral en el escafoides y medial en el semilunar).*

Carácter 26 – Estado 0: *Articulación semilunar-magno de morfología cóncavo-convexa (faceta articular cóncava en el semilunar y convexa en el magno)*

Carácter 27 – Estado 1: *Faceta para el magno en el semilunar más ancha en su porción palmar que en la dorsal.*

Nodo F: aquí aparecen cuatro posibles sinapomorfías que sustentan este nodo.

Carácter 3 – Estado 1: *Caja craneana no abultada.*

Carácter 5 – Estado 1: *Proceso lateral de los nasales se extiende anteriormente.*

Carácter 12 – Estado 1: *Ausencia de surco entre el proceso paraoccipital y la apófisis mastoides.*

Carácter 16 – Estado 1: *Sínfisis mandibular no recurvada.*

Nodo G: dos posibles sinapomorfías sustentan este nodo.

Carácter 9 – Estado 1: *Crestas temporales no paralelas.*

Carácter 17 – Estado 1: *Cóndilo mandibular al mismo nivel o por debajo del plano oclusal.*

Nodo H: dos posibles sinapomorfías sustentan este nodo, de las cuáles el carácter 4 también sustenta el nodo D y el carácter 9 sustenta además el nodo G.

Carácter 4 – Estado 1: *Huesos frontales no abultados.*

Carácter 9 – Estado 1: *Crestas temporales no paralelas.*

Se identificaron varias autapomorfías para algunos taxa utilizados en este análisis (ver Figura 3.47). Algunas de ellas son compartidas con otros taxa con los que no están cercanamente emparentados en este análisis, por lo que esto indica que el carácter apareció independientemente en esos taxa.

- ***Scelidothorium***: se encontraron tres caracteres posiblemente autapomórficos, de los cuales el carácter 1 a su vez es compartido con *Valgipes bucklandi*.
 - Carácter 1 – Estado 1**: *Sección del rostro subtriangular.*
 - Carácter 2 – Estado 1**: *Presencia de relación del premaxilar con el maxilar.*
 - Carácter 10 – Estado 0**: *Porción predentaria del paladar de menor longitud respecto de la serie dentaria.*

- ***Catonyx cuvieri***: dos caracteres posiblemente autapomórficos fueron encontrados.
 - Carácter 6 – Estado 2**: *Sutura entre el maxilar y el palatino a nivel del Mf3-Mf4.*
 - Carácter 23 – Estado 1**: *Presencia de foramen entepicondiloideo en el húmero*

- ***Proscelidodon patrius***: una posible autapomorfía que es compartida por el nodo C.
 - Carácter 18 – Estado 1**: *Cf1 de forma subtriangular.*

- ***Valgipes bucklandi***: este es el taxón con más posibles autapomorfías encontradas, 5 en total, de las cuales el carácter 1 es compartido con *Scelidothorium*.
 - Carácter 1 – Estado 1**: *Sección del rostro subtriangular.*
 - Carácter 3 – Estado 1**: *Caja craneana no abultado.*
 - Carácter 5 – Estado 1**: *Proceso lateral de los nasales se extiende anteriormente.*
 - Carácter 8 – Estado 2**: *Curvatura palatal bien desarrollada.*
 - Carácter 13 – Estado 1**: *Ausencia de quilla en la sínfisis mandibular.*

- ***Proscelidodon rothi***: una posible autapomorfía que es compartida con el nodo F.
 - Carácter 16 – Estado 1**: *Sínfisis mandibular no recurvada.*

Estos posibles caracteres sinapomórficos y autapomórficos encontrados en el análisis se obtuvieron con la exclusión de *Neonematherium flabellatum* del mismo, como ya se mencionó. Por ello no deben considerarse como caracteres definitivos que sustentan clados establecidos sino como posibles características que permiten reunir a ciertos taxa y a otros no. Sólo aquellos clados que aparecen en los árboles de consenso estricto y consenso estricto reducido representan las hipótesis más parsimoniosas hasta el momento.

4. DISCUSIÓN

4.1 La mano de *Scelidotherium*

La mano de *Scelidotherium* es única en su combinación de caracteres respecto a las manos de otros escelidoterinos. Sin embargo, sólo unos pocos de ellos permiten diferenciar a este taxón de los restantes: ausencia de falange ungueal en el dígito I, atrofia de la falange proximal del dedo I, reducción del extremo distal del metacarpiano I, ausencia de articulación entre el unciforme y el metacarpiano V y fusión de las falanges del dígito V en una sola estructura.

