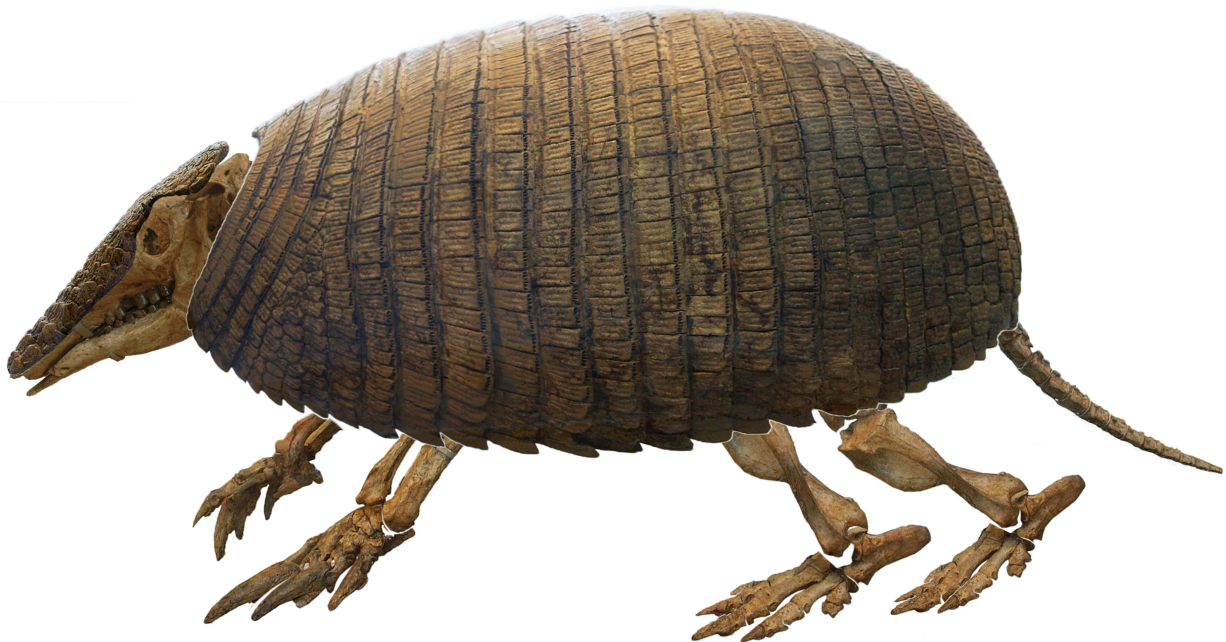


Facultad de Ciencias Naturales y Museo

Universidad Nacional de La Plata

“LOS EUTATINI (XENARTHRA, DASYPODIDAE) DEL NEÓGENO
TARDÍO, CONO SUR DE AMÉRICA DEL SUR. FILOGENIA,
DIVERSIDAD E HISTORIA BIOGEOGRÁFICA”



Lic. Cecilia M. Krmpotic

Director: Gustavo J. Scillato-Yané

Co-Director: Alfredo A. Carlini

Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales

Agradecimientos

La realización de esta Tesis Doctoral fue posible gracias a la colaboración de numerosas personas.

Quiero agradecer ante todo a mi esposo por toda su ayuda, amor y contención a lo largo de este tiempo.

A mis dos hijas, mis mayores tesoros, por su paciencia y cariño a toda hora.

A mis padres, por apoyarme siempre y en todo.

A mi Director Gustavo Juan Scillato-Yané, no sólo por sus sugerencias y críticas con respecto a mis estudios, sino también por compartir infinidad de charlas y brindarme su sincera amistad.

A mi Co-Director Alfredo A. Carlini, por sus observaciones y por su constante apoyo y estímulo para realizar los distintos estudios abarcados en este trabajo.

A Diego Brandoni y Esteban Soibelzon, por su amistad, y por su colaboración para poder realizar los capítulos de Filogenia y Estratigrafía respectivamente.

A Martín Ciancio por su gran ayuda en diversos aspectos del desarrollo de esta Tesis y por los trabajos realizados en conjunto.

A Claudio Barbeito por guiarme en los estudios histológicos llevados a cabo y brindarme sus conocimientos.

A Rubén Mario por realizar y enseñarme las distintas técnicas histológicas aplicadas.

A Carolina Acosta Hospitaleche y a Germán Gasparini por su colaboración y amistad a lo largo de estos años.

A Eduardo P. Tonni y Alberto Cione por su gran ayuda relacionada a cuestiones estratigráficas y préstamo de bibliografía.

A Cecilia Deschamps por permitirme consultar materiales en estudio a su cargo y por la traducción del resumen de este trabajo.

A Graciela Esteban por sus críticas y sugerencias con respecto a cuestiones sistemáticas.

A Claudia Montalvo por responder mis consultas y por el envío de material fotográfico.

A Guiomar Vucetich, Claudia Tambussi, Adriana Candela y Françoise Pujos por el préstamo de bibliografía y por su colaboración, en distintas ocasiones, en el transcurso de estos años.

A mis compañeros de trabajo y amigos por haberme ayudado en la realización de este trabajo: Laureno González, Alfredo Zurita, Analía Francia, Martín Zamorano, Alejandra Alcaraz, Brenda Ferrero, Georgina Erra, Guillermo López y Francisco Prevosti.

A Ignacio Noriega y Margarita Belinchón y por todo el material fotográfico brindado.

A los encargados de las diferentes colecciones visitadas: especialmente a Marcelo Reguero, Lucas Pomi, Alejandro Dondas, Alejandro Kramarz, José Luis Ramirez, Andrés Rinderknecht, Enrique Bostelmann y

Jaime E. Powell, por su gran colaboración y préstamo de materiales; y también a Juan Carlos Fernícola, Susana Bargo, Susana Cornero y Fátima R. Solomita, Betina Baglino, Daniel Boh, Vicente Di Martino, Ricardo Caputo y Teresa Manera.

También quiero agradecer a Diego Verzi y a Itatí Olivares por la consulta y préstamo de materiales depositados en la Sección de Mastozoología del Museo de La Plata.

A Enrique Bostelmann y Andrés Rinderknecht por las charlas relativas a los Eutatini. Asimismo a Gustavo Leucona por facilitarme a reconstrucción de *Eutatus* presentada en la carátula de está Tesis.

Por último quiero agradecer a mis suegros Silvia y Eduardo, y a mis amigos de toda la vida: Julieta Rech, Leonardo Ferreti, Romina Becerra, Soledad Bleta y Eduardo Fenoglio.

Índice

Capítulo I. Introducción.

I.1. Posición sistemática del orden Xenarthra: Epitheria, Notolegia, Atlantogenata	1
I.2. Edentata	5
I.3. Superorden Xenarthra	6
I.4. Orden Cingulata	7
I.5. Superfamilia Dasypodoidea	8
I.6. Generalidades acerca de la Familia Dasypodidae	9
I.7. Subfamilia Euphractinae	16
I.8. Tribu Eutatini	17
I.9. Delimitación del tema de estudio	24
I.10. Neógeno	24
I.11. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico	25
I.12. Distribución cronológica de los Eutatini del Neógeno	26
I.13. Reseña sistemática de los Eutatini del Neógeno	27
I.14. Hipótesis	30
I.15. Objetivos generales y particulares perseguidos	31

Capítulo II. Materiales y métodos.

II.1. Revisión Sistemática y descripción de los taxones	32
II.1.1. Etapas seguidas durante la realización del presente trabajo	32
II.2. Materiales	33
II.2.1. Repositorios	33
II.2.2. Ejemplares estudiados	35
II.3. Métodos	38
II.4. Análisis filogenético	43
II.5. Medidas	44

Capítulo III. Procedencia Geográfica y Estratigráfica.

III.1. Cronología y bioestratigrafía del Neógeno tardío de Argentina	54
III.2. Procedencia Estratigráfica de los Eutatini del Neógeno tardío	57
III.2.1. Distribución geográfica y estratigráfica del género <i>Chasicotatus</i>	59
III.2.2. Distribución geográfica y estratigráfica del género <i>Doellotatus</i>	69
III.2.3. Distribución geográfica y estratigráfica del género <i>Ringueletia</i>	82
III.2.4. Distribución geográfica y estratigráfica del género <i>Eutatus</i>	85

Capítulo IV. Sistemática y Descripción.

IV.1. Género <i>Eutatus</i> Gervais, 1867	101
IV.2. Características morfológicas de las especies de <i>Eutatus</i>	103
IV.3. Evaluación de las especies previamente designadas de <i>Eutatus</i>	130
IV.4. Especies del género <i>Eutatus</i> consideradas válidas	136
IV.5. Género <i>Chasicotatus</i> Scillato-Yané, 1979: 139	142
IV.6. Características morfológicas de las especies de <i>Chasicotatus</i>	143
IV.7. Especies nominadas del género <i>Chasicotatus</i>	147
IV.8. Género <i>Doellotatus</i> Bordas, 1932: 167.	153
IV.9. Características morfológicas de las distintas especies de <i>Doellotatus</i>	154
IV.10. Evaluación de las especies previamente designadas del género <i>Doellotatus</i>	163
IV.11. Especies consideradas válidas del género <i>Doellotatus</i>	170
IV.12. Género <i>Ringueletia</i> Reig, 1958: 250	174
IV.13. Características morfológicas de las especies del género <i>Ringueletia</i>	175
IV.14. Especies consideradas válidas del género <i>Ringueletia</i>	180
IV.15. Eutatini n. gen.	183
IV.Láminas	186

Capítulo V. Paleohistología.

V.1. Estudios histológicos y paleohistológicos de osteodermos de Dasypodidae	223
V.2. Caracterización histológica de los osteodermos de <i>Chaetophractus villosus</i>	225
V.3. Morfología interna de distintos representantes de la tribu Eutatini	227
V.4. Morfología interna de los osteodermos de las distintas especies de <i>Eutatus</i>	230
V.5. Morfología interna de los osteodermos de las distintas especies de <i>Chasicotatus</i>	233
V.6. Morfología interna de los osteodermos de las distintas especies de <i>Doellotatus</i>	235
V.7. Morfología interna de los osteodermos de <i>Ringueletia</i> n.sp.	236
V. Láminas	238

Capítulo VI. Contexto paleoclimático.

VI.1. Cambios climáticos globales	252
VI.2. Cambios climáticos durante el Neógeno en el Sur de América del Sur	255
VI.2.1. Mioceno (medio-tardío)-Plioceno	255
VI.2.2. Pleistoceno	259

Capítulo VII. Filogenia.

VII.1. Estudios sistemáticos y filogenéticos previos en los cuales se incluyen representantes de la tribu Eutatini	264
VII.2. Análisis filogenético	272

VII.2.1. Caracteres utilizados y sus respectivos estados	274
VII.2.2. Procedimiento	297
VII.2.3. Resultados	298
VII. Láminas	307
Capítulo VIII. Discusión de los resultados.	346
Capítulo IX. Conclusiones.	360
Bibliografía.	364
Anexo: Tabla de Medidas y Materiales.	411

Resumen

Los Dasypodidae son una de las familias de mamíferos nativos de América del Sur que cuenta con una más amplia y rica representación paleontológica (Paleoceno tardío de Brasil y Patagonia argentina hasta la Actualidad). En particular, los Eutatini están registrados en el Cenozoico desde el Casamayorensis (Barranquense, Eoceno tardío), hasta el Platense temprano (Holoceno temprano), y adquieren una diversidad importante en el Eoceno más tardío-Oligoceno. Además, son una de las tribus de dasipódidos que está mejor representada en las unidades estratigráficas cenozoicas del Sur de América del Sur, esencialmente en la Argentina. Se encuentran entre los dasipódidos que alcanzaron las distribuciones pretéritas más australes y son los que desarrollaron la pilosidad más abundante, probablemente en relación con una adaptación a climas más rigurosos. La Doctoranda considera, como hipótesis trabajo, los siguientes puntos: (1) los Eutatini constituyen un grupo natural de Euphractinae; (2) los géneros y especies de Eutatini son buenos indicadores bioestratigráficos desde el Mioceno tardío hasta el Holoceno temprano del Cono Sur de América del Sur; (3) los Eutatini alcanzan una gran diversidad genérica y específica durante el Neógeno tardío del S de América del Sur y su ausencia en el centro y N del continente se relaciona con su adaptación a climas más fríos que la mayoría de los restantes dasipódidos; y (4) los Eutatini son dasipódidos que están vinculados con ambientes áridos o semiáridos, de climas templado-fríos a fríos. Su mayor pilosidad y su marcada adaptación cavadora se habrían desarrollado en este sentido. Los objetivos perseguidos son: (a) realizar un estudio de los Euphractinae Eutatini del Neógeno y Cuaternario, los cuales se extinguen en el Holoceno temprano, con posterioridad a la mayoría de los megamamíferos sudamericanos; (b) aclarar el panorama sistemático de la Tribu y de los géneros y especies válidos; (c) analizar la

evolución de la Tribu Eutatini, a través de su diferenciación y diversificación paulatina durante el Neógeno tardío; (d) estudiar aspectos paleoecológicos en el marco de las paleomastofaunas reconocidas; (e) analizar la paleobiogeografía de los Eutatini durante el Neógeno tardío en el Cono Sur de América del Sur y sus posibles áreas de diferenciación; (f) analizar el valor bioestratigráfico de las especies consideradas de la Tribu, de acuerdo a los esquemas estratigráficos más recientes; y (g) analizar el valor de las especies consideradas de la Tribu como indicadores paleoambientales.

Como resultados sistemáticos principales del trabajo de Tesis surge lo siguiente: se reconocen como válidos cinco géneros y trece especies de Eutatini para el Neógeno tardío de Argentina y Uruguay, *Chasicotatus*, con cuatro especies (*Ch. ameghinoi*, *Chasicotatus peiranoi*, *Chasicotatus* n. sp.1 y *Chasicotatus* n. sp. 2), *Doellotatus*, con tres especies (*D. inornatus*, *D. chapadmalensis* y *Doellotatus* n. sp.), *Ringueletia*, con dos especies (*R. simpsoni* y *Ringueletia* n. sp.), *Eutatus*, con tres especies (*Eutatus seguini*, *Eutatus pascuali* y *Eutatus* n. sp. 1), y un nuevo género y especie de Eutatini gen. n., sp. n.

Como resultado de los análisis filogenéticos se concluye que los Eutatini constituyen un grupo monofilético agrupado junto con los Euphractini dentro de la subfamilia Euphractinae. La monofilia de los Eutatini está avalada por las siguientes sinapomorfías: (a) escudo escapular rudimentario; (b) forámenes pilíferos de grandes dimensiones en los osteodermos (móviles y fijos) de las distintas regiones de la coraza; (c) forámenes de la cara expuesta de los osteodermos fijos no limitados a la intersección de los surcos que delimitan la figura central de las periféricas, sino dispuestos en el surco que delimita la figura central; (d) folículos pilosos internamente extendidos hasta la mitad posterior del osteodermo; (e) centro del diente compuesto por un núcleo elevado de osteodentina.

Paralelamente se desarrollan estudios de microestructura interna y

paleohistología, y se concluye que los osteodermos de los Eutatini presentan un patrón morfológico afín con el presente en los Euphractini y claramente diferenciado de los Dasypodinae; que la morfología interna de los osteodermos de los Euphractini y Eutatini sería más derivada de acuerdo con la evidencia embriológica disponible; que el estudio de la morfología interna de los osteodermos brinda caracteres relevantes para los estudios sistemáticos, filogenéticos y paleoecológicos.

Como conclusiones paleobiogeográficas se establece que la historia biogeográfica de los Eutatini del Neógeno está restringida al cono sur de América del Sur y abarca los actuales territorios de Argentina y Uruguay; que *Chasicotatus* es un género exclusivo de Argentina, cuya distribución abarca el Noroeste y centro del país, así como la Mesopotamia, en las Provincias de Catamarca, Entre Ríos, Buenos Aires y La Pampa. El biocrón de las especies es el siguiente: *Chasicotatus ameghinoi* (Chasiquense-Huayqueriense); *Chasicotatus peiranoi* (Huayqueriense); *Chasicotatus* n. sp. 1 (Huayqueriense); *Chasicotatus* n. sp. 2 (Huayqueriense); que *Doellotatus* es un género que se encuentra en la Argentina y en el Uruguay. Dentro de Argentina se distribuye en las Provincias de Córdoba, San Luis, La Rioja, Mendoza, La Pampa, Buenos Aires y Río Negro. En Uruguay se encuentra con certeza en el Departamento de San José. El biocrón de las especies es el siguiente: *Doellotatus chapadmalensis* (Huayqueriense); *Doellotatus inornatus* (Huayqueriense-Montehermosense); *Doellotatus* n. sp. (Chapadmalalense-Vorohuense); que *Ringueletia* es un género que se encuentra en la región central de Argentina en las Provincias de Buenos Aires, Córdoba y La Pampa y en Uruguay en el Departamento de San José. El biocrón de las especies es el siguiente: *Ringueletia simpsoni* (Montehermosense) y *Ringueletia* n. sp. (Huayqueriense- Barrancalobense); que el Eutatini n. gen., n. sp. es un taxón restringido al NO de la Argentina. Se registra en la Provincia de Jujuy y su única especie está limitada al Chapadmalalense; que *Eutatus* se encuentra distribuido

en el Centro y Norte de la Argentina en las Provincias de Tucumán, Santiago del Estero, Entre Ríos, Santa Fé, Córdoba y Buenos Aires. En Uruguay se encuentra en los Departamentos: de Soriano, Canelones, Colonia y Montevideo. El biocrón de las especies el siguiente: *Eutatus seguini* (Bonaerense- Platense); *Eutatus pascuali* n. sp. (Vorohuense-Ensenadense); *Eutatus* n. sp. (Chapadmalalense superior).