Las restantes características encontradas permiten la distinción de *Scelidotherium* de ciertas especies pero no de todas. Hay 28 caracteres que diferencian a *Scelidotherium* de alguna/s especie/s de escelidoterinos conocidas.

Los 5 caracteres únicos encontrados en la mano de *Scelidotherium* han sido descritos previamente por otros autores. Sin embargo sólo la ausencia de falange ungueal en el dedo I y la falta de articulación entre el unciforme y el metacarpiano V han sido considerados características diagnósticas del género. En este trabajo se pudo constatar que los otros tres caracteres también deberían ser incluidos en la diagnosis del *Scelidotherium*, dado que permiten diferenciarlo del resto de escelidoterinos conocidos.

Sin embargo, estos caracteres únicos no deben ser considerados autapomorfías del género *Scelidotherium* dado que no se conoce la mano de *Scelidotheridium parodii* que es el taxón más emparentado. Probablemente constituyan apomorfías de alguna rama dentro del clado formado por *Scelidotherium* y *Scelidotheridium*.

Sería necesaria la observación de nuevos materiales de *Scelidotherium* así como de otras especies para una mejor validación del estatus de “caracteres diagnósticos” de las características mencionadas.

Evaluando los caracteres compartidos entre *Scelidotherium* y otros escelidoterinos, se constató que la mano de este taxón tiene una gran semejanza morfológica con las manos de *Catonyx tarijensis* y *Catonyx cuvieri*, 77% y 67% de semejanza respectivamente. Con *Valgipes bucklandi* la semejanza es de un 26%, siendo uno de los taxa que muestra más diferencias morfológicas con respecto a *Scelidotherium*. *Proscelidodon gracillimus* es el taxón que muestra la mayor diferencia con respecto a ese taxón, no habiéndose encontrado

ninguna semejanza morfológica; sin embargo, hay que tener en cuenta que se codificaron muy pocos caracteres para *P. gracillimus*, por lo que quizás con mayor cantidad de caracteres aumente la semejanza. Con respecto a *Catonyx chiliense*, también se codificaron muy pocos caracteres, sin embargo la semejanza con *Scelidotherium* fue del 33%. Pese a ello, es necesario destacar que los dos caracteres en los que *C. chiliense* se diferencia de *Scelidotherium* también han sido diferencias entre ese taxón y las dos otras especies del género *Catonyx*, por lo que no es necesario conocer en mayor detalle la mano de *C. chiliense* para establecer el grado de semejanza con *Scelidotherium*.

No solamente en *Scelidotherium* se pudieron identificar varias características posiblemente únicas, sino que también en los demás taxa utilizados en el Análisis Filogenético 1.

4.2 Caracteres manuales relevantes en otros escelidoterinos

En otras especies de escelidoterinos se identificaron varias posibles autapomorfías de las manos. El mayor número de ellas se halla en *Valgipes bucklandi*, con un total de 5 caracteres autapomórficos determinados en el Análisis Filogenético 1 y que deberían ser considerados caracteres diagnósticos de esta especie, colaborando en su diferenciación del otro escelidoterino brasileiro, *Catonyx cuvieri*. Hay 7 caracteres más de la mano que ayudan a separar a *V. bucklandi* de otros escelidoterinos, pero son compartidos por *Myiodon darwini* y/o *Pseudopreoptherium confusum* (taxa usados como outgroup en el Análisis Filogenético 1) por lo que en el Análisis Filogenético 1 no se recuperaron como autapomorfías del género; por el contrario son consideradas plesiomorfías presentes en el ancestro de todos ellos. Sin embargo, esos caracteres son de utilidad para diferenciar a *Valgipes* dentro de los Scelidotheriinae, por lo que a continuación se los menciona.

-Carácter 1 – estado 0: La faceta para el trapecoide no llega hasta el borde palmar de la cara distal del escafoides.

-Carácter 11 – estado 1: Dos facetas de articulación entre el magno y el trapecoide.

-Carácter 12 – estado 1: Forma de la articulación magno-unciforme no sigmoidea.

-Carácter 17 – estado 1: La articulación magno-metacarpiano II está restringida a la porción palmar de las respectivas superficies adyacentes.

-Carácter 19 – estado 0: Contacto entre las facetas para el metacarpiano III y para el trapecoide en el metacarpiano II.