Desde una perspectiva paleoambiental se concluye que los Eutatini son dasipódidos que están vinculados con ambientes áridos o semiáridos, de climas templado-fríos a fríos. La mayor pilosidad y desarrollo glandular de *Eutatus* -- género que posee una distribución temporal durante la cual se produjeron importantes cambios climáticos—se incrementa en las especies sucesivas y se refleja en ciertas modificaciones morfológicas de los osteodermos; la extinción definitiva de este último género parece haber sido probablemente consecuencia de la acción combinada de cambios climáticos y la presión de caza producto de los primeros pobladores de la región pampeana.

Abstract

Dasypodidae is one of the native mammal families of South America with the widest and richest paleontological record (late Paleocene from Brazil and Argentine Patagonia to the Recent). Particularly the Eutatini are recorded in the Cenozoic from the Casamayoran (Barrancan, late Eocene), to the early Platan (early Holocene), and reached a high diversity in the latest Eocene -Oligocene. In addition, they are one of the best represented dasypodid tribes in the Cenozoic stratigraphic units of southern South America, mainly in Argentina. They are among the dasypodids that reached the most southern distributions in the past, and the ones that developed the most abundant pilosity, probably related to the adaptation to extreme climates. The working hypothesis of this Dissertation are the following: (1) the Eutatini are a natural group of Euphractinae; (2) genera and species of Eutatini are good biostratigraphic indicators from the late Miocene to the early Holocene in the southern tip of South America; (3) the Eutatini reached a large generic and specific diversity during the late Neogene of southern South America, and their absence in the centre and north of the continent is related to their adaptation to colder climates than most of the remaining dasypodids, and (4) the Eutatini are dasypodids related to arid to semiarid environments with temperate-cold to cold climates. Their larger pilosity and their strong adaptation to digging would be developed in this sense.

The aims are: (a) to study the Eutatini Euphractinae from the Neogene and Quaternary, which became extinct in the early Holocene, after most of the South American megamammals; (b) to resolve the systematics of the Tribe and the valid genera and species (c) to analyze the evolution of the Tribe Eutatini, through its gradual differentiation and diversification during the late Neogene; (d) to study paleoecological aspects within the recognized paleomastofaunas; (e) to analyze the

paleobiogeography of the Eutatini during the late Neogene in southern South America and possible areas of differentiation; (f) to analyze the biostratigraphic value of the species of this Tribe according to the most recent stratigraphic patterns; and (g) to analyze the value of the species of this Tribe as paleoenvironmental indicators.

The following are the main stratigraphic results of this Dissertation: five genera and thirteen species of Eutatini are considered valid for the late Neogene of Argentina and Uruguay: *Chasicotatus*, with four species (*Ch. ameghinoi*, *Ch. peiranoi*, *Chasicotatus* new sp.1 and *Chasicotatus* new sp. 2), *Doellotatus*, with three species (*D. inornatus*, *D. chapadmalensis* and *Doellotatus* new sp.), *Ringueletia*, with two species (*R. simpsoni* and *Ringueletia* new sp.), *Eutatus*, with three species (*E. seguini*, *E. pascuali* and *Eutatus* new sp.), and one new genus and species of Eutatini (Eutatini new gen., new sp.).

As a result of phylogenetic analyses it is concluded that the Eutatini are a monophyletic group together with the Euphractini within the subfamily Euphractinae. The monophyly of the Eutatini is sustained by the following synapomorphies: (a) rudimentary scapular shield; (b) large piliferous foramina in osteoderms (both mobile and fixed) of the different regions of the carapace; (c) foramina of the exposed side of the fixed osteoderms not limited to the intersection of furrows that delimit the central figure from the peripheral ones, but placed along the furrow delimiting the central figure; (d) piliferous follicles internally extended up to the posterior half of the osteoderm; (e) center of the tooth formed by a high nucleus of osteodentine.

In parallel, studies of internal microstructure and paleohistology allowed concluding that osteoderms of Eutatini display a morphological pattern in common with that of Euphractini but clearly different from that of Dasypodinae; that the internal morphology of osteoderms of Euphractini and Eutatini would be more derived according to the available embryological evidence; that the study of the internal morphology of

osteoderms yields relevant characters for systematic, phylogenetic and paleoecological studies.

As paleobiogeographic conclusions, it could be established that: a) the biogeographic history of Neogene Eutatini is restricted to the southern tip of South America including the present territories of Argentina and Uruguay; b) *Chasicotatus* is an exclusive genus of Argentina, distributed in the centre and northwest, as well as the Mesopotamia, in the provinces of Catamarca, Entre Ríos, Buenos Aires and La Pampa, and the biochron of the species is as following: *Chasicotatus ameghinoi* (Chasicoan-Huayquerian), *Chasicotatus peiranoi* (Huayquerian), *Chasicotatus* new sp. 1 (Huayquerian), *Chasicotatus* new sp. 2 (Huayquerian); c) *Doellotatus* is recorded in Argentina and Uruguay; in Argentina it is found in the provinces of Córdoba, San Luis, La Rioja, Mendoza, La Pampa, Buenos Aires and Río Negro; in Uruguay it is found certainly in the departments of San José and Colonia, the biochron of the species is as following: *Doellotatus chapadmalensis* (Huayquerian), *Doellotatus inornatus* (Huayquerian-Montehermosan), *Doellotatus* new sp. (Chapadmalalan- Vorohuean); d) *Ringueletia* is recorded in central Argentina in the provinces of Buenos Aires, Córdoba and La Pampa, and in Uruguay in the Department of San José; the biochron of the species is as follows: *Ringueletia simpsoni* (Montehermosan) and *Ringueletia* new sp. (Huayquerian- Barrancaloban); e) Eutatini gen. et sp. nov. is restricted to the northwest of Argentina, in the Province of Jujuy, and its single species is limited to the Chapadmalalan; and f) *Eutatus* is recorded in the central and north of Argentina in the provinces of Tucumán, Santiago del Estero, Entre Ríos, Santa Fé, Córdoba and Buenos Aires; in Uruguay it is found in the departments of Soriano, Canelones and Montevideo, the biochron of the species is as follows: *Eutatus seguini* (Bonaerian-Platan), *Eutatus pascuali* (Vorohuean-Ensenadan), *Eutatus* new sp. (Chapadmalalan).

From a paleoenvironmental standpoint it is concluded that the Eutatine are

dasypodids related to arid to semiarid environments of temperate-cold to cold climates. The larger pilosity and glandular development of *Eutatus* – the temporal distribution of which encompassed a period of strong climatic changes—increases in the successive species and is reflected in certain morphological modifications of the osteoderms; the definite extinction of this genus seems to have been probably a consequence of the combined action of climatic changes and hunting pressure of the first aborigines of the Pampean region.

Capítulo I. Introducción

Los integrantes del superorden Xenarthra constituyen un componente distintivo de la fauna de América del Sur y durante el Cenozoico alcanzan una gran diversidad taxonómica y morfológica. Los representantes actuales se dividen tradicionalmente en 3 familias: Dasypodidae (armadillos fosoriales), Mymercophagidae (osos hormigueros terrestres y arbóreos) y Bradypodidae (perezosos) (Simpson, 1945). La primera familia se encuentra dentro del orden Cingulata y las dos últimas dentro del orden Pilosa. El carácter derivado más conspicuo que los agrupa es la presencia de articulaciones xenartrales intervertebrales (Engelmann, 1985; Gaudin, 1999; Patterson et al., 1992), y es el que da origen a su nombre (*xenos*= extraño, y *arthros*= articulación).

I.1. Posición sistemática del orden Xenarthra: Epitheria, Notolegia, Atlantogenata

Desde una perspectiva sistemática, el superorden Xenarthra es importante debido al lugar que ocupa en las hipótesis de las filogenias de mamíferos de alto rango. Actualmente se discuten principalmente tres hipótesis.

Una de ellas postula que los Xenarthra se separan tempranamente de los otros tres clados de mamíferos placentarios (Euarchontoglires, Laurasiatheria y Afrotheria) agrupados como Epitheria (Fig. I.1A). Esta hipótesis es sostenida típicamente por morfológicos (McKenna, 1975; Novacek y

Wyss, 1986; Novacek, 1992; Shoshani y McKenna, 1998) y es aceptada en la última clasificación a base de datos morfológicos en mamíferos (McKenna y Bell, 1997). Recientemente también es apoyada por la filogenia molecular de Kriegs et al. (2006) en la cual se emplean retroposones como marcadores filogenéticos.

Entre los morfólogos, McKenna (1975) fundamenta una posición basal para los Xenarthra, debido a que sus integrantes presentan caracteres (anatómicos y fisiológicos) que se asumen como plesiomorfías para los mamíferos por ej.: temperatura corporal baja y pobremente regulada, carencia de una clara diferenciación entre útero y vagina, posición intra-abdominal de los testículos, presencia de coracoides, costillas esternales osificadas, precoracoides y fenestra coraco-escapular y presencia de septomaxilares. Sin embargo, algunas estas sinapomorfías son discutidas por otros autores por ej.: Novacek (1982) observa que las costillas esternales osificadas de los xenartros articulan con las esternibras de un modo único y que, probablemente, no sean homologas a las de los monotremas y synapsidos; Wible et al. (1990) sostienen que el septomaxilar de los xenartros es una neoformación, etc.

Una segunda hipótesis plantea que los Afrotheria se separan de los otros tres clados (agrupados como Notolegia) en la base del árbol de los placentarios, de modo que los Xenarthra serían el grupo hermano de los Boreoeutheria (Laurasiatheria junto con Euarchontoglires, Fig. 1.1B). Esta hipótesis es sostenida por la mayoría de los estudios filogenéticos moleculares (Murphy et al., 2001; Delsuc et al., 2002; Amrine et al., 2003; Springer et al., 2003, 2004; Nikolaev et al., 2007).

La tercer hipótesis filogenética (Fig. I.1C), a base de estudios moleculares, propone que los Xenarthra y los Afrotheria se agrupan juntos (Atlantogenata) en la base del árbol, con la exclusión de Laurasiatheria y Euarchontoglires (Boreoeutheria) (Hallström et al., 2007; Murphy et al., 2007; Wildman et al., 2007).

Wildman et al. (2007) acompañan esta última hipótesis con un escenario biogeográfico. Bajo este punto de vista los mamíferos placentarios se subdividen en dos linajes separados durante el Cretácico, uno al sur en Gondwana (Atlantogenata) y otro al norte en Laurasia (Boreoeutheria). Más tarde, en el Cretácico tardío, resulta la separación vicariante de los clados Afrotheria en África y Xenarthra en Sudamérica.

Hallström et al. (2007), en cambio, sugieren que la hipótesis de Atlantogenata es consistente con el registro fósil, pero adhieren a la hipótesis biogeográfica planteada por Asher et al. (2003). En su trabajo, Hallström et al. (2007) postulan que los xenartros y otros mamíferos placentarios habrían colonizado América del Sur provenientes del Norte (Laurasia) en el Cretácico tardío. La separación entre Atlantogenata y Boreoeutheria sucede hace 100 Ma. Más tarde tiene lugar la división entre Xenarthra y Afrotheria (97-98 Ma) debido a su separación vicariante.

Si bien un acercamiento entre los estudios filogenéticos y biogeográficos es promisorio para alcanzar una mayor resolución de la historia evolutiva de los mamíferos placentarios, en el caso particular de los xenartros, su origen biogeográfico todavía permanece incierto (Pascual y Ortiz-Jaureguizar, 2007).

En cualquier caso, las evidencias empíricas disponibles indican que no se conocen xenartros tempranos fuera de América del Sur y, asimismo, que su

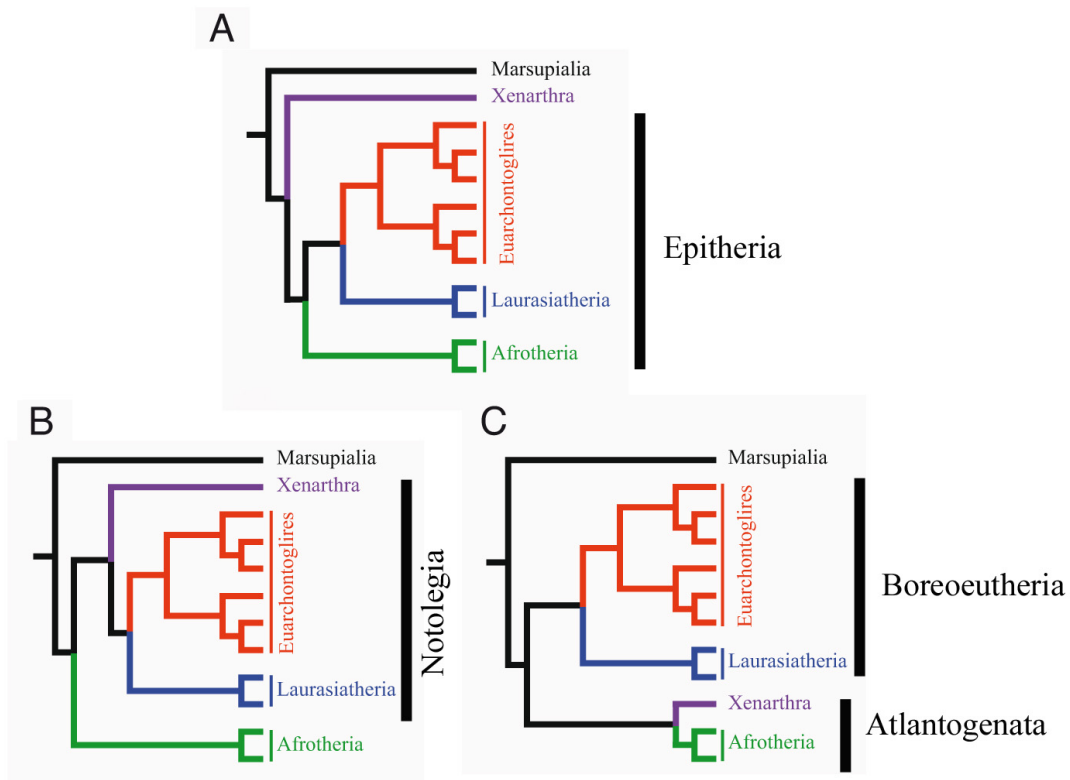


Fig. I.1: Distintas hipótesis alternativas sobre las relaciones filogenéticas de los cuatro clados de mamíferos placentarios. Modificado de Wildman et al. (2007, Fig. 1).

antigüedad paleocena en este continente no es tan grande como la que cabría esperar según algunas de las hipótesis previas (Carlini et al., 1994).

Asher (2007) realiza un estudio sumamente completo combinando datos moleculares, morfológicos e incluyendo taxones fósiles. Este análisis soporta igualmente el clado Afrotheria o el clado Xenarthra, como grupo basal dentro de los mamíferos placentarios.

I.2. Edentata

En un principio los Xenarthra fueron agrupados con los pangolines (*Manis*) y los cerdos hormigueros (*Orycteropus*) dentro de un grupo llamado Edentata [e.g. Vicq-D'Azyr, 1792; Cuvier, 1798 (v. Scillato-Yané, 1982; Glass, 1985)]. Más tarde Huxley (1872) ubica los cerdos hormigueros en el orden Tubulidentata y los pangolines dentro del orden Squamata [nombre preocupado que se reemplaza por Pholidota (Weber, 1904)]. Sin embargo algunos morfólogos posteriormente agrupan en la cohorte Edentata los ordenes Xenarthra, Pholidota y el suborden Palaeanodonta (orden incertae sedis; Rose et al., 1991), del Paleógeno de Norteamérica y Europa (e.g. Matthew, 1918; McKenna, 1975; Cifelli, 1983; Novacek y Wyss, 1986; Novacek, 1992; Patterson et al., 1992). Simpson (1931) sostiene que los Xenarthra y los Palaeanodonta comparten un ancestro común, pero más tarde, abandona la idea de un ancestro común para Xenarthra y Pholidota (Simpson, 1945). Emry (1970), en cambio, cree que los Palaeanodonta son ancestros de los Pholidota pero no de los Xenarthra. Rose y Emry (1993) discuten ampliamente los caracteres morfológicos que se utilizan para sostener el superorden Edentata, concluyendo que éstos son convergencias adquiridas en asociación con la mimercofagia y el comportamiento fosorial, pero que ninguno soporta a este superorden. La idea de un ancestro común para el orden Xenarthra y Pholidota es descartada en sucesivos estudios moleculares (e.g. de Jong et al., 1985; Sarich, 1985; Shoshani, 1986; Delsuc et al., 2001, 2002; Madsen et al., 2001; Murphy et al., 2001; Amrine et al., 2003, etc.). Asimismo los Pholidota son

agrupados con los Carnivora (e.g. de Jong et al., 1985; Eizirik et al., 2001; Murphy et al., 2001; Delsuc et al., 2002; Amrine et al., 2003;). Esta posición también es sostenida por algunas filogenias a base de datos morfológicos (e.g. Shoshani y McKenna, 1998). Bergqvist et al. (2004) reconocen en la fauna de Itaboraí huesos de los miembros anteriores de xenartos primitivos. Las características que presentan los ejemplares los relacionan con los Palaeanodonta, aunque no se puede descartar que se traten, en realidad, de convergencias.