-Carácter 20 – estado 1: Ausencia de escotadura media en las facetas articulares laterales de la superficie distal del metacarpiano II.

-Carácter 31 – estado 1: Falanges ungueales de la mano comprimidas axioabaxialmente.

En *Catonyx cuvieri* se hallaron 4 posibles autapomorfías mientras que en *Catonyx tarijensis* sólo dos. En *Proscelidodon gracillimus* también se observaron 4 caracteres presumiblemente autapomórficos.

Existe una semejanza entre las manos de *V. bucklandi* y *Proscelidodon gracillimus* dado que de los 3 caracteres sinapomórficos encontrados en las manos son compartidos por estas dos especies. De las 13 características encontradas en la manos de *P. gracillimus*, 8 de ellas son compartidas por *V. bucklandi*, aunque lo relevante es que compartan las 3 características sinapomórficas dado que de esa forma, pueden reunirse en un grupo separado del resto de escelidoterinos en un análisis filogenético. Sin embargo, cabe aclarar que este trabajo no brinda evidencia indudable de tal parentesco.

4.3 Relaciones filogenéticas basadas en caracteres de la mano exclusivamente.

Solo se encontraron tres caracteres importantes filogenéticamente en las manos de *Scelidotherium*. El resto de caracteres son posibles caracteres diagnósticos de las distintas especies o caracteres comunes a todos los escelidoterinos analizados, sólo diferenciándose con los grupos externos usados en el Análisis Filogenético 1.

En base a los caracteres de la mano no pudo establecerse alguna relación clara entre *Scelidotherium* y el resto de taxa como lo muestra la gran politomía en el árbol de consenso estricto del Análisis Filogenético 1. Sin embargo en 15 de los 17 árboles más parsimoniosos se observa que *Scelidotherium* forma un grupo con *C. tarijensis*, mientras que en 11 de los 17 árboles más parsimoniosos *C. cuvieri* aparece como taxón hermano del grupo formado por las dos especies recién mencionadas. Por ello, estos clados también pueden observarse en el árbol de consenso por mayoría.

La falta de relación alguna que se observa entre los taxones puede deberse principalmente a la gran cantidad de caracteres faltantes para algunos taxa, lo cual produce

que tengan una posición muy variable en los cladogramas (taxa inestables), y así contribuyan a la politomía. *Proscelidodon gracillimus* y *Catonyx chiliense* fueron identificados como los taxa más inestables del Análisis Filogenético 1, y a su vez, son los taxa que presentan la mayor cantidad de entradas faltantes en la matriz utilizada en ese análisis, presentando alrededor de un 75% y 92% respectivamente de datos faltantes. Sería recomendable visitar colecciones en donde se encuentren huesos de la mano de estas dos especies para aumentar la cantidad de datos y reducir el error en la filogenia.

Cuando se prunearon los taxones inestables, el árbol de consenso estricto resultante sugiere que *Scelidotherium* está más cercanamente emparentado con *Catonyx tarijensis*, como ya había sido señalado por el árbol de consenso por mayorías. Por el contrario, *Valgipes bucklandi* toma una posición basal en este árbol, alejándose filogenéticamente de *Scelidotherium*.

4.4 Relaciones filogenéticas basadas en todos los caracteres

Cuando los caracteres encontrados en el estudio de la mano se sumaron a los caracteres cráneo-dentales, mandibulares y post-craneales identificados y utilizados en publicaciones previas, se obtuvieron algunos resultados diferentes.

El árbol de consenso estricto nos muestra que *Scelidotheridium parodii* es el taxón más emparentado con *Scelidotherium*, como propone Miño-Boilini (2012). Cuatro caracteres sustentan este agrupamiento: caja craneana no abultada; proceso lateral de los nasales que se extiende anteriormente; ausencia de surco entre el proceso paraoccipital y la apófisis mastoides; y sínfisis mandibular no recurvada. Las dos últimas sinapomorfías también fueron identificadas en el análisis de Miño-Boilini (2012). Sin embargo, el número de sinapomorfías del clado es mucho menor al que recupera Corona (2012) en su trabajo, en donde 14 sinapomorfías sustentan este agrupamiento. Esta diferencia en la cantidad de sinapomorfías puede deberse a que aquí se usaron más taxa, más caracteres y se recodificaron algunos caracteres usados en el trabajo de Corona.