I.3. Superorden Xenarthra

El superorden Xenarthra incluye 31 especies vivientes agrupadas en 14 géneros (Wetzel, 1985; Redford y Eisenberg, 1992; McKenna y Bell, 1997) y más de 150 géneros fósiles (McKenna y Bell, 1997). Este diverso conjunto de xenartos vivientes y extintos fue reunido en un principio por su restringida distribución geográfica y por sus inusuales características morfológicas. Engelmann (1985) fue el primero en realizar un análisis filogenético sustentando la monofilia del superorden Xenarthra. Entre los caracteres que este autor reconoce como sinapomorfías se encuentran: las articulaciones xenartrales intervertebrales, la fusión de los procesos transversos de las vértebras anteriores caudales al isquión, las osificaciones dermales, la simplificación dentaria, la fusión isquio-sacra, la presencia de una espina escapular secundaria, etc. Más tarde otros estudios filogenéticos morfológicos agregaron nuevas sinapomorfías por ej: contacto entotimpánico/pterigoides, ausencia del contacto ectotimpánico/ aliesfenoides, ausencia de la arteria stapedia en adultos,

elongación de las metapófisis, presencia de un gran hueso sesamoideo palmar, presencia del septo maxilar, ausencia del foramen mastoideo, pérdida del interparietal, presencia de un ectotimpánico bien desarrollado (Gaudin 1995; Gaudin et al., 1996; Gaudin, 1999; McDonald, 2003; Gaudin, 2004; Rose et al., 2005, etc.). Asimismo, desde sus comienzos, los estudios filogenéticos a base de datos moleculares soportan un ancestro común para los Xenarthra (de Jong et al., 1985; Sarich, 1985; Delsuc et al., 2001; 2002; Madsen et al., 2001; Murphy et al., 2001).

I.4. Orden Cingulata

Los Xenarthra se dividen en dos ordenes Pilosa (Vermilingua y Tardigrada) y Cingulata. Este último comprende los armadillos vivientes así como la gran radiación de formas extintas, que incluyen no sólo la amplia variedad de armadillos fósiles, sino también gliptodontes y pampaterios. Desde el estudio filogenético de Engelmann (1985) sucesivos trabajos filogenéticos morfológicos (Gaudin, 1995; Gaudin, 1999; McDonald, 2003; Gaudin, 2004; Gaudin y Wible, 2006) y moleculares (de Jong et al., 1985; Sarich, 1985; Delsuc et al., 2002, 2003) apoyan un ancestro común para este orden. Las sinapomorfías morfológicas más características son: modificación de los osículos dermales consistentes en osteodermos articulados, fusión del axis con una o más vértebras cervicales siguientes; fusión proximal y distal de la tibia-fíbula, desarrollo de una cresta lateral en la articulación radial de la tróclea humeral, trocánter mayor del fémur extendiéndose proximalmente a la cabeza

del fémur, proceso paraoccipital expandido, articulaciones xenartrales entre anapófisis y costillas en las vértebras torácicas y anapófisis y procesos transversos en las vértebras lumbares, dentición homodonta, dientes inferiores posteriores cubiertos lateralmente por la rama mandibular ascendente, foramen carotídeo entre el basiesfenoides y el petroso, apertura nasal externa inclinada antero-ventralmente en vista lateral, etc. Dentro de este orden se encuentran las superfamilias Dasypodoidea (familias Dasypodidae y Peltephilidae) y Glyptodontoidea (familias Glyptodontidae y Pamphateridae).

I.5. Superfamilia Dasypodoidea

Dentro de esta superfamilia se ubican las familias Peltephilidae y Dasypodidae (McKenna y Bell, 1997), la primera sólo con representantes extintos. Los representantes vivientes de la segunda familia están agrupados en 8 géneros y 21 especies (Wetzel, 1985; Nowak, 1999; Parera, 2002), pero teniendo en cuenta el registro fósil la diversidad ha sido mucho mayor, llegando a reconocerse unos 40 géneros extinguidos y unas 200 especies (Scillato-Yané, 1980; Mones, 1986; McKenna y Bell, 1997). De acuerdo a McKenna y Bell (1997), los Dasypodidae, están divididos en tres subfamilias: Dasypodinae, Euphractinae y Tolypeutinae. Los representantes vivientes, asimismo, están agrupados en cinco tribus: Dasypodini, Euphractini, Tolypeutini, Priodontini y Chlamyphorini, las cuales están sustentadas por caracteres morfológicos diversos (Wetzel, 1985; McKenna y Bell, 1997), entre ellos la estructura de sus espermatozoides (Cética et al., 1998; Cética y Merani, 2008). A estas cinco

tribus que engloban a los representantes vivientes y fósiles, se le agregan tres que sólo poseen representantes extintos: Eutatini (Bordas, 1933; Simpson, 1945; McKenna y Bell, 1997), Astegotheriini y Stegotheriini (Ameghino, 1889; McKenna y Bell, 1997; Carlini et al., 2005).

I.6. Generalidades acerca de la Familia Dasypodidae

Distribución geográfica: los Dasypodidae son elementos característicos de la región Neotropical. Actualmente su distribución alcanza el extremo sur de Patagonia, es decir a 52 ° de latitud sur (Wetzel, 1985; Nowak, 1999; Parera, 2002), inclusive en Tierra del Fuego (como forma introducida, Poljak et al., 2007), hasta el sur de los Estados Unidos de América, alrededor de 40° de latitud norte (Aguiar y Da Fonseca, 2008).

Distribución geocronológica: la subfamilia Dasypodinae es la que incluye a la tribu Astegotheriini en la cual se encuentran los representantes más antiguos de la familia Dasypodidae, con una antigüedad mayor a 50 Ma, Paleoceno tardío (Itaboraiense) de la localidad de São José de Itaboraí (Scillato-Yané, 1976; Cifelli, 1983; Oliveira y Bergqvist, 1998; Bergqvist et al., 2004; Carlini et al., 2005). En Argentina, restos con procedencia precisa, pero muy escasos, fueron descritos por Simpson (1948) procedentes de la Formación Río Chico (Edad Riochiquense, Paleoceno tardío). Esqueletos parciales se conocen desde el Casamayorensis (Eoceno tardío, Kay et al., 1999; Carlini et al., 2005), aunque los esqueletos prácticamente completos proceden recién del

Mioceno temprano (Hoffstetter, 1958, 1982; Pascual et al., 1985). La subfamilia Dasypodinae, junto con los Euphractinae, comprenden la mayor parte de las especies actuales y fósiles conocidas, en tanto que los Tolypeutinae se registran recién desde el Mioceno medio (13 Ma) y no alcanzan una diversidad significativa (Carlini et al., 1997). En América del Norte, los Dasypodidae se conocen fósiles a partir del Plioceno tardío durante el Gran Intercambio Biótico Americano -GIBA- (v. Webb, 1978, 1991; Reig, 1981; Marshall et al., 1982; Carlini et al., 2008); penetraron allí como inmigrantes de origen sudamericano. En el Cenozoico de la región austral de América del Sur se han registrado numerosísimas especies y, ya hacia el Plioceno y Cuaternario en particular, varios géneros y especies vivientes (Scillato-Yané, 1986).

Coraza: uno de los rasgos anatómicos más particulares de la familia Dasypodidae es la presencia de una cobertura dorsal protectora formada por osteodermos a los que se les superponen escamas córneas. Los osteodermos cubren de manera constante el dorso de la cabeza (escudete cefálico), el tronco (coraza dorsal) y, generalmente, envuelven la cola (estuche caudal), excepto en el género *Cabassous* (Wetzel, 1985). Además, los osteodermos también pueden estar presentes en el tegumento del rostro, de la región ventral del tronco y recubriendo parcialmente los miembros, aunque, sin embargo, en estas áreas no llegan a formar escudos continuos y la relación con las escamas córneas es muy variable. Los pelos del dorso se insertan en los osteodermos y emergen entre los intersticios de escamas contiguas. La coraza dorsal, en general puede subdividirse en un escudo escapular, una región de bandas

móviles y un escudo pélvico. Asimismo, delante del escudo escapular pueden encontrarse algunas bandas movibles denominadas bandas nucales. Si bien todos los armadillos vivos presentan un escudo escapular conspicuo, en muchas formas fósiles éste se encuentra reducido o incluso ausente.

Dieta: los armadillos se alimentan de una amplia variedad de alimentos, desde plantas e insectos (larvales y adultos) y otros invertebrados hasta vertebrados pequeños, tales como roedores, pequeñas aves, lagartijas, serpientes y sapos.

Según Redford (1985), los nueve géneros de armadillos vivos pueden ser divididos en cuatro grupos de acuerdo a sus especializaciones alimenticias. Estos grupos son: (1) carnívoros-omnívoros (*Zaedyus*, *Euphractus* y *Chaetophractus*): consumen cualquier tipo de alimento de materia animal, así como diferentes tipos de frutas y tubérculos; (2) insectívoros generalizados cavadores (*Chlamyphorus*): consumen insectos y posiblemente algún alimento de origen vegetal; (3) insectívoros generalizados de hábitos terrestres: (*Dasypus*): principalmente insectos (gran proporción de hormigas y termitas) y algunos otros artrópodos y alimento vegetal; (4) comedores de hormigas y termitas (*Cabassous*, *Tolypeutes* y *Priodontes*): casi exclusivamente hormigas y termitas, pero *Cabassous* y *Tolypeutes* consumen una cantidad mayor de otros artrópodos que *Priodontes*.

Tanto en las observaciones de Redford (1985), como en muchos de los trabajos previos allí citados y en trabajos posteriores, se evidenciaron variaciones estacionales en cuanto a los porcentajes de cada ítem (v. Soibelzon et al., 2007). Asimismo, según trabajos más recientes, el esquema de

agrupamiento planteado por este autor no sería tan claro. Por ejemplo en la materia fecal de *Priodontes* se encontraron restos vegetales, dípteros y otros invertebrados (Anacleto y Marinho-Filho, 2001). En estudios sobre la dieta de *Tolypeutes* se ha registrado material vegetal (Bolkovic et al., 1995). Para *Chaetophractus vellerosus*, Soibelzon et al. (2007) señalan que los insectos son el ítem mas frecuente en el contenido estomacal; en el caso de *Euphractus sexcinctus* la mayor parte de la dieta consiste en material vegetal (Cuéllar, 2008). Si bien *Dasypus novemcinctus* presenta en el tejido gástrico actividad de enzimas quitinasas para ayudar a digerir el exoesqueleto de insectos, también se ha dado a conocer la ingesta de otros alimentos como por ejemplo huevos de aves y de reptiles (McDonough y Loughry, 2008 y bibliografía allí citada). Estos últimos autores elaboran una tabla en la que se resumen veintitrés estudios referidos a la dieta de los Dasypodidae. Este rango de variación trófica fue reconocida del mismo modo en Dasypodidae fósiles mediante estudios paleobiológicos (Vizcaíno et al., 2004).

Actividad: si bien en general se considera un grupo de hábitos preferentemente nocturnos, existen variaciones entre las distintas especies con respecto a su mayor actividad diaria. Para *Chaetophractus villosus* fue descrita una actividad principalmente diurna (Casanave et al., 2003; Poljak et al., 2004; Meritt, 2008). Sin embargo, Abba y Cassini (2008) sostienen que la mayor actividad de *C. villosus* sucede entre la tarde y la noche. Parera (2002) encuentra diferencias estacionales indicando que esta especie es más diurna en invierno que en verano, este mismo patrón fue observado en *C. vellerosus*

(Greeger, 1985). *Dasypus hybridus* tendría una actividad típicamente diurna (Casanave et al., 2003; Abba y Cassini, 2008) al igual que *Zaedyus pichiy* (Superina et al., 2008) y a diferencia de *Dasypus novemcinctus*, con una actividad nocturna (Cuéllar, 2008). *Euphratus sexcinctus* sería diurno o nocturno dependiendo de la época del año, el clima y si es o no perseguido para su caza (Meritt, 2008).

Comportamiento social: los armadillos son principalmente solitarios, sin embargo viven largos periodos de tiempo durante los cuales habitan las mismas áreas año tras año, existiendo de este modo, zonas de solapamiento entre distintos individuos (McDonough y Loughry, 2008 y bibliografía allí citada). Se evidencian comportamientos agresivos para defender sus territorios (McDonough y Loughry, 2008) y en épocas reproductivas (McDonough, 1994; Superina et al., 2008). En algunos casos también muestran comportamientos de afinidad; éstos se observan en parejas reproductivas y en camadas de hermanos juveniles buscando alimento con o sin su madre (McDonough y Loughry, 2008).

Particularidades reproductivas

Poliembrionía: en al menos dos especies de *Dasypus* se demuestra esta particularidad reproductiva (Enders, 2008). Las hembras producen un único huevo fertilizado, el cual se divide y produce múltiples embriones. De este modo nacen camadas genéticamente idénticas. El primero en describir detalladamente este proceso fue Fernández (1909). Si bien este tipo

reproductivo particular fue estudiado por varios autores (Newman y Patterson, 1910; Patterson, 1913; Galbreath, 1985; Enders, 2008), todavía no se conoce a ciencia cierta cómo evolucionó el desarrollo poliembrionario.

Otra particularidad remarcable es el retraso en la fijación del óvulo fecundado. La ovulación ocurre en el verano y el óvulo recién se implanta en el otoño, permaneciendo el blastocito en estado inactivo en el fundus uterino hasta su implantación tardía (Galbreath, 1985 y bibliografía allí citada).

Hábitos cavadores: las cuevas son usadas para dormir, como lugar de reserva de comidas y para ocultarse de los depredadores. También para protegerse de condiciones climáticas adversas y como cámaras de nacimiento. Se han encontrado nidos de pasto en el interior de las cuevas en algunas especies, por ejemplo *Dasyus hybridus*, *Chaetophractus villosus* y *C. vellerosus* (Abba y Cassini, 2008). Muchas de las particularidades esqueléticas de los armadillos están relacionadas con los hábitos cavadores. De este modo, la presencia de articulaciones xenartrales permite una mayor flexión del eje vertebral, lo cual facilita el desplazamiento de dichos animales por sus estrechas madrigueras (Scillato-Yané, 1982). Por otra parte, la unión isquio-sacra implica un fortalecimiento de la parte posterior del tronco, ya que la pelvis se fija al esqueleto axial mediante dos puntos de contacto; este fortalecimiento representa un beneficio para animales cavadores y se verifica en otros mamíferos con iguales hábitos, como por ejemplo en el “topo marsupial” (*Notoryctes*) (Scillato-Yané, 1982).

Termoregulación imperfecta: la temperatura corporal de los armadillos es altamente variable. Por ejemplo, estudios en *Zaedyus pichiy* señalan que esta especie tiene una temperatura promedio de 35,1°C y ésta puede bajar 10°C cuando el animal entra en sopor (Superina et al., 2008). Por otra parte se ha demostrado que los armadillos tienen tasas metabólicas bajas con respecto a la mayoría de los mamíferos euterios. Lovegrove (2001) observa que los mamíferos acorazados tales como los armadillos, tienen tasas metabólicas bajas comparadas con los mamíferos no acorazados. Este autor propone que la baja fisiología metabólica de los armadillos es consecuencia de una débil presión selectiva para incrementar su rendimiento locomotor (y por lo tanto una alta capacidad aeróbica), porque la armadura corporal reduce los riesgos de depredación y la necesidad de mecanismos de escape rápido. Boily (2002) estudia las tasas metabólicas BMR (tasa metabólica del animal en reposo y sin estrés térmico) y PMR (tasa metabólica del animal, después de provocarle estrés térmico por un descenso de temperatura), en individuos de *D. novemcinctus*. Sus resultados sostienen la hipótesis de Lovegrove (2001) (fundamentada en el modelo de capacidad aeróbica) para la evolución de la endotermia. Por lo tanto las tasas metabólicas basales (BMR) bajas observadas en *Dasypus novemcinctus* tendrían como consecuencia una endotermia irregular.

Ambientes: las especies vivientes de esta familia abarcan una gran variedad de ambientes. En los trabajos de Redford y Eisenberg (1992) y Parera (2002) se describe la distribución de las distintas especies. Así por ejemplo

Chaetophractus nationi se encuentra en áreas de gran altitud con vegetación arbustiva. La especie *C. villosus* se halla típicamente en pastizales de la llanura pampeana y en las ecorregiones Estepa Patagónica y Monte. *C. vellerosus* habita en ambientes secos de bajas y altas altitudes y el género *Zaedyus* en zonas de vegetación abierta, estepas arbustivas y pastizales desérticos.

Chlamyphorus es el más fosorial; ocupa zonas con suelos arenosos y bajas precipitaciones. *Dasypus hybridus* se encuentra en áreas de vegetación abierta, *D. novemcinctus* en zonas más cerradas y *Dasypus septencinctus* habita en bosques en galería; asimismo las tres últimas especies habitan áreas de pastizales. *Euphractus sexcinctus* se encuentra en sabanas, siendo en la Argentina la sabana Chaqueña su hábitat más típico. *Priodontes* se halla en bosques tropicales y sabanas abiertas, *Cabassous* ocupa áreas de vegetación abierta y el género *Tolypeutes* es típico de ambientes secos.

I.7. Subfamilia Euphractinae

En esta subfamilia se agrupan las tribus: Eutatini (con todos sus representantes fósiles) y Euphractini (con representantes fósiles y actuales). McKenna y Bell (1997) sostienen que el uso de tribus resulta útil en ciertos grupos de edentados, roedores, carnívoros y perisodáctilos, los cuales están debajo del rango de subfamilia. En su Tesis Doctoral Scillato-Yané (1982) brinda una serie de características para realizar la diagnosis de la subfamilia, entre las cuales se destacan: escudete cefálico sub-triangular, presencia de bandas nucales, márgenes de la coraza dentellados, ornamentación peculiar

de los osteodermos, miembros robustos y adaptados a la función cavadora, etc.

I.8. Tribu Eutatini

Los Dasypodidae Eutatini están registrados en el Cenozoico de Patagonia desde el Casamayorensis (Barranquense, Eoceno tardío) y adquieren una diversidad considerable en el Mustersense (Eoceno tardío) (5 géneros y 5 especies) y en el Deseadense (Oligoceno tardío) (6 géneros y 6 especies) (Scillato-Yané, 1980). Para la localidad de la Gran Barranca Sur del Lago Colhue-Huapi (Provincia de Chubut, Argentina), a partir del Oligoceno temprano (Tinguiririquense) aumenta notablemente la diversidad y representación de los Eutatini (Carlini et al., 2004, 2005). Los Eutatini de edad Tinguiririquense estarían representados por *Meteutatus* sp., *Sadypus* sp., *Stenotatus* sp. y tres nuevas especies en estudio (Carlini et al., 2005). Estos autores también señalan una nueva especie de Eutatini para la fauna del Oligoceno temprano de Gran Barranca.

La mayoría de los géneros eocenos y oligocenos se conocen casi exclusivamente a base de osteodermos de la coraza. Se encuentran restos más completos a partir del Mioceno temprano (Santacrucense), lapso del cual datan esqueletos casi completos (*Proeutatus* y *Stenotatus*).

Geográficamente ésta es una de las tribus de dasipódidos que está mejor representada en las unidades estratigráficas cenozoicas del Sur de América del Sur, esencialmente en la Argentina (Scillato-Yané, 1980; Scillato-

Yané et al., 1995) y en menor proporción en el Uruguay (Mones y Francis, 1973; Perea, 1998; Bostelmann et al., 2008 a,b,c,) y en Chile (Croft et al., 2007); en cambio, no se han registrado en el sur de Brasil, donde abundan muchos representantes pleistocenos de la fauna pampeana. Los Eutatini se encuentran entre los dasipódidos que alcanzaron las distribuciones pretéritas más australes y son los que desarrollaron la pilosidad más abundante, probablemente en relación con una adaptación a climas más fríos (Scillato-Yané et al., 1995).

Reseña histórica de la Tribu Eutatini

Paul Gervais (1867) funda el género *Eutatus* a base de materiales de la segunda colección de F. Seguin, la cual fue adquirida por el Muséum National d' Histoire Naturelle (Paris) en 1871.

En 1891, Ameghino designa los géneros *Stenotatus* Ameghino (1891a) y *Proeutatus*, Ameghino (1891b); más tarde, en 1902, funda cuatro géneros más: *Meteutatus*, *Pseudeutatus*, *Anteutatus* y *Archaeutatus*. Los trata como géneros relacionados entre sí y con *Eutatus*, y los incluye en la familia Dasypodidae.

Scott (1903-1904) funda el género *Paraeutatus*. Posteriormente Bordas (1932) nombra el género *Doellotatus* y, en 1933, crea la nueva subfamilia Eutatinae, donde coloca los géneros *Eutatus*, *Doellotatus* y *Proeutatus* para el "Pampeano", "Araucano" y "Santacruceño", respectivamente. Según él, estos géneros no pueden ser incluidos en las subfamilias presentes hasta ese

momento y para sustentar la creación de esta nueva subfamilia utiliza 4 caracteres, los cuales se enumeran a continuación:

1) Cráneo alargado; los premaxilares junto con los maxilares constituyen un largo hocico.

2) Dentadura que ocupa más o menos una tercera parte del largo total del cráneo y compuesta por nueve molariformes superiores y diez inferiores, de contorno sub-elíptico o semicircular; la superficie masticatoria presenta crestas en los individuos jóvenes y es plana en los adultos. El primer diente se inserta en los maxilares, lejos de la sutura entre premaxilares y maxilares.

3) Caparazón formado por doce o trece bandas móviles, cubriendo los dos tercios anteriores del cuerpo; el tercio posterior está protegido por un escudo pelviano. Escudete cefálico ovalado, alargado, formado por placas muy irregulares.

4) De los cinco dedos del pie, el tercero y cuarto son más robustos.

Simpson (1945) cambia la categoría de subfamilia a la de tribu; reconoce así la tribu Eutatini, conformada por los géneros: *Meteutatus*, *Proeutatus*, *Doellotatus* y *Eutatus*, y la ubica dentro de la subfamilia Dasypodinae.

Hoffstetter (1958) acepta la validez de la tribu Eutatini, la cual según él está representada por taxones con caracteres asociados a un régimen alimentario probablemente herbívoro. Todos los caracteres craneales que utiliza para definir la tribu tienen que ver con dicha especulación. En cuanto a la coraza dorsal, resalta la ausencia de un escudo escapular definido (ya

señalada por Bordas, 1933) y la presencia de enormes forámenes pilíferos en el margen posterior de los osteodermos que la conforman. Al igual que Bordas, sólo incluye los géneros *Proeutatus*, *Doellotatus* y *Eutatus*, señalando que esta tribu está bien definida a partir del Oligoceno tardío y excluye los géneros *Pseudeutatus* (Ameghino, 1902), *Meteutatus* (incl. *Sadypus*) (Ameghino, 1902) procedentes de pisos inferiores. No se extiende acerca de los restantes géneros nominados por Ameghino. En el caso de *Stenotatus* lo considera sinónimo de *Prozaedyus*.

Reig (1958) define el género *Ringueletia* y más tarde Scillato-Yané, en 1979, funda el género *Chasicotatus*.

Patterson y Pascual (1968) ubican la tribu Eutatini junto con la tribu Euphractini dentro de la subfamilia Euphractinae, esquema que mantendrán Scillato-Yané (1980, 1982) y McKenna y Bell (1997) (entre otros).

En su revisión sistemática (Scillato-Yané, 1980) incluye dentro de la tribu Eutatini los géneros *Meteutatus*, *Anteutatus*, *Sadypus*, *Pseudeutatus*, *Pachyzaedyus* (Ameghino, 1902), *Stenotatus*, *Proeutatus*, *Archaeutatus*, *Paraeutatus*, *Doellotatus*, *Chasicotatus*, *Ringueletia* y *Eutatus*. Más tarde, el mismo autor (1982) brinda una serie de caracteres cráneo-dentarios propios de ella: arcada cigomática con proceso descendente, rostro más alargado que en los Euphractini, rama ascendente de la mandíbula más elevada que en los Euphractini, dientes de sección sub-oval raramente tendiendo al tipo bilobulado, superficie de desgaste con una cresta transversal y una más baja longitudinal. Asimismo son caracteres postcraneales: fémur con tercer trocánter de posición más baja que en los Euphractini. Y son caracteres de la coraza

dorsal: bandas nucales numerosas, coraza sin escudo escapular o sumamente rudimentario, placas gruesas y forámenes pilíferos de gran tamaño.

McKenna y Bell, en 1997 agrupan dentro de la tribu Eutatini los géneros *Meteutatus*, *Anteutatus*, *Pseudeutatus*, *Stenotatus*, *Proeutatus*, *Archaeutatus*, *Paraeutatus*, *Doellotatus*, *Chasicotatus*, *Ringueletia* y *Eutatus* (con *Sadypus* como sinónimo de *Meteutatus* y *Pachyzaedyus* de *Pseudeutatus*).

Carlini et al. (2005) reconocen para el Oligoceno inferior de la localidad de la Gran Barranca del Lago Colhue Huapi (Chubut, Argentina), cuatro especies nuevas de Eutatini, de las cuales al menos una pertenecería a un género nuevo.

Por otra parte, otros autores han realizado análisis cladísticos en los cuales esta tribu no parece estar soportada como un grupo natural. Engelmann (1985) abarca en su estudio varios taxones de cingulados, dasipódidos actuales y fósiles, pampaterios y gliptodontes, pero utiliza muy pocos caracteres. En lo que respecta a la tribu Eutatini sólo incluye dos géneros: *Eutatus* y *Proeutatus*. De acuerdo a sus resultados, los eutatinos se ubicarían junto con los pampaterios y gliptodontes en un grupo llamado Glyptodonta y todos los restantes armadillos en otro grupo que denomina Dasypoda. Asimismo dicho autor, dentro de los Glyptodonta coloca a los pampaterios en un subgrupo y a los gliptodontes y eutatinos en otro denominado Glyptodontoidea. Este último grupo está sustentado a base de pocos caracteres cráneo-dentarios, la mayoría relacionados con un tipo de alimentación herbívora (rama mandibular ascendente inclinada anteriormente, elevación del eje craneal en relación al paladar, elevación del cóndilo

mandibular [relativamente alto con respecto a la hilera dentaria], promontorium del petroso triangular y angosto, capa externa de dentina compacta más resistente que el resto de la dentina que compone el diente). Dentro de sus Glyptodontoidea, *Proeutatus* y *Eutatus* se encuentran en el subgrupo denominado Eutatini por compartir un contorno craneal cuadrangular en vista dorsal y un hocico elongado y tubular.

Vizcaíno y Bargo (1998) consideran que la inclusión de los Eutatini dentro de los Glyptodonta junto con los pampaterios y gliptodontes es posible pero que se deben establecer sinapomorfías menos ambiguas. Estos autores distinguen un grupo morfológico compuesto por *Stenotatus*, *Doellotatus*, *Ringueletia* y *Eutatus*, separando por otro lado a *Proeutatus*. Sugieren que esta separación morfológica podría estar reflejando una dicotomía temprana dentro del clado bien definido de los Eutatini, pero sostienen un origen común.

Gaudin y Wible (2006) realizan un estudio filogenético a base de caracteres morfológicos del cráneo y la dentición de armadillos vivos y extinguidos, pampaterios y gliptodontes. Dentro del cladograma que refleja los resultados de este análisis, los Eutatini incluidos (*Proeutatus*, *Doellotatus* y *Eutatus*) serían polifiléticos. Es importante destacar que el género *Eutatus* ya no figura en relación a los gliptodontes como planteaba Engelmann, sino que se ubica en una posición basal dentro de los Euphractinae, como grupo hermano de los Euphractini vivos, posición más acorde con respecto a las clasificaciones tradicionales (Scillato-Yané 1980; McKenna y Bell, 1997). En este esquema *Proeutatus* se ubica como taxón hermano del grupo que incluye los gliptodontes y los pampaterios, grupo éste soportado por ocho

sinapomorfías. Estas comprenden un par de características dentarias y cinco reversiones.

Abrantes y Bergqvist (2006) realizan un análisis filogenético de los Dasypodidae incluyendo especies actuales y fósiles. Estas autoras utilizan caracteres craneales, postcraneales y de la coraza dorsal. Ellas incluyen en su trabajo dos integrantes de la tribu Eutatini (*Proeutatus* y *Eutatus*), los cuales según sus resultados serían monofiléticos y habría que considerarlos una familia aparte. Esta familia sería el grupo hermano de los restantes Dasypodidae.

Cabe destacar que los osteodermos aislados son los elementos más frecuentemente preservados en el registro fósil de los Cingulata, y por lo tanto sobre su morfología externa se han construido tradicionalmente la mayoría de los esquemas sistemáticos del grupo (e.g., Ameghino, 1897, 1902; Simpson, 1948; Scillato-Yané, 1982, 1986; Carlini y Scillato-Yané, 1996; Carlini et al., 2002a, b, c, 2004, 2005; Ciancio et al., 2005; Krmptotic y Scillato-Yané, 2004; Krmptotic et al., 2004, 2007a,b, 2009). Sin embargo, es de hacer notar que sorprendentemente no se han utilizado caracteres sobre la morfología de los osteodermos y de la coraza en la mayor parte de los análisis filogenéticos del grupo, rasgos éstos que fueron básicos en todos los estudios sistemáticos y filogenéticos tradicionales. Se han propuesto distintos análisis filogenéticos de Dasypodidae utilizando, por ejemplo, datos moleculares (Delsuc et al., 2001, 2002), cráneo-dentarios (Gaudin y Wible, 2006) y esqueletarios (Engelmann, 1985); en algunos se han incluido caracteres de la coraza (Engelmann, 1985; Abrantes y Berqvist, 2006), tegumento (Hill, 2005) y sólo Carlini y Scillato-Yané (1996) han

propuesto parcialmente una filogenia basada en caracteres de los osteodermos y de la coraza.

I.9. Delimitación del tema de estudio

Dada la necesidad de delimitar el campo de estudio, se otorgó especial importancia al cambio faunístico que se produce entre las unidades pre-chasicuenses y las chasicuenses (Mioceno tardío), cambio particularmente significativo en el caso de los Xenarthra Cingulata (Scillato-Yané y Carlini, 1998). En el caso de los Eutatini, este cambio implica la desaparición definitiva en el registro de *Stenotatus* Ameghino, 1891a y *Proeutatus* Ameghino, 1891a, y la aparición de *Chasicotatus* Scillato-Yané, 1979 en el Miembro Las Barrancas (superior) de la Formación Arroyo Chasicó (Bondesio et al., 1980) y en la Formación Cerro Azul de la localidad Cerro La Bota (Provincia de la Pampa), en este caso de una antigüedad equivalente al Miembro Vivero (inferior) de la Formación Arroyo Chasicó (Verzi et al., 2008).

I.10. Neógeno

La Era Cenozoica fue dividida tradicionalmente en Terciario y Cuaternario (v. Lemon, 1990). Sin embargo, esta división es muy desigual, con lo cual algunos autores consideran que los términos Paleógeno y Neógeno son más apropiados (v. Ogg, 2004). El término Neógeno fue definido por Hörnes (1853) y fue referido a la división bioestratigráfica de Terciario y Cuaternario.

De acuerdo a la concepción utilizada hasta hace unos años el Neógeno comprendía dos Series: Mioceno y Plioceno; mientras que el Cuaternario abarcaba el Pleistoceno y el Holoceno. Berggren et al. (1995) recomendaron abandonar los términos Terciario y Cuaternario de la escala de tiempo geológica y extender el Período Neógeno hasta la actualidad. En lo que refiere al “status” del Cuaternario, hay diferentes opiniones en cuanto a si debe ser considerado una unidad cronoestratigráfica/geocronológica formal. Sin embargo la Internacional Union of Geological Sciences (IUGS) determinó que el Cuaternario es una unidad cronoestratigráfica, cuyo status es de Sistema, su base se ubica en el GSSP Gelasense (ca. 2.6 Ma) y que la base del Pleistoceno coincide con la del Cuaternario (ver IUGS, 2007). Según el esquema del ISC 2008 la base del Pleistoceno está en discusión entre la base de los Pisos Gelasense (2.6 Ma) y Calabriense (1.8 Ma), por lo que la redefinición de Cuaternario, Pleistoceno y Neógeno están todavía en discusión.

I.11. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico

Florentino Ameghino, propone en sucesivos trabajos (e.g. Ameghino, 1889, 1908 y 1910) un esquema cronológico compuesto por pisos agrupados dentro de unidades cronoestratigráficas mayores ("formaciones" v. Tonni, 2007a). Posteriormente la escala cronológica para Sudamérica estuvo basada en el sistema de las “Edades Mamífero” (“South American Land Mammal Age”) introducido por Pascual et al. (1965), y adoptado a posteriori por varios autores (ver Marshall et al., 1983, 1984; Flynn y Swisher, 1995, entre otros). Cione y Tonni (1995 a,b) critican este esquema diciendo que su principal desventaja es

la ausencia de un patrón bioestratigráfico.

La actual escala cronoestratigráfica para el lapso de tiempo Plioceno-Holoceno está basada en un conjunto de Biozonas definidas para el sector Este de la región pampeana (Tonni et al., 1992; Cione y Tonni, 1995 a,b,c 1996, 1999, 2005; Pardiñas et al., 1996).

I. 12. Distribución cronológica de los Eutatini del Neógeno

La distribución cronológica y geográfica de los géneros de Eutatini desde el Chasiquense (Mioceno tardío) hasta el Platense (Holoceno), de acuerdo con la bibliografía disponible es la siguiente.

Chasicotatus es un género exclusivo de Argentina, cuya distribución abarca el Noroeste y centro del país, así como en la Mesopotamia (Provincias de Catamarca, Entre Ríos y La Pampa). Su biocrón es (Chasiquense-Huayqueriense). Para Catamarca y Entre Ríos, Scillato-Yané en su Tesis Doctoral, reconoce dos especies las cuales todavía permanecen inéditas. En este trabajo de Tesis las especies antes mencionadas se reconocen como especies válidas y se denominan *Chasicotatus* n. sp. 1 y *Chasicotatus* n. sp. 2.

Doellotatus es un género que se encuentra en la Argentina y en el Uruguay. Dentro de Argentina se distribuye en las Provincias de Córdoba, San Luis, Mendoza, La Pampa, Buenos Aires y Río Negro. En Uruguay se encuentra en el Departamento de San José. Sus especies se distribuyen cronológicamente desde el Huayqueriense hasta el Vorohuense.

Ringueletia es un género que se encuentra en la región central de Argentina (Provincias de Buenos Aires, Córdoba y La Pampa) y en Uruguay (Departamento de San José). Se distribuye cronológicamente desde el Huayqueriense hasta el Barrancalobense.

Eutatus se encuentra distribuido en el Centro y Norte de la Argentina en las Provincias de Tucumán, Santiago del Estero, Entre Ríos, Santa Fe, Córdoba y Buenos Aires. En Uruguay se encuentra en los Departamentos de: Soriano, Canelones, Colonia y Montevideo. Sus especies se distribuyen cronológicamente desde el Chapadmalense hasta el Platense.