Por otro lado, también en el árbol de consenso estricto se observa que *Proscelidodon patrius* representa el grupo hermano del clado formado por las tres especies del género *Catonyx*. Esto constituye una novedad de este trabajo, que contradice la hipótesis de Miño-Boilini (2012), que recupera a *P. patrius* como grupo hermano de un clado formado por *Valgipes bucklandi*, *Scelidotheridium parodii* y las especies del género

Scelidothorium, y que excluye a las especies del género *Catonyx*. A su vez también contradice a las hipótesis de McDonald & Perea (2002) y de Cartelle *et al.* (2009) en las cuales *Proscelidodon rothi* y *V. bucklandi* serían los taxa hermanos sucesivos del clado formado por las especies del género *Catonyx*.

También, el Análisis Filogenético 2 al igual que estudios previos muestra una separación temprana dentro de los Scelidotheriinae entre los linajes que conducen a *Catonyx* y a *Scelidothorium*.

El árbol de consenso estricto no permite dilucidar ninguna otra relación entre los escelidoterinos, aunque en 5 de los 6 árboles más parsimoniosos aparece un clado formado por *V. bucklandi*, *Proscelidodon rothi* y *Proscelidodon gracillimus*. A su vez ese clado aparece como grupo hermano del clado formado por *Scelidothorium* y *Scelidothoridium parodii* en 4 árboles. Por ello, esos mismos agrupamientos se pueden observar en el árbol de consenso por mayoría.

Sin embargo, cuando se prunearon los taxa inestables, *Neonematherium flabellatum* en este análisis, se recuperó un clado formado por la politomía entre *V. bucklandi*, *P. rothi*, *P. gracillimus* y el clado que reúne a *Scelidothorium* y *Scelidothoridium parodii*.

Al excluir a priori a *Neonematherium flabellatum* del análisis se logró obtener un solo árbol más parsimonioso que rescata como clados monofiléticos al grupo formado por *Valgipes* y las dos especies de *Proscelidodon* mencionadas, y al grupo que reúne a este clado y al formado por *Scelidothorium* y *Scelidothoridium*, como grupos hermanos. Estos agrupamientos no se observan ni en la filogenia de Miño-Boilini (2012) ni en la de Cartelle *et al.* (2009), siendo un hallazgo novedoso de este trabajo.

Es importante destacar que el grupo formado por *Valgipes*, *Proscelidodon rothi* y *Proscelidodon gracillimus* se encuentra sustentado por las 3 sinapomorfías de las manos encontradas en este trabajo. Estas son aplicables para *Valgipes* y *P. gracillimus* dado que no se conocen manos de *P. rothi*, perteneciendo este último al mismo grupo por compartir el carácter 18.

Tanto con *Neonematherium flabellatum* como sin él, *Sibyllotherium guenguelianum* ocupa una posición basal, siendo la primera especie en separarse del resto. Esto coincide con la filogenia propuesta por Miño-Boilini (2012).

Otro punto a tener en cuenta es la clara polifilia del género *Proscelidodon*, vista en este trabajo como también en publicaciones previas (McDonald y Perea, 2002; Cartelle *et al.*, 2009; y Miño-Boilini, 2012) Los resultados de este análisis sugieren que las diferencias con otros géneros que definen al *Proscelidodon* representan características plesiomórficas

con respecto a *Catonyx* y *Scelidothorium*. Por ello, sería necesaria una revisión del género, analizando todos los especímenes asignados a las distintas especies y así corregir la diagnosis, reasignar materiales y/o crear nuevos géneros de ser necesario.

Por último, se constató una gran diferencia entre las dos filogenias obtenidas en este trabajo (la del Análisis Filogenético 1 y la del Análisis Filogenético 2). En la primera *Scelidothorium* aparece cercanamente relacionado con *C. tarijensis*; sin embargo en la segunda las dos especies quedan muy lejanamente emparentadas, estando *Scelidothorium* más relacionado con *V. bucklandi* y *Proscelidodon gracillimus*, antes que con algunas de las especies del género *Catonyx*. Esto podría deberse a que *V. bucklandi* comparte una mayor cantidad de caracteres manuales con los grupos externos utilizados en el Análisis Filogenético 1, que *Scelidothorium*, que presenta un mayor número de apomorfías.

5. CONCLUSION

En concordancia con la hipótesis planteada, existen tres caracteres en la mano que permiten la reconstrucción de relaciones de parentesco entre *Scelidotherium* y otros escelidoterinos. También se encontraron varios caracteres potencialmente autapomórficos tanto en *Scelidotherium* como en otros taxa que podrían servir como caracteres diagnósticos para distinguir las manos de los diferentes escelidoterinos.