I. 13. Reseña sistemática de los Eutatini del Neógeno

De todos los géneros de Dasypodidae del Plioceno Superior y Cuaternario, *Eutatus* Gervais, 1867 (v. también Gervais, 1873) es aquel cuyas especies nominales alcanzan mayor tamaño, comparable al de *Priodontes maximus* (Kerr, 1792) viviente (“tatú carreta”). En la región Pampeana, por ejemplo, sus restos abundan en todas las unidades mamalíferas, desde el Chapadmalense hasta el Lujanense más superior (Plioceno tardío a Holoceno temprano); además, aunque con relativa escasez, *Eutatus* es un sobreviviente de la extinción general de la megafauna pampeana hasta el comienzo del Platense (Carlini y Scillato-Yané, 1999). En cuanto a *Chasicotatus*, *Doellotatus* y *Ringueletia*, no están suficientemente fundamentadas sus relaciones parentales entre sí y con *Eutatus*, salvo someras indicaciones preliminares (Bordas, 1932, 1933, Kraglievich, 1934; Scillato-Yané, 1979, 1982).

Chasicotatus fue reconocido originalmente como un género monotípico: *C. ameghinoi* Scillato-Yané, 1979. Scillato-Yané (1982) en su tesis Doctoral reconoce dos especies, aún inéditas, como ya se mencionara previamente: *Chasicotatus* n.sp. 1 y *Chasicotatus* n.sp. 2. Esteban y Nasif (1996) reconocen una nueva especie *Chasicotatus peiranoi*.

El género *Ringueletia* Reig, 1958 incluye una sola especie: *R. simpsoni* (Bordas, 1933), sin embargo en este trabajo se reconsidera su situación sistemática.

El género *Doellotatus* Bordas 1932, basado en *Eutatus inornatus* Rovereto (1914) también incluye las especies *D. praecursor* (Rovereto, 1914), *D. fibularis* (Rovereto, 1914), *D. chapadmalensis* Bordas 1933. Este esquema sistemático no se sostiene en esta propuesta.

Desde el punto de vista sistemático la situación del género *Eutatus* es relativamente compleja. Paul Gervais da a conocer la especie tipo, *E. seguini*, en 1867. Posteriormente, Florentino Ameghino reconoce tres nuevas especies: *E. brevis* Ameghino, 1881, *E. punctatus* Ameghino, 1881 y *E. minutus* Ameghino, 1882, cuyos caracteres diagnósticos no están claramente establecidos; las diferencias morfológicas señaladas por nuestro sabio paleontólogo podrían corresponder, al menos en parte, a simple variabilidad de *E. seguini*. Asimismo Ameghino (1904) reconoce una especie para el “hermosense” *Eutatus preapampaeus* a base de una hemimandíbula parcial.

Alejandro F. Bordas agrega una nueva especie: *E. ameghinoi*. Bordas, 1932, y realiza una comparación anatómica diferencial sólo con *E. seguini*, pero no hacer referencia a las especies nominadas por Ameghino. Por estas

razones, Scillato-Yané (1980, 1982) decide reconocer, para el Ensenadense, Bonaerense y Lujanense de la Argentina, únicamente la especie tipo: *E. seguini* Gervais, 1867, y pasa las otras cuatro a la sinonimia. Actualmente se encontraron, dentro del material asignado a *E. seguini*, distintos morfotipos, los cuales podrían representar tres especies distintas del género, alguna de ellas probablemente identificable con alguna de las especies descritas previamente (Krmpotic y Scillato-Yané, 2004; Krmpotic et al., 2004, 2007a,c, 2009).

El género *Doellotatus* presenta especies con importantes problemas desde el punto de vista sistemático. *D. praecursor* y *D. fibularis* se fundan bajo material sumamente fragmentario. *D. chapadmalensis* no tiene un holotipo correctamente asignado y su diagnosis es sumamente confusa.

Ringueletia tampoco tiene un holotipo referido correctamente y sus cotipos atribuidos ponen en duda se trate de un género monoespecífico.

Por la gran frecuencia de hallazgos y la circunstancia de que usualmente baste con pocos osteodermos para realizar una determinación taxonómica (genérica y aun específica) certera, los Eutatini son buenos indicadores bioestratigráficos. De hecho, una de las más importantes biozonas del SO de la región Pampeana está basada sobre un Eutatini: Biozona de *Chasicotatus ameghinoi* en el Miembro Las Barrancas de la Fm Arroyo Chasicó, base bioestratigráfica del Chasicuense superior (Tonni et al., 1998).

I.14. Hipótesis

Sistemáticas y filogenéticas

Los Eutatini constituyen un grupo natural de Euphractinae.

Bioestratigráficas

Los géneros y especies de Eutatini son buenos indicadores bioestratigráficos desde el Mioceno tardío hasta el Holoceno temprano del Cono Sur de América del Sur.

Paleobiogeográficas

Los Eutatini alcanzan una gran diversidad genérica y específica durante el Neógeno tardío del S de América del Sur y su ausencia en el centro y N del continente se relaciona con su adaptación a climas más fríos que la mayoría de los restantes dasipódidos.

Paleoambientales y paleoclimáticas

Los Eutatini son dasipódidos que están vinculados con ambientes áridos o semiáridos, de climas templado-fríos a fríos. Su mayor pilosidad y su marcada adaptación cavadora se habrían desarrollado en ese sentido.

I.15. Objetivos generales y particulares perseguidos

El Objetivo Principal es realizar un estudio de los Euphractinae Eutatini del Neógeno y Cuaternario, los cuales se extinguen en el Holoceno temprano, con posterioridad a la mayoría de los megamamíferos sudamericanos.

Objetivos Particulares:

1. Aclarar el panorama sistemático: definición de la Tribu entre los Euphractinae; géneros y especies presentes, sinonimia y reconocimiento eventual de nuevos taxones, para lo cual es necesario realizar un estudio anatómico detallado de los restos conocidos, especialmente los del género *Eutatus* (dado que sus especies son justamente las más controvertidas).
 2. Analizar la evolución de la Tribu Eutatini, a través de la diferenciación y diversificación paulatina -durante el Neógeno tardío- de los taxones que la integran.
 3. Estudiar aspectos paleoecológicos de los Eutatini en el marco de las paleomastofaunas reconocidas.
 4. Analizar la paleobiogeografía de los Eutatini durante el Neógeno tardío en el Cono Sur de América del Sur y sus posibles áreas de diferenciación.
 5. Analizar el valor de las especies consideradas de la Tribu como indicadores paleoambientales.
-

Capítulo II. Materiales y métodos

II.1. Revisión Sistemática y descripción de los taxones

II.1.1. Etapas seguidas durante la realización del presente trabajo

- Recopilación bibliográfica.
 - Localización de materiales tipo y otros restos fósiles en museos e instituciones oficiales de Argentina y Uruguay.
 - Participación en campañas científicas a distintas localidades fosilíferas argentinas.
 - Realización de estudios anatómicos de restos de cráneos, elementos postcraneanos y osteodermos de la coraza de especies de *Eutatus*, *Ringueletia*, *Doellotatus* y *Chasicotatus*. Complementariamente, también de *Stenotatus*, *Proeutatus*, *Chaetophractus*, *Utaetus*, *Dasypus*, *Astegotherium*, *Propraopus*, *Propalaehoplophorus* y *Glyptodon*.
 - Formación de un criterio original para agrupar los restos estudiados en especies y géneros.
 - Contraste y comprensión de los esquemas sistemáticos previos.
 - Interpretación y presentación de los resultados.
-

II.2. Materiales

Se visitaron o consultaron materiales de los museos, y otras instituciones, que se mencionan a continuación en el punto II.2.1. El conjunto de materiales estudiados incluye la totalidad de los especímenes citados a continuación en el punto II.2.2.

Los materiales depositados en colecciones del extranjero (excepto los de Uruguay) se estudiaron a base de fotografías facilitadas por Alfredo Carlini, Ignacio Noriega, Margarita Belinchón, Martín Ciancio y Laureano González, así como sobre dibujos, fotos y descripciones de trabajos originales publicados. En el caso de materiales recientemente extraviados se utilizaron los dibujos y las fotografías publicados, como se indica cada vez que corresponde. Debido a que algunos fósiles se estudiaron exclusivamente a través de fotografías, para evitar errores todos ellos se midieron utilizando el programa **ImageJ. v.1.40a**.

II.2.1. Repositorios

AMNH: American Museum of Natural History (Nueva York, EE. UU.).

FMNH: Field Museum of Natural History (Chicago, EE.UU.).

GHUNLPam: Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de La Pampa.

IFG: Museo Florentino y Carlos Ameghino, Universidad Nacional del Litoral (Rosario, Santa Fe, Argentina).

LARBO-UNMDP: Laboratorio de Arqueología, Facultad de Humanidades, Universidad Nacional de Mar del Plata (Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina).

MACN: Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina).

MCA: Museo de Ciencias Naturales “Carlos Ameghino”, Mercedes (Mercedes, Buenos Aires, Argentina).

MCNL: Museo de Historia y Ciencias Naturales del “Club de Pesca Lobería” (Lobería, Buenos Aires, Argentina).

MLF: Museo de Ciencias Naturales “Florentino Ameghino” (Las Flores, Buenos Aires, Argentina).

MLP: División Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata (La Plata, Buenos Aires, Argentina).

MLP CF: Museo de La Plata ex Colección Fernández (La Plata, Buenos Aires, Argentina).

MLP SM: Museo de La Plata Sección Mastozoología.

MMCIPAS: Museo y Centro de Investigaciones Paleontológicas de Salto (Salto, Buenos Aires, Argentina).

MMCNCD: Museo Municipal de Ciencias Naturales Carlos Darwin (Punta Alta, Buenos Aires, Argentina).

MMCNMH: Museo Municipal de Ciencias Naturales (Monte Hermoso, Buenos Aires, Argentina).

MMP: Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia” (Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina).

MMPH: Museo Municipal de Punta Hermengo (Miramar, Buenos Aires).

MNHN PAM: Museum National d'Histoire naturelle (Paris, Francia).

MNHN: Museo Nacional de Historia Natural (Montevideo, Uruguay).

MPV: Museo Paleontológico de Valencia (Valencia, España).

PIMUZ A/V: Paleontological Institute und Museum Universität Zürich (Zurich, Suiza).

PVL: Colección Vertebrados Lillo, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán (Tucumán, Argentina).

UNSGH: Universidad Nacional del Sur (Bahía Blanca, Argentina).

YPM: Yale Peabody Museum.

Todos los cortes histológicos realizados y estudiados a modo comparativo se encuentran depositados en la Colección de Paleontología del Museo de La Plata.

Abreviaturas

Ka: miles de años.

Ma: millones de años.

II.2.2. Ejemplares estudiados

MLP: 16-146, 1615, 16-221, 16-225, 28-X-11-43, 28-10-11-64, 30-XII-10-13, 38-X-2-1, 38-10-2-13, 38-10-2-16, 40-X-4-70, 42-IX-1-2, 46-V-13-57, 46-V-13-58, 46-V-13-59, 46-V-13-60, 47-XI-8-1, 49-XII-6-64, 52-IX-27-93, 52-IX-28-2, 52-

IX-28-9, 52-IX-28-8, 52-IX-28-10, 52-IX-28-19, 52-IX-29-42, 52-IX-30-28, 52-IX-30-64, 52-IX-30-82, 52-X-1-47, 52-X-1-49, 52-X-2-27, 52-X-2-59, 52-X-2-84, 52-X-2-99, 52-X-3-35, 52-X-3-40, 52-X-3-56, 54-VI-19-5, 54-VI-19-9a, 55-IV-28-47, 55-X-17-2, 57-X-10-9, 57-X-10-175, 57-X-10-176, 59-XI-10-1, 59-XI-10-1, 60-IV-14-12, 60-VI-18-67, 60-VI-18-75, 60-X-4-64, 60-X-4-72, 62-VII-27-3, 62-VII-27-108, 62-VII-127, 62-VII-27-127, 62-XI-27-4, 69-VII-22-5, 69-VIII-1-4, 69-VIII-1-5, 69-VIII-1-6, 69-VIII-1-8, 69-VIII-4-1, 69-VIII-4-4, 69-VIII-5-1, 69-VIII-5-2, 69-VIII-5-5, 69-VIII-6-1, 69-VIII-6-2, 69-VIII-6-3, 69-VIII-8-3, 69-VIII-8-6, 69-VIII-8-7, 69-VIII-9-1, 69-VIII-9-2, 69-VIII-9-3, 69-VIII-9-4, 69-VIII-13-5, 69-VIII-19-1, 69-VIII-21-21, 69-VIII-22-1, 69-VIII-22-2, 69-VIII-22-4, 69-VIII-22-5, 69-VIII-22-6, 69-VIII-22-13, 69-VIII-22-14, 69-VIII-25-8, 69-VIII-25-12, 69-VIII-25-20, 69-VIII-26-5, 69-VIII-29-9, 69-IX-5-3, 69-IX-8-15, 69-IX-8-17, 69-IX-9-7, 69-IX-9-10, 69-XII-26-5, 69-VIII-27-168, 70-III-10-2, 70-XII-1-2, 70-XII-23-1, 70-XVI-23-3, 71-X-10-24, 71-X-17-10, 76-VI-12-19, 76-VI-12-26, 76-IV-12-27, 76-IV-12-38, 76-VI-12-111, 76-VI-12-117, 76-VI-12-136, 76-VI-12-137, 76-VII-12-58, 80-VIII-13-2, 80-VIII-13-56, 81-VII-20-6, 82-IV-10-1, 82-X-25-4, 84-II-6-1, 86-VI-23-6, 86-XI-20-3, 86-XI-20-3, 89-X-1-1, 90-XI-29-4, 91-III-1-44, 91-III-1-61, 91-III-1-96, 91-IV-5-132, 91-IV-5-138, 91-IV-5-182, 91-IV-5-183, 91-IV-5-236, 91-IV-5-238, 91-IV-15-39, 91-IV-15-40, 91-IV-15-43, 91-IV-15-47, 91-IV-15-48, 91-IV-15-51, 91-IV-15-53, 91-IV-25-1, 91-IV-25-66, 91-IV-25-81, 91-IV-25-86, 91-IV-25-90, 91-IV-25-149, 91-IV-30-5, 91-IV-30-8, 91-IV-30-11, 91-IV-30-38, 91-IV-35-10, 91-IV-5-142, 91-IV-5-164, 91-IV-5-168, 91-IV-5-239, 91-V-5-165, 91-X-5-174, 91-X-5-179, 93-I-1-8, 92-XI-18-25, 95-X-2-1, 94-II-1-67, 94-V-1-10, 95-XII-1-26, 97-IV-1-1, 97-V-1-26, 00-VIII-5-1.

MLP CF: 45, 75, 769, 785, 795, 911, 1271d, 1300d, 1352, 1462, Xld.

MLP SM: 2.III.00.6, 3.X.94.5, 15.X.98.3, 29. IV. 99.5, 30.XII.02.69.

MACN: 511, 982, 985, 986, 1122, 1123, 1124, 1125, 1126, 1127, 1128, 1129, 1130, 1131, 1132, 1133, 1134, 1135, 1136, 1137, 1138, 1139, 1140, 1142,

1143, 1144, 1145, 1309, 1630, 1634, 1635, 1636, 1638, 1742, 1743, 1744,
1746, 1820, 1825, 1914, 1942, 1982, 1985, 1988, 2210, 2268, 2273, 2277,
2340, 2436, 2772, 2809, 5121a, 5169, 5189, 5238, 5264, 5514, 5547, 5572,
5580, 5631, 5675, 5697, 5698, 5715, 5803, 5804, 5829, 5852, 5870, 5909,
5914, 6035, 6255, 6256, 6263, 6383, 6388, 6389, 6520, 6650, 6719, 6881,
6910, 6951, 7031, 7039, 7069, 7095, 7770, 7771, 7944, 7946, 8474, 8612, 8614,
8628, 8667, 8789, 8796, 8823, 8824, 8964, 9207, 10021, 10064, 10097,
10160a , 10177, 10417, 10425, 10845, 11071, 11073, 11112, 12016, 12400,
13225, 13268, 13587, 13737, 13833, 13967, 14001, 14057, 14058, 14060,
14075, 14076, 14077, 14080, 14081, 14082, 14965, 15709, 16639,
16949, 16951, 16952, 17043, 17089, 17105, 17401, 17410, 17469, 17998, 17976,
19195, 19211.

AMNH: 11231, 11232, 28668.

FMNH: P-13197, P-13199

GHUNLPam: 8317/5, 8317/21, 8974/114, 2316/6, 2316/22.

IFG: 73,100, 131,367, 1074, 1082, 1161,1165, 1179, 1195.

LARBO-UNMDP: 154, 155, 156, 157, 158, 159, 160, 161, 162, 163.

MCA: 2015.

MCNL: 6.21.

MLF: 454.

MMCIPAS: 2901-3068.

MMCNCD: 85-34-I-D.

MMCNMH: 85-7-1, 85-7-34.

MMP: 63-S, 130 S, 171 S, 514 S ,673- S, 1212.

MMPH: 0031

MNHN PAM: 273.

MNHN: 2188, 2199, 2204, 2207.

MPV: 50-64.

PIMUZ A/V: 415, 416, 419, 420, 2698.

PVL: 755, 1213, 1318, 1340, 1347, 1423, 3212, 3214, 4796.

UNSGH: 47, 57, 75.