Estos caracteres permiten inferir relaciones de parentesco diferentes cuando se los consideran de manera aislada. De esa manera la especie más cercana filogenéticamente a *Scelidotherium* es *Catonyx tarijensis*. Esto se contradice tanto con las hipótesis filogenéticas propuestas por autores previos como con la filogenia obtenida en el Análisis Filogenético 2 de este trabajo.

Cuando los caracteres manuales se sumaron a los caracteres cráneo-dentales, mandibulares y post-craneales identificados y utilizados en filogenias publicadas por otros autores, se obtuvieron algunos resultados novedosos. Un hallazgo importante fue el posible grupo formado por *Valgipes bucklandi*, *Proscelidodon rothi* y *Proscelidodon gracillimus* sustentado por las 3 sinapomorfías manuales encontradas en este trabajo. Este agrupamiento es muy importante ya que hasta el momento no había sido planteado en ningún trabajo previo.

Recomendaciones finales

Por el momento, sólo se puede reconocer que los resultados del análisis de los caracteres de la mano entre escelidoterinos contradicen los esquemas filogenéticos previos para ese mismo taxón, sugiriendo que futuros estudios de su filogenia probablemente proveerán resultados diferentes a los actualmente disponibles.

Sería recomendable una observación directa de los ejemplares pertenecientes a las diferentes especies de escelidoterinos para omitir las subjetividades que puedan subyacer en las descripciones osteológicas hechas por los diferentes autores a lo largo del tiempo. Además la observación en directo del material permitiría el descubrimiento de nuevas diferencias o semejanzas entre las diferentes especies, dando un mayor apoyo a los distintos clados dentro de la subfamilia Scelidotheriinae.

Por otro lado, sería necesario estudiar más material de manos de *Scelidotherium* dado que es un taxón que tiene un biocrón grande y se han encontrado ejemplares de tamaños diferentes. El estudio de un más material permitiría documentar la presencia o no de variación intraespecífica y la magnitud de ella, que impactará muy probablemente en los resultados de futuros análisis filogenéticos.

El empleo de técnicas de morfometría lineal y geométrica, incorporaría medidas o indicadores de forma de cada hueso de la mano a las comparaciones entre taxa; lo cual permitiría poner a prueba la solidez de los argumentos brindados en este trabajo para sustentar los diferentes grupos obtenidos, de la misma forma que permitiría evaluar las hipótesis propuestas por otros autores.

Por último, también sería recomendable usar análisis filogenéticos de individuos, para evitar algunas subjetividades en la taxonomía alfa, es decir, en la asignación de especímenes a especies particulares, como ha sido constatado en otros grupos de vertebrados (e.g. Tschopp *et al.*, 2015).

BIBLIOGRAFÍA

- Ameghino, F. 1881. La formación pampeana ó estudio sobre los terrenos de transporte de la cuenca del Plata. Masson-Igon Hermanos, Paris y Buenos Aires, 376 pp.
- Ameghino, F. 1888. Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina. P.E. Coni. Buenos Aires. 1-17 pp.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba 6: 1-1027.
- Ameghino, F. 1891. Mamíferos y aves fósiles argentinas. Especies nuevas, adiciones y correcciones. Revista Argentina de Ciencias Naturales 1:240-259.
- Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. Anales de la Sociedad Científica Argentina 56-71:225-291.
- Ameghino, F. 1908. Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapalmalán. Anales del Museo Nacional de Buenos Aires 3:343-428.
- Aramayo, S. A. 1988. Nuevos restos de *Proscelidodon* sp. (Edentata, Mylodontidae) del yacimiento de Monte Hermoso (Plioceno inferior a medio) Provincia de Buenos Aires, Argentina. Estudio morfológico funcional; pp. 99-107 en Actas. Segundas Jornadas Geológicas Bonaerenses, Bahía Blanca, Argentina, Mayo 26-29, 1988. Comisión de Investigaciones Científicas, Provincia de Buenos Aires, Argentina.
- Benton, M. J. y Pearson, P. N. 2001. Speciation in the fossil record. TRENDS in Ecology & Evolution, 16:405-411
- Bordas, A.F. 1935. Observaciones sobre los Géneros *Scelidodon* Ameghino y *Proscelidodon* n. gen. Physis 11: 484-491.
- Burmeister, H. 1879. Description physique de la République Argentine d'après des observations personnelles et étrangères. 3 (animaux vertébrés, 1: Mammifères vivants et éteints). 555 pp.
- Burmeister, H. 1881. Bericht über ein Skelet von *Scelidotherium leptcephalum*. Monatsber Akademie der Wissenschaften zu Berlin 46:374-380
- Burmeister, H. 1886. Osteologie der Gravigraden oder Riesen Faulthiere/Osteología de los gravígrados ó perezosos gigantes. En: Burmeister, H. (Eds.), Atlas de la description physique de la République Argentine contenant des vues pittoresques et des figures d'histoire naturelle, Deuxième Section, Mammifères (3). Imprenta P.E. Coni, Buenos Aires pp. 65-125.