YPM: 15863.

II.3. Métodos

Métodos tradicionales

Para determinar la validez de las especies incluidas descritas previamente, se trató de estudiar la mayor cantidad de materiales posibles depositados en las colecciones citadas. Una vez revisados los ejemplares, se llevó a cabo un análisis detallado de los osteodermos, tanto de su morfología externa como de la interna, a fin de reconocer diferencias significativas que permitieran caracterizar las especies de cada género. La elección de osteodermos para este trabajo (en lugar de cráneos o elementos postcraneanos), respondió a la circunstancia de que la mayoría de las especies fue reconocida originalmente a base de caracteres externos de osteodermos. Igualmente, y como se mencionara previamente, no son muchos los elementos esqueléticos asociados a corazas u osteodermos, y se cuenta con muy pocos cráneos o material postcraneano suficientemente completo como para cotejar elementos homólogos. Al mismo tiempo, por ejemplo en el caso particular de *Eutatus*, los osteodermos son frecuentes a lo largo de todo el rango de

distribución temporal del género, lo que nos permite relacionar cambios morfológicos con antigüedades y estratigrafía, y comprobar si existe o no superposición entre los distintos morfotipos; de este modo, los grupos morfológicos identificados (especies) adquieren un mayor sustento y significado.

De las distintas regiones de la coraza dorsal se eligió el escudo pélvico para el estudio más detallado de los osteodermos, no sólo por la mayor disponibilidad (frecuencia de registro) de elementos de esta región, sino porque en ella resulta más segura la identificación de zonas homólogas.

Se compararon caracteres de los osteodermos de ejemplares asignados a las distintas especies previamente nominadas. Un estudio comparativo equivalente se realizó en ejemplares actuales de *Chaetophractus villosus* (Euphractinae, Euphractini), para observar y evaluar el rango de las eventuales variaciones morfológicas intraespecíficas. La elección de esta especie actual se justifica teniendo en cuenta que la tribu Eutatini está extinta y que los representantes vivientes que morfológicamente y filogenéticamente son más cercanos, pertenecen a esta tribu (Scillato-Yané, 1980; McKenna y Bell, 1997).

Estudios esqueléticos

Con respecto a los restos esqueléticos, resultó complicado su análisis debido a que, en general, los restos no son muy frecuentes y la comparación homóloga es casi irrealizable. No obstante, se encontraron diferencias entre los fémures procedentes del Ensenadense y los de Pisos superiores. Los fémures del Ensenadense presentan el tercer trocánter en posición más alta que los de

Pisos superiores. Se realizó el mismo estudio en fémures de *Chaetophractus villosus* y se comprobó que el coeficiente de variación de esta medida en los restos de *Eutatus* de las distintas especies excede el coeficiente de variación de *C. villosus* (Fig. II.1) y tabla II.1.

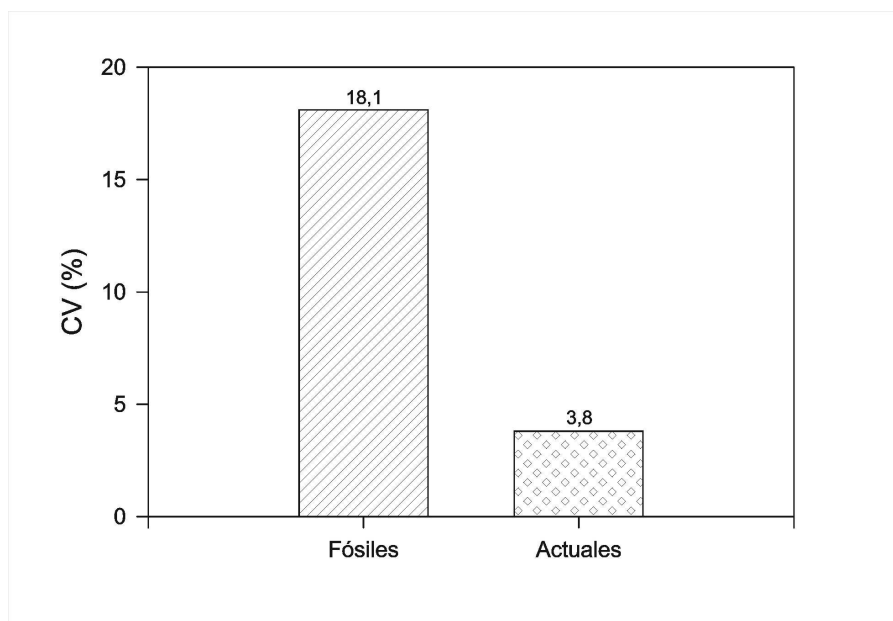


Fig. II.1: Coeficiente de variación en fémures de distintas especies de *Eutatus* comparado con el coeficiente de variación de *Chaetophractus villosus*.

Análisis morfométricos

Recientemente para Uruguay, Bostelmann et al. (2008), dieron a conocer un nuevo resto craneano de *Doellotatus* sp. (MNHN-2207). En tanto el único cráneo prácticamente completo que se conocía se encuentra extraviado (Holotipo de *D. inornatus*), este nuevo hallazgo es el resto más completo con el que se cuenta actualmente. Como Bostelmann et al. (2008a) señalan, existen diferencias entre este nuevo material y el figurado por Bordas (1933). Para tratar de cuantificar dichas diferencias, se realizó este estudio de morfometría

geometrica sobre paladares de: *Doellotatus inornatus* (material figurado por Bordas, 1933), *Doellotatus* sp. (MNHN-2207), *Chaetophractus villosus* (Colección Fernández N° 1352) y *Eutatus seguini* (MMCIPAS-2901-3068).

A) Landmarks utilizados (Fig. II.2):

1. Parte anterior de la sínfisis de los nasales.
2. Primer molariforme.
3. Último molariforme.
4. Parte posterior de la sínfisis de los palatinos.
5. Punto de máxima inflexión de la parte posterior de la arcada cigomática.

Se utilizaron 5 landmarks (2D) por espécimen. Se registraron los landmarks utilizando GPA (Generalized Procrustes Analysis).

Las coordenadas registradas se analizaron mediante PCA (Gráfico 1) a partir del cual se realizaron diferentes gráficos de deformaciones a través de “Thin Plate Splines” (TPS).

Gráfico 1. Ubicación de los especímenes en el nuevo sistema de coordenadas, formado por los dos primeros componentes principales (PC) extraídos del análisis de PCA (a partir de las coordenadas registradas mediante GPA). Ambos componentes abarcan más del 97% de la variación (varianza explicada por el PC1 86,7% y PC2 11%).

Gráfico 2. Forma promedio (centro) y su deformación en -3 y +3 desvíos standard (ds) sobre el PC1.

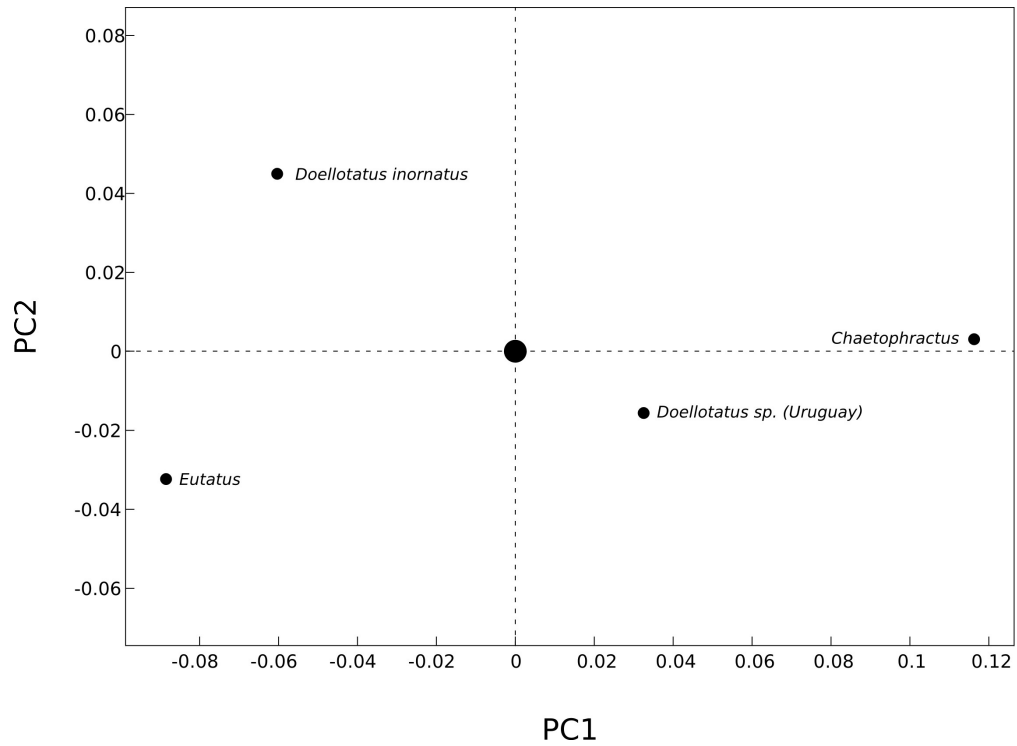


Gráfico 1

PC 1 : 86.7 %

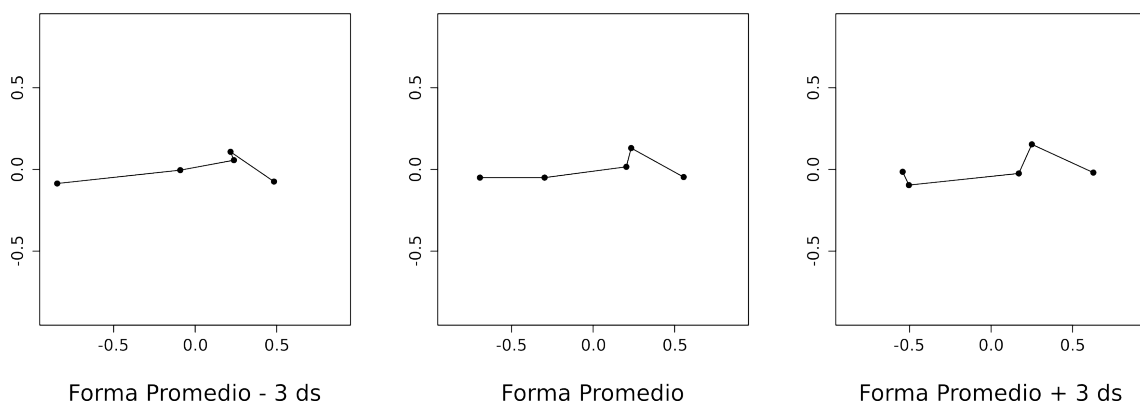


Gráfico 2

Métodos paleohistológicos

Además de los métodos habituales para el estudio de la morfología externa de las osteodermos de xenartros acorazados (observación macroscópica y medidas, etc.), se procedió a indagar la estructura interna en secciones seriadas para extraer la mayor información posible. Los osteodermos fueron tratados para su limpieza con peróxido de hidrógeno de 100 volúmenes diluido 1/10 en agua destilada, para remover el sedimento alojado dentro de poros, forámenes y cavidades. Luego se incluyeron en resina polyesther coloreada y se colocaron en cámara de vacío para asegurar su perfusión. Una vez que la resina se solidificó, los preparados fueron desgastados progresivamente en una pulidora metalográfica de disco. Se tomaron imágenes digitales cada 200 μ en promedio entre planos de desgaste. Las observaciones del caso fueron cotejadas con los resultados de trabajos previos de histología de los osteodermos de ejemplares actuales de *Chaetophractus villosus* (Fernández, 1931; Krmpotic et al., 2005, 2008) y *Dasypus novemcinctus* (Hill, 2006; Vickaryous y Hall, 2006; Ciancio et al., 2007), para intentar así reconocer estructuras homólogas en los osteodermos de los distintos Eutatini estudiados.

II.4. Análisis filogenético

El estudio filogenético está centrado en la revisión de los géneros de la tribu Eutatini a partir del Oligoceno, así como de otros Cingulata representativos. De este modo, se somete a prueba la hipótesis de la monofilia

de los Eutatini, recientemente cuestionada por autores como Gaudin y Wible (2006). Los pasos a seguir son:

- 1) Identificación del material, redefinición y delimitación de los taxones.
- 2) Análisis de los caracteres: se analizaron los caracteres morfológicos de osteodermos y de restos craneanos de los distintos ejemplares. Los caracteres fueron codificados y llevados a una matriz de taxones por caracteres. Se eligieron caracteres binarios y multiestado. Todos los caracteres fueron considerados con el mismo peso y sin ordenar los estados.
- 3) Construcción de cladogramas: el principio de parsimonia (Edwards y Cavalli-Sforza, 1963) es el criterio metodológico adoptado por el cladismo, en el cual el árbol más corto constituye la reconstrucción más probable de la filogenia del grupo. El principio de parsimonia sostiene que la explicación más simple (aquella con menor número de cambios evolutivos) es preferible a la más compleja (Camin y Sokal, 1965; Kluge y Farris, 1969).

Este estudio se realizó con el TNT (Tree analysis using New Technology). Para el análisis de la matriz de datos se realizó una búsqueda exacta bajo pesos iguales la regla de colapsamiento utilizada fue la de "minimum length".

II.5. Medidas

Todos los valores de medidas incluidos en tablas se expresan en mm y fueron tomados con calibre digital con un margen de error de 0,05 mm hasta los 20 cm y de 0,08 entre los 20 y los 30 cm, en los materiales disponibles. En

aquéllos casos en que solo se contó con fotografías y / o dibujos, las medidas fueron tomadas con **ImageJ v.1.40a.**, bajo las mismas tolerancias.

Descripción de medidas

A) Craneanas (Fig. II.3)

Longitud craneal máxima (**LCM**): distancia medida desde el extremo anterior de los nasales hasta el extremo más distal de la cresta nugal.

Ancho craneal máximo (**AMC**): ancho máximo del cráneo tomado sobre los arcos cigomáticos.

Ancho interorbitario mínimo (**AIM**).

Longitud de los huesos nasales (**LN**).

Longitud edéntula palatal (**LEP**): longitud medida desde el extremo anterior de los premaxilares hasta el primer molariforme.

Longitud del paladar (**LP**): distancia entre el extremo anterior de los premaxilares hasta el extremo posterior de los palatinos.

Longitud de la serie dentaria (**LSDC**).

B) Mandibulares (Fig. II.4)

Longitud máxima mandibular (**LMM**): distancia desde el extremo anterior de la sínfisis mandibular al borde posterior de la rama ascendente.

Longitud de la parte edéntula mandibular (**LEM**): distancia medida desde el extremo anterior mandibular hasta el primer alvéolo dentario.

Longitud de la serie dentaria (**LSDM**).

C) Húmero (Fig. II.5)

Longitud máxima del húmero (**LMH**): distancia entre la cabeza humeral proximal hasta la tróclea distal.

Ancho máximo proximal humeral (**AMEPH**): ancho máximo medido entre el tubérculo mayor y el tubérculo menor.

Ancho máximo de la tróclea distal (**AMEDH**): distancia entre el epicóndilo medio y el extremo lateral de la tróclea humeral.

Longitud del tubérculo mayor hasta el extremo distal de tuberosidad deltoidea (**LTD**).

D) Radio (Fig. II.6)

Longitud del radio (**LR**): longitud desde el extremo proximal hasta el extremo distal.

E) Cúbito (Fig. II.7)

Longitud máxima del cubito (**LC**): distancia entre la extremidad próximo lateral y la extremidad distal del proceso estiloides.

F) Fémur (Fig. II.8)

Longitud máxima del fémur (**LMF**): distancia desde el borde superior del trocánter mayor hasta el cóndilo medial interno.

Ancho máximo de la epífisis distal (**AEDF**): ancho medido entre los dos cóndilos distales.

Altura proximal del tercer trocánter (**APT**): distancia entre el trocánter mayor y el borde proximal del tercer trocánter.

G) Tibia-fíbula (Fig. II. 9)

Longitud máxima de la tibia-fíbula (**LTF**).