- Cartelle, C., G. De Iuliis, y R. Lopes-Ferreira. 2009. Systematic revision of tropical Brazilian scelidotheriine sloths (Xenarthra, Mylodontoidea). *Journal of Vertebrate Paleontology* 29:555–566.
- Código de Nomenclatura Zoológica. 4º Edición. 1999. Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica.
- Corona A. 2012. Los Scelidotheriinae (Xenarthra: Mylodontidae) de Uruguay: Sistemática, Distribución estratigráfica y Cronología. Tesis de Maestría no publicada. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- Corona, A., D. Perea, y H.G. McDonald. 2013. *Catonyx cuvieri* (Xenarthra, Mylodontidae, Scelidotheriinae) from the late Pleistocene of Uruguay, with comments regarding the systematics of the subfamily. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33(5):1214–1225.
- Cuenca Anaya, J. 1995. El aparato locomotor de los esclidoterios (Edentata, Mammalia) y su paleobiología. *Estudis, Adjuntament de Valencia* 6:1–452.
- Dantas M. A. T y M. H. Zucon. 2007. Occurrence of *Catonyx cuvieri* in late Pleistocene-Holocene of Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 10(2):129-132
- Engelman, G.F. 1985. The phylogeny of the Xenarthra. En: *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas* Montgomery, G.G. (ed.) Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp. 51-64.
- Esteban, G. I. 1991. Nuevos restos de *Neonematherium*, provenientes del Valle del Cajón, Catamarca. VIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. *Ameghiniana* 28 (3-4)
- Esteban, G. I., F. Abdala, y N. Nasif. 1992. Nuevos restos de *Scelidotherium* (Edentata) de Rosario de La Frontera, provincia de Salta, Argentina. Consideraciones sistemáticas basadas en aspectos morfológicos del carpo. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geología)* 87:24–35.
- Ferrero, B. S. 2008. *Scelidodon* Ameghino (Xenarthra, Mylodontidae) en el Pleistoceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *INSUGEO, Miscelánea*, 17: 21-30
- Gaudin, T. J. 2004. Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140: 255-305.
- Gervais, P.1873. Mémoire sur plusieurs especes de mammifères fossiles propres à l'Amérique méridionale. *Mémoires de la Société Géologique de France* 2: 1-44.

- Gervais, H. y Ameghino, F. 1880. Los Mamíferos de la América Meridional. Igon Hermanos, Buenos Aires. 225 pp.
- Gill, T. 1872. Arrangements of the families of mammals, with analytical tables. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 11:1–98.
- Goloboff, P. A., J. S. Farris, y K. C. Nixon. 2003. T.N.T.: Tree Analysis Using New Technology, program and documentation. Available at <http://www.lillo.org.ar/phylogeny/tnt/>.
- Goloboff, P. A., J. S. Farris, y K. C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:774–786.
- Guérin C. y M. Faure. 2004. *Scelidodon piauiense* nov. sp., nouveau Mylodontidae Scelidotheriinae (Mammalia, Xenarthra) du Quaternaire de la région du parc national Serra da Capivara (Piauí, Brésil) *Comptes Rendus Palevol*, 3(1): 35-42.
- Haro, J. A., Tauber, A. A., & J. M. Krapovickas. 2016. The manus of *Mylodon darwini* Owen (Tardigrada, Mylodontidae) and its phylogenetic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* e1188824 (14 pp.)
- Harris, J. D. 2004. Confusing dinosaurs with mammals: tetrapod phylogenetics and anatomical terminology in the world of homology. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology* 281A:1240–1246.
- 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.
- Kraglievich, L. 1923. Descripción comparada de los cráneos de *Scelidodon rothi* Ameghino y *Scelidotherium parodii* n. sp. procedentes del horizonte “chapadmalense”. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural “Bernardino Rivadavia”* 33: 57-103.
- Kraglievich, L. 1934. La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron. *Imprenta El Siglo Ilustrado, Montevideo, Uruguay*. 1-133 pp.
- Krapovickas J. M. y A. A. Tauber. 2016. Estratigrafía de las áreas cumbreles de las Sierras Pampeanas de Córdoba: geocronología, modelo regional, paleoambiente y paleoclima en una región poco conocida de Argentina. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 33(1): 105-121.
- Lund, P.W. 1839a. Extrait d’une letter de M. Lund, écrite de Lagoa Santa (Brésil), le 5 novembre 1838, et donnant un aperçu des espèces de mammifères fossiles qu’il a découvertes au Brésil. *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences* 8: 570-577.

- Lydekker, R. 1886. Description of three species of *Scelidotherium*. Proceedings of the Zoological Society of London 32: 491-498.
- Mayr, E. 1942. Systematics and the Origin of Species, from the Viewpoint of a Zoologist. Cambridge: Harvard University Press. 334 pp.
- McAfee, R. K. 2016. Description of new postcranial elements of *Myiodon darwini* Owen 1839 (Mammalia: Pilosa: Mylodontinae), and functional morphology of the forelimb. *Ameghiniana* 53(4):418-443.
- McDonald, H. G. 1987. A systematic review of the Plio-Pleistocene scelidotherine ground sloths (Mammalia: Xenarthra: Mylodontidae). Ph.D. dissertation, University of Toronto, Toronto, Ontario, Canada, 478 pp.
- McDonald, H.G. y Perea, D. 2002. The large scelidotherine *Catonyx tarijensis* (Xenarthra, Mylodontidae) from the Pleistocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 677-683.
- McDonald, H.G. y De Iuliis, G. 2008. Fossil history of sloths. En: Vizcaíno, S.F. & Loughry, W.J. (eds). *The biology of the Xenarthra*. University Press of Florida, Gainesville. 39-55 pp.
- Miño-Boilini, A. R. 2012. Sistemática y evolución de los Scelidotheriinae (Xenarthra, Mylodontidae) cuaternarios de la Argentina. Importancia bioestratigráfica, paleobiogeográfica y paleoambiental. Tesis Doctoral no publicada. Facultad de Ciencias Naturales y Museo Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Miño-Boilini, A. R. 2015. Additions to the knowledge of the ground sloth *Catonyx tarijensis* (Xenarthra, Pilosa) in the Pleistocene of Argentina. *Paläontologische Zeitschrift*, Vol. 90, pp 173–183.
- Miño-Boilini, A. R., y A. A. Carlini. 2009. The Scelidotheriinae Ameghino, 1904 (Phyllophaga, Xenarthra) from the Ensenadan-Lujanian Stage/Ages (Early Pleistocene to Early-Middle Pleistocene-Early Holocene) of Argentina. *Quaternary International* 210: 93–101.
- Miño-Boilini, A. R., A. A. Carlini, J. O. Chiesa, N.P. Lucero, y A.E. Zurita. 2009. First record of *Scelidodon chiliense* (Lydekker) (Phyllophaga, Scelidotheriinae) from the Lujanian stage (late Pleistocene- early Holocene) of Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaöntologie-Abhandlungen* 253: 373–381.
- Miño-Boilini, A. R., Tomassini, R. L., Oliva, C. y T. Manera de Bianco. 2011. Adiciones al conocimiento de *Proscelidodon* Bordas, 1935 (Mammalia, Xenarthra, Scelidotheriinae) *Revista Brasileira de Paleontologia* 14(3):269-278.