Tabla II.1:

<i>Eutatus</i>	T3T/TM3T	<i>C. villosus</i>	T3T/TM3T
MACN-2436	0,72	MLP-15.X.98.3	1,25
MACN-8823	1,04	MLP-30.XII.02.69	1,27
AMNH-11231	0,82	MLP-785	1,17
MMCIPAS 2101	0,85	MLP-795	1,23
MPV 64-50	1,17	MLP-911	1,16
MNHPAM 273	0,85	MLP-29.IV.99.4	1,24
		MLP-1271 d	1,14
		MLP-1300 d	1,17
		MLP-XI d	1,22

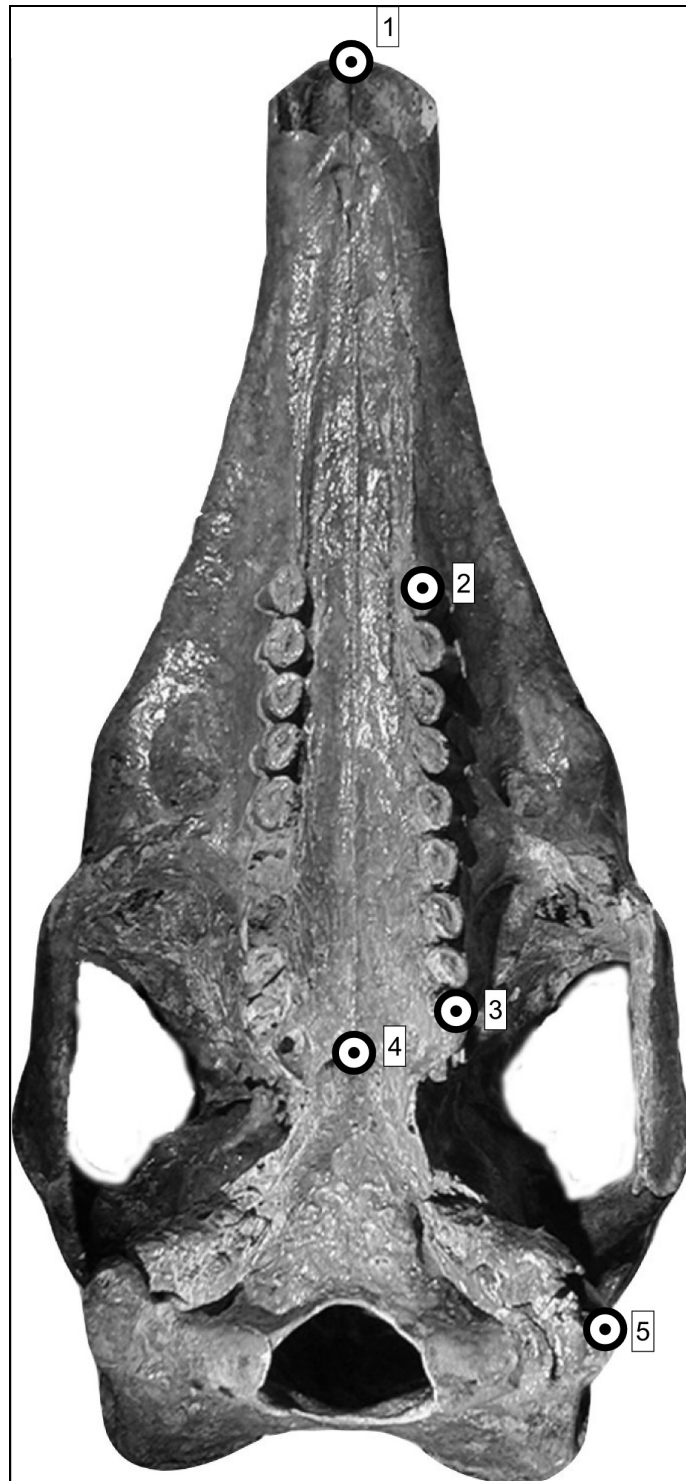


Fig. II.2.

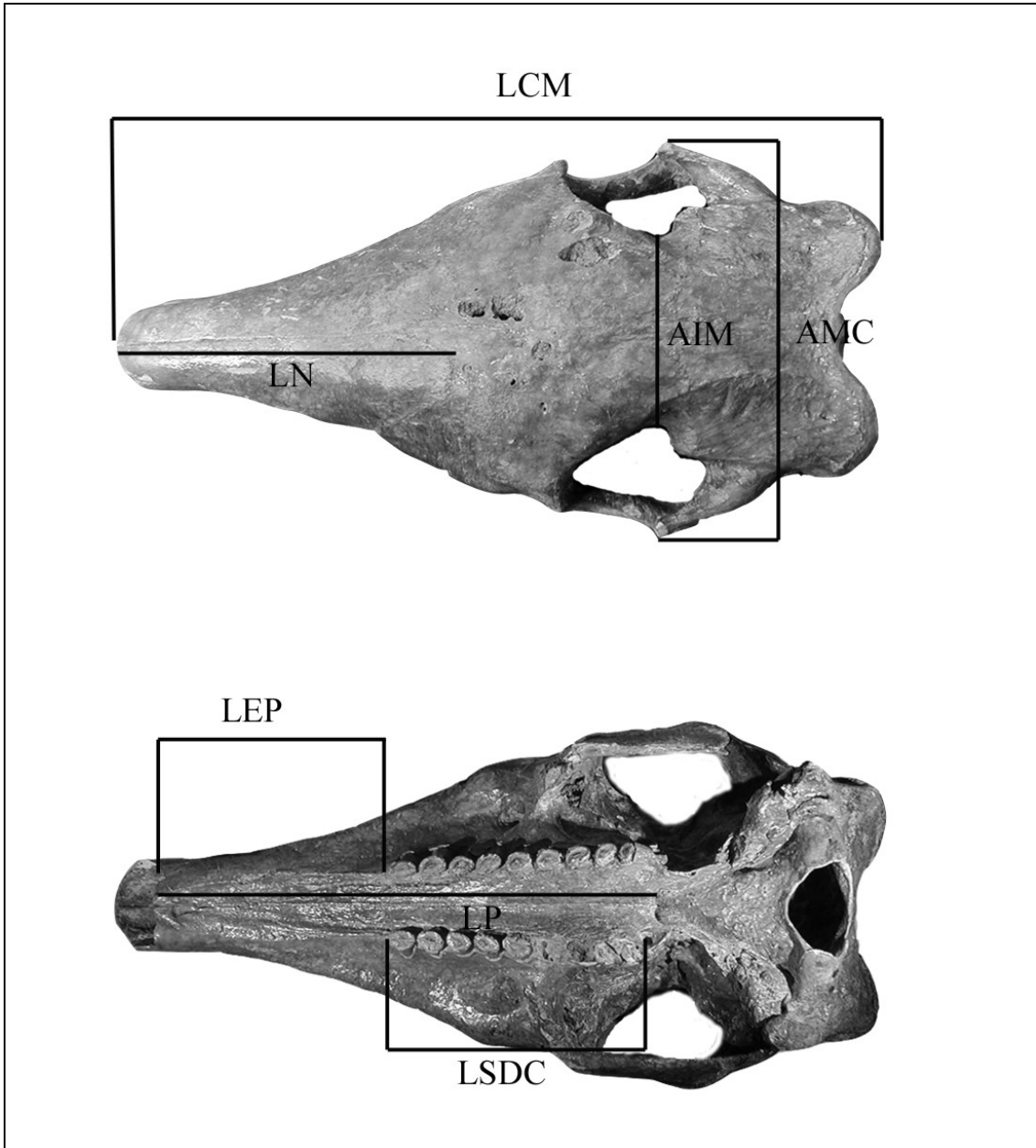


Fig. II.3.

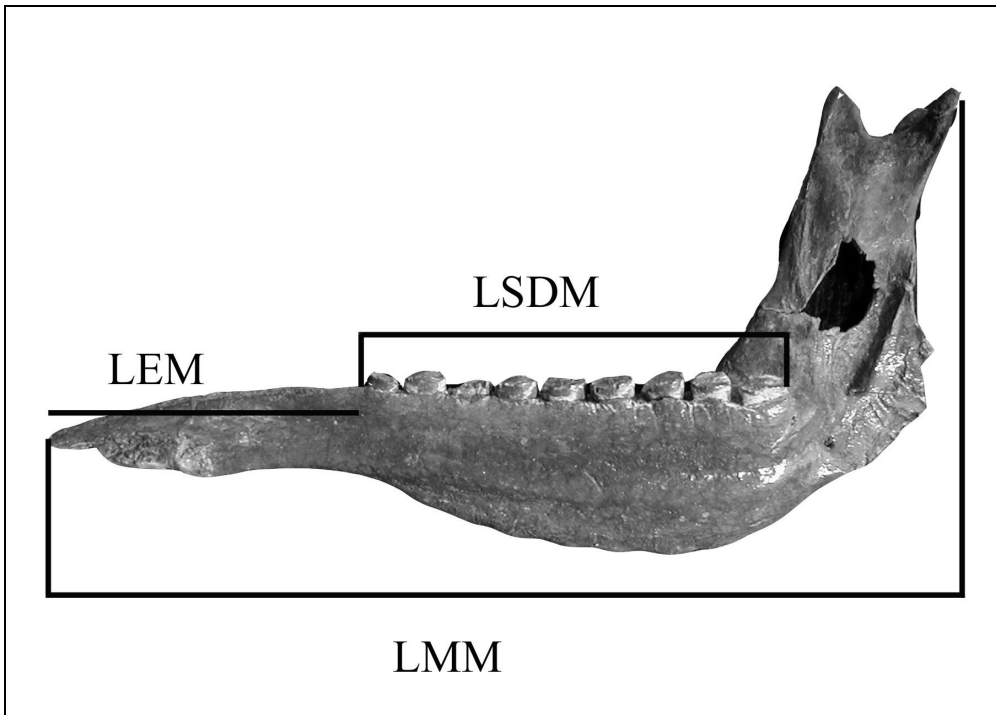


Fig. II.4.

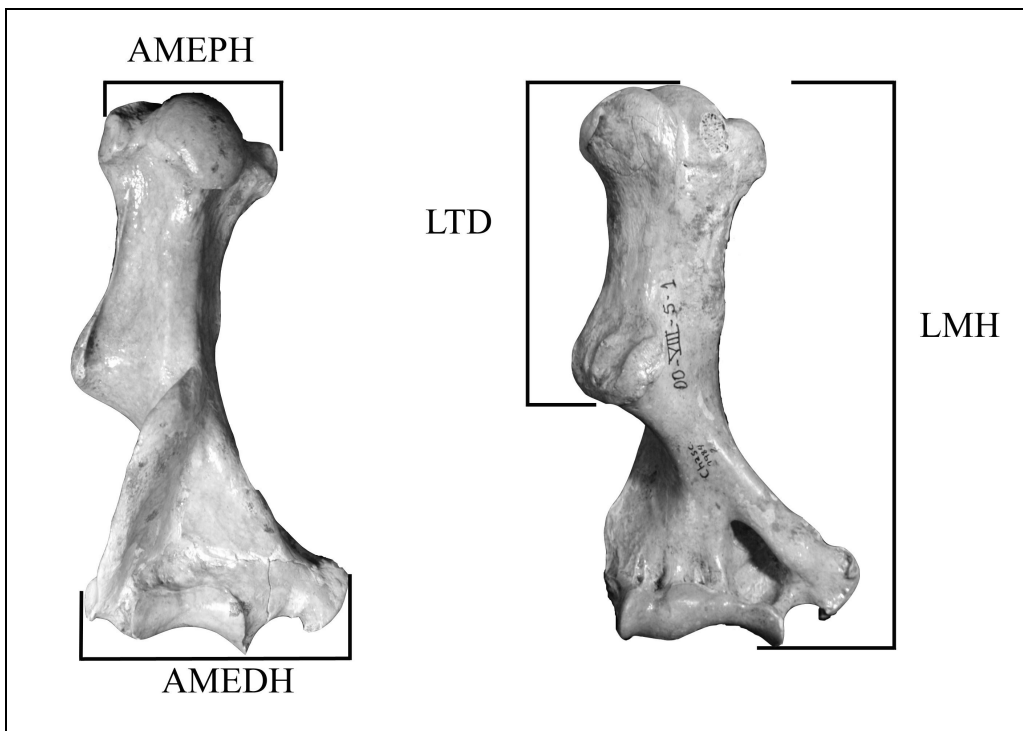


Fig. II.5.

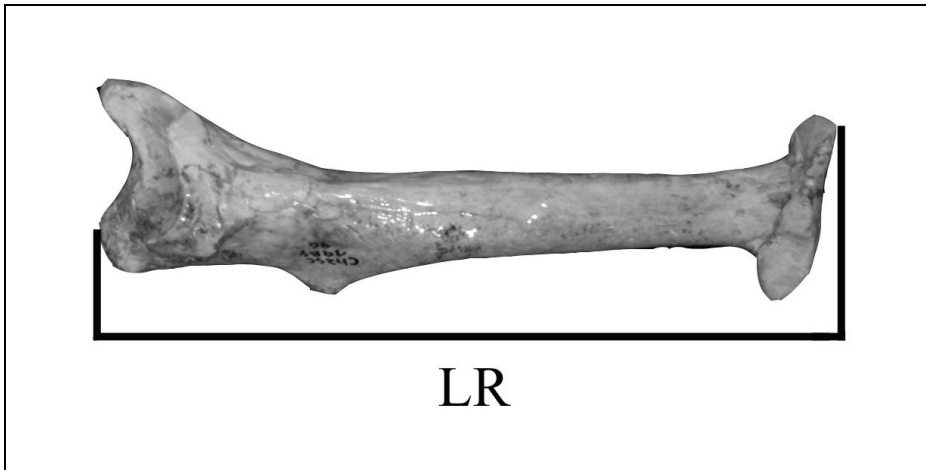


Fig. II.6.

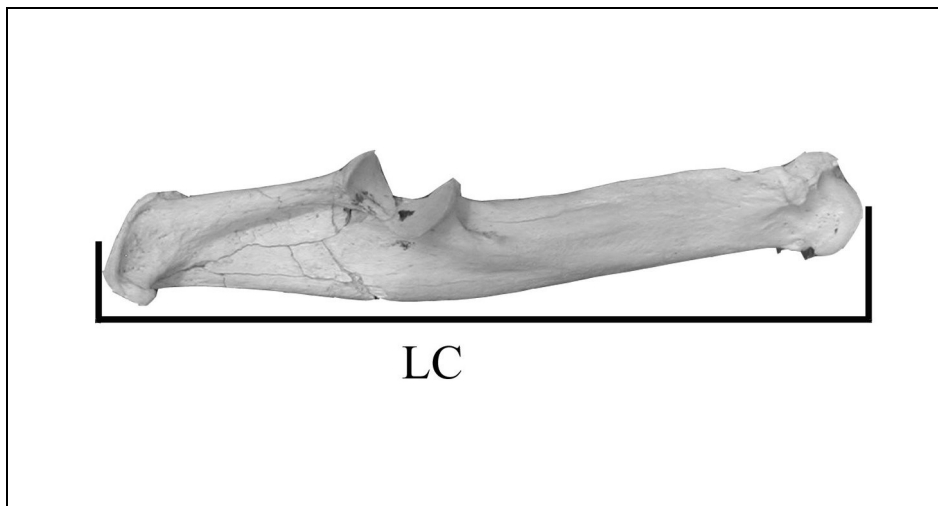


Fig. II.7.

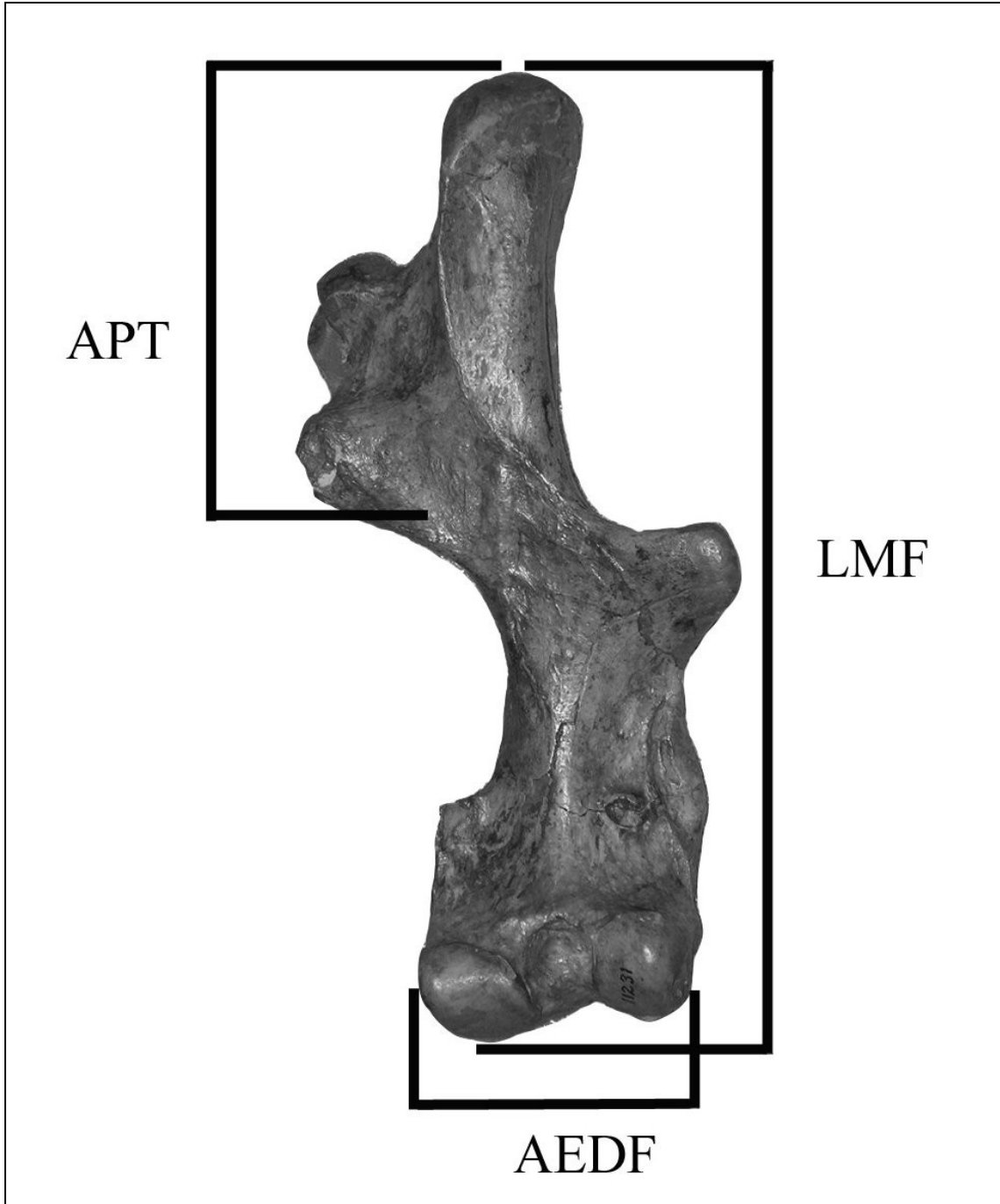


Fig. II.8.