- Miño-Boilini, A. R., Carlini A. A. y G. J. Scillato-Yané. 2014. Revisión sistemática y taxonómica del género *Scelidotherium* Owen, 1839 (Xenarthra, Phyllophaga, Mylodontidae). *Revista Brasileira de Paleontologia* 17(1):43-58.
- Miño-Boilini A. R., Scillato-Yané G. J. y A. E. Zurita. Comentarios sobre el holotipo de “*Scelidodon copei*” Ameghino, 1881 (Xenarthra, Tardigrada, Scelidotheriinae) *Acta geológica lilloana* 26 (2): 193–198.
- Miño-Boilini, A. R. y A. E. Zurita. 2015. Dimorphism in Quaternary Scelidotheriinae (Mammalia, Xenarthra, Phyllophaga). *Paleontología Electrónica*, 18.1.12A: 1–16.
- Morrone, J. J. 2000. El lenguaje de la cladística. Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 109 pp.
- Morrone, J. J. 2013. Sistemática, Fundamentos, métodos, aplicaciones. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 253 pp.
- Ortega, E. 1967. Descripción de los restos de un Scelidotheriinae (Edentata, Mylodontidae) de Edad Huayqueriense. Algunas consideraciones en torno a la filogenia de los Scelidotheriinae. *Ameghiniana* 5: 109-118.
- Owen, R. 1839. Fossil Mammalia (3). En: *The Zoology of the Voyage of H.M.S. Beagle* (C. Darwin., editor). Smith. Elder and Co. 65-80, láminas 18-27.
- Owen, R. 1857. On the Scelidothere (*Scelidotherium leptcephalum*, Owen). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 147: 101-110.
- Pascual, R., Ortega-Hinojosa, E.J., Gondar, D., y Tonni, E.P. 1966. *Paleontografía Bonaerense*. Tomo IV: Vertebrados. Comisión de Investigaciones Científicas: 1-202 pp
- Paula-Couto, C. 1953. *Paleontología Brasileira*. Mamíferos. Instituto Nacional do Livro. Rio de Janeiro. 513 pp.
- Paula-Couto, C. 1979. *Tratado de Paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciencias, Río de Janeiro. 509 pp.
- Pujos, F. 2000. *Scelidodon chiliensis* (Mammalia, Xenarthra) du Pleistocene terminal de “Pampa de los Fósiles” (Nord-Pérou). *Quaternaire*, 11:197-206.
- Pujos, F., Candela, A., Galli, C. I., Coira, B. L., Reguero, M. A., De los Reyes, Martín y Abello, M. A. 2012. The scelidotheriine *Proscelidodon* (Xenarthra: Mylodontidae) from the late Miocene of Maimará (Northwestern Argentina, Jujuy Province). *Ameghiniana*. Tomo 49 (4):668-674
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 25: 1-247.

- Scillato-Yané, G. J. 1977. Octomyodontidae: nueva subfamilia de Mylodontidae (Edentata, Tardigrada), descripción del cráneo y mandíbula de *Octomyodon robertoscagliai* n. sp. procedentes de la Fm. Arroyo Seco (Edad Chasiquense, Plioceno Temprano) del sur de la prov. de Buenos Aires (Argentina). Algunas consideraciones filogenéticas y sistemáticas sobre los Mylodontoidea. Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias naturales de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia” 2:123-140.
- Scillato-Yané, G.J., A.A. Carlini, S.F. Vizcaíno y Ortiz Juareguizar, E. 1995. Los Xenarthros. En: ALBERDI, M.T., LEONE, G. Y TONNI, E.P. (eds.) Evolución climática y biológica de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental Monografías del Museo de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, 9: 183-209 pp.
- Scillato-Yané, G.J. y Carlini, A.A. 1998. Nuevos Xenarthra del Friasense (Mioceno medio) de Argentina. Studia Geologica Salmanticensia 34: 43-67.
- Tauber, A. A., y J. Di Ronco. 2003. Un esqueleto articulado de Mylodon sp. (Tardigrada, Mylodontidae) del Pleistoceno Tardío de Córdoba, Argentina. Ameghiniana 40(4, Suplemento):108R.
- Tauber, A. A., J. Di Ronco, J. M. Krapovickas, y P. E. Rodríguez. 2008a. *Glyptodon perforatus* Ameghino, 1882 (Cingulata, Glyptodontidae) en el Lujanense de Córdoba, Argentina; p. 245 in J.O. Calvo, R. Juárez Valieri, J. D. Porfiri, y D. dos Santos (eds.), Actas de Resúmenes, III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Neuquén, Argentina, Septiembre 22–25, 2008. Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina.
- Tschopp E, Mateus O. y Benson RBJ. 2015. A specimen-level phylogenetic analysis and taxonomic revision of Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda) PeerJ 3:e857.
- Willi Hennig, E. H. 1968 Elementos de una sistemática filogenética. Editorial Universitaria de Buenos Aires. 353 pp.
- Winge, H. 1915. Jordfunde og nulevende Gumlere (Edentata) fra Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasilien. E. Museo Lundii. Copenhague, 3: 321 pp.