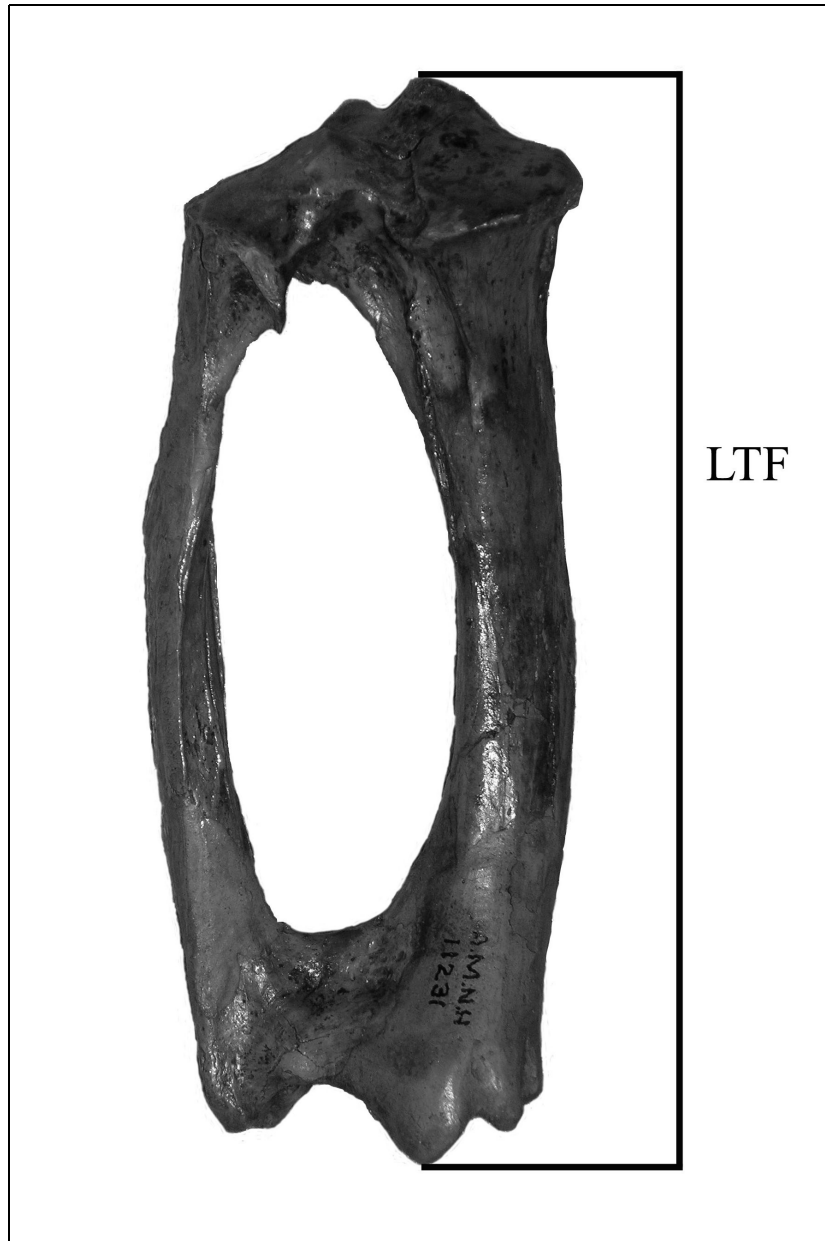


Fig. II.9.

Capítulo III. Procedencia Geográfica y Estratigráfica

En este capítulo se detalla la procedencia geográfica y estratigráfica de los restos más importantes de las especies de los géneros *Chasicotatus*, *Doellotatus*, *Ringueletia*, *Eutatus*, así como de un nuevo género (el cual se reconoce en el presente trabajo de Tesis Doctoral), hallados en sedimentos de Argentina y Uruguay.

III.1. Cronología y bioestratigrafía del Neógeno tardío de Argentina

Las formaciones geológicas representan unidades básicas de estudio, que se definen como un cuerpo de roca identificado por presentar ciertos rasgos litológicos y una posición estratigráfica determinada; además, deben diferenciarse de los estratos supra e infrayacentes y ser mapeables (Código Argentino de Estratigrafía, 1992). Estas unidades son independientes de la variable temporal. Ameghino (e.g. 1889) utilizó el término "formación" como una unidad de tiempo inferido a partir del contenido fosilífero y sus "pisos" son sub-unidades de la "formación" con la fauna como base de la definición (Tonni, 2007a).

El concepto de "Edades Mamífero" (EM) fue introducido en América del Sur, en un principio, por Pascual et al. (1965), para intentar resolver una problemática similar a la planteada previamente en América del Norte, la cual condujo al reconocimiento de las "Land-Mammals ages" (v. Savage, 1962); se extendió luego a la mayor parte de América del Sur, sobre todo a partir de las contribuciones de Marshall et al. (1984).

Cione y Tonni (1995a), señalan que las “Edades Mamífero” están basadas en pisos pobremente definidos de acuerdo a los requerimientos actuales en geosistemática. En los últimos años se han reconocido unidades bioestratigráficas y cronoestratigráficas con secciones tipo en el área central de Argentina con edades que van desde el Mioceno tardío al Holoceno (Cione y Tonni, 1995 a,b,c, 1996, 1999, 2001, 2005; Tonni et al., 1998; Verzi et al., 2004a). Las unidades pliocenas a holocenas (y parte de las miocenas) se identificaron en el territorio la Provincia de Buenos Aires, lugar en el cual, los sedimentos depositados durante nueve edades (varias de ellas con subdivisiones) se superponen (Cione y Tonni, 2005).

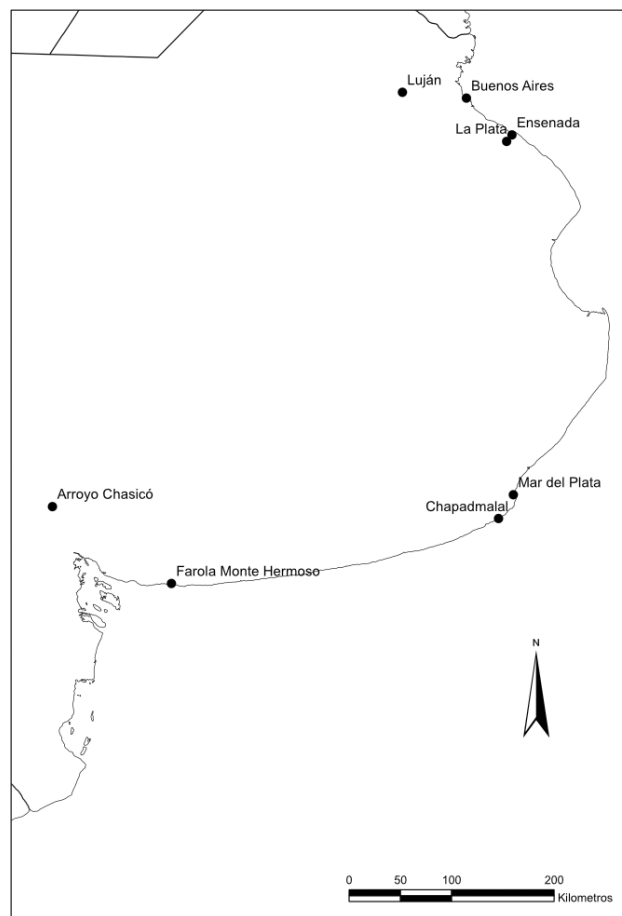


Figura III. 1: Mapa de ubicación de las localidades del área pampeana.

Las unidades bioestratigráficas (Biozonas) de la Provincia de Buenos Aires y de la región pampeana en general, se han reconocido en varios ámbitos de América del Sur austral (e.g. Uruguay: Ubilla et al., 2004; Corrientes: Scillato-Yané et al., 1998; Entre Ríos: Noriega et al., 2004; Santa Fe y Chaco: Zurita et al., 2004; Brasil austral: Oliveira, 1999; Paraguay: Carlini y Tonni, 2000; Bolivia: Cione y Tonni, 1996). La escala de Biozonas da soporte conceptual al esquema de unidades cronoestratigráficas que se denominan: Chasiquense (inferior y superior), Huayqueriense (inferior), Montehermosense, Chapadmalalense (inferior y superior), Marplatense (inferior, medio, superior), Ensenadense, Bonaerense, Lujanense y Platense (Cione y Tonni, 2005) (Fig. III.2 A y B). Las Subedades del Chasiquense se denominan: Viverense (inferior) y Barranquense (superior); y las Subedades del Marplatense se nombran: Barrancalobense (inferior), Vorohuense (medio), Sanandresense (superior).

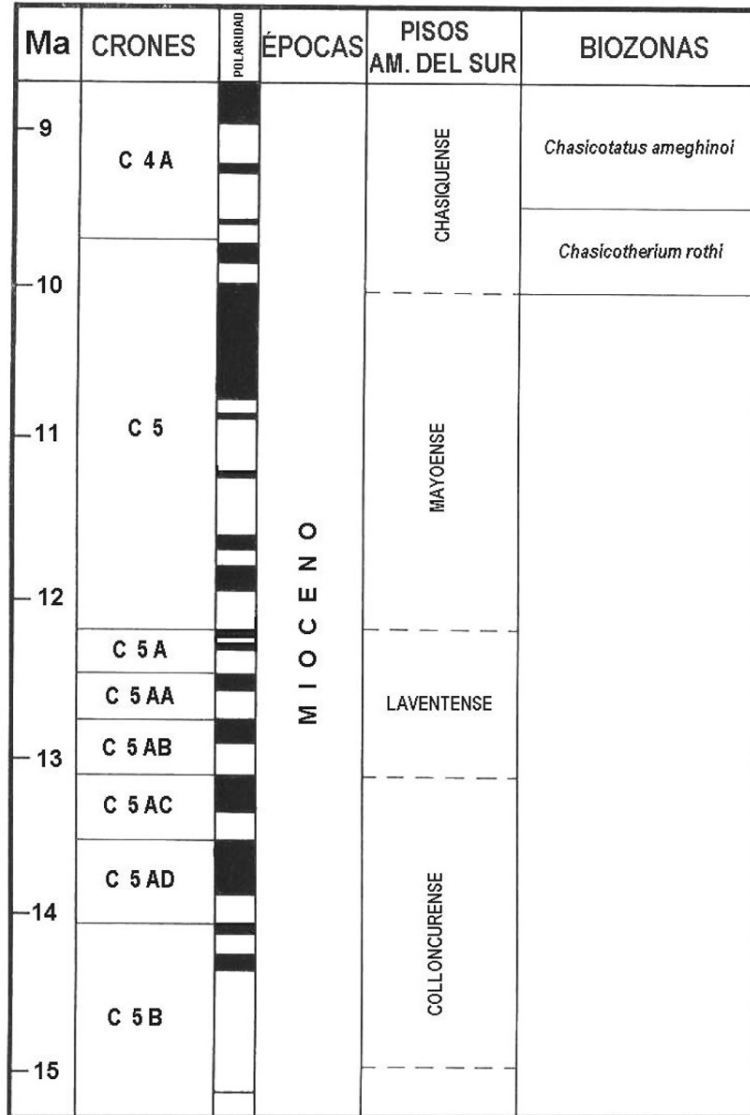
Recientemente Verzi et al. (2008) proponen un esquema bioestratigráfico y biocronológico para el Mioceno tardío de la región del centro de Argentina en las Provincias de Buenos Aires (Formación Saldungaray) y La Pampa (Formación Cerro Azul). Dicho esquema está fundamentado en el patrón de cambio anagenético en el linaje de los roedores Octodontoidea, reconocen de este modo cinco Biozonas que definen cinco unidades cronoestratigráficas (Fig. III. 3).

III.2. Procedencia Estratigráfica de los Eutatini del Neógeno tardío

Geográficamente la tribu Eutatini es una de las tribus de dasipódidos que está mejor representada en las unidades estratigráficas cenozoicas del sur de América del Sur, esencialmente en la Argentina (Scillato-Yané, 1980; Scillato-Yané et al., 1995) y en menor proporción en el Uruguay (Mones y Francis, 1973; Perea, 1993, 1998; Bostelmann et al., 2008a,b,c) y en Chile (Croft et al., 2007); en cambio, no se han registrado en Brasil, ni en Bolivia.

Ma	CRONES	ÉPOCAS	PISOS AM. DEL SUR	BIOZONAS
		HOLOCENO	PLATENSE	<i>Lagostomus maximus</i>
			LUJANENSE	<i>E. (Amerhippus) neogaeus</i>
			BONAERENSE	<i>Megatherium americanum</i>
1	C 1	PLEISTOCENO	ENSENADENSE	<i>Mesotherium cristatum</i>
				? ? ?
2	C 2		SANANDRESENSE	<i>Ctenomys chapadmalensis</i>
			VOROHUENSE	<i>Akodon (A) lorenzinii</i>
3	C 2 A		BARRANCA-LOBENSE	<i>Platygonus scagliai</i>
			SUPERIOR	<i>Paraglyptodon chapadmalensis</i>
4			INFERIOR	<i>Neocavia depressidens</i>
5	C 3		MONTEHERMOSENSE	<i>Trigodon gaudryi</i>
6	C 3 A			
7	C 3 B			
8	C 4		HUAYQUERENSE	<i>Macrochorobates scalabrinii</i>

A



B

Figura III.2. A y B: Unidades bioestratigráficas del Cenozoico superior del área pampeana. Las líneas punteadas entre el Plioceno y el Pleistoceno corresponde a los límites (en discusión) propuestos por ICS, 2008.

Modificado de Cione y Tonni (2005, fig. 2A).

Ma	Epoch	South-American Ages	Biozones	Type Localities	Lithostratigraphic Units
5.3	Early Pliocene	Montehermosan	<i>Trygodon gaudry</i>	Monte Hermoso	Monte Hermoso Fm
?	Late Miocene	Late Huayquerian	<i>Xenodontomys elongatus</i>	Caleufú	Cerro Azul Fm
			<i>Xenodontomys ellipticus</i>	Cantera Seminario	Saldungaray Fm
			<i>Xenodontomys simpsoni</i>	Barrancas Coloradas	Cerro Azul Fm
			<i>Chasichimys morphotype a</i>	Bajo Giuliani	
		?	?	<i>Chasichimys scagliai</i>	Laguna Chillhué
6.02	Early Chasicoan	<i>Chasichimys bonaerense</i>	Cerro La Bota		
9.3					

Figura III.3: Unidades bioestratigráficas propuestas para el Mioceno tardío de Argentina central. Modificado de Verzi et al. (2008, fig. 6).

III. 2.1. Distribución geográfica y estratigráfica del género *Chasicotatus*

Chasicotatus ameghinoi

Formación Arroyo Chasicó

Las primeras menciones sobre este yacimiento se deben a Cabrera (1928), y continúan con Reig (1957) y Pascual (1961, 1965). Pascual (1961) fue el primero en denominar la Formación Arroyo Chasicó; en 1965 la describe como compuesta de limos arcillosos pardo-amarillentos y pardo-rojizos claros, muy calcáreos y selenitosos. Asimismo, señala que esta Formación aflora en el

cauce inferior del Arroyo y en las barrancas de la laguna homónima (área-tipo). Fidalgo et al. (1978) mencionan que la Formación Arroyo Chasicó aflora en el curso inferior del arroyo Chasicó y sus tributarios en la laguna homónima, en las Salinas Chicas, la Laguna El Salitral, etc. con exposiciones que en general no son mayores a tres o cuatro metros.

Chasicotatus ameghinoi, se registra en primera instancia en la Formación Arroyo Chasicó, Miembro Las Barrancas, en el sudoeste de la Provincia de Buenos Aires, cuyos sedimentos son asignables al Mioceno tardío. Bondesio et al. (1980) reúnen la información sobre la geología del área junto con la aportada por los hallazgos de mamíferos fósiles y dividen la Formación Arroyo Chasicó en dos Miembros: Miembro Vivero y Miembro Las Barrancas. Fidalgo y Porro (en Bondesio et al., 1980) sostienen que el Miembro Las Barrancas está integrado por sedimentos más arenosos y menos compactos que los pertenecientes al Miembro Vivero, aunque en general similares. Dentro del esquema bioestratigráfico, estos dos Miembros se vinculan con dos Biozonas diferentes: (1) la Biozona de *Chasicotherium rothi* (Tonni et al., 1998; Cione et al., 2000), que es la representación local del Viverense (Chasiquense inferior), y (2) la Biozona de *Chasicotatus ameghinoi* (Tonni et al., 1998; Cione et al., 2000), que representa el Barranquense (Chasiquense superior). Ambas unidades se depositaron durante la parte más temprana del Mioceno tardío (Tonni et al., 1998).

Zárate et al. (2007) realizan un estudio geológico de los depósitos de edad mamífero Chasiquense (Mioceno tardío) reconociendo distintas litofacies y paleosuelos. Este arreglo litofacial no avala la separación litoestratigráfica de

la Formación Arroyo Chasicó en dos Miembros. Zárate et al. (2007) creen que las interpretaciones bioestratigráficas previas no se corresponden con este nuevo esquema.

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

En cuanto a la edad cronológica, la Formación Arroyo Chasicó tiene un fechado de 9.23 ± 0.09 Ma (Schultz et al., 2004).

Formación Chiquimil

Esteban y Nasif (1999) dan a conocer restos de *Chasicotatus ameghinoi* para el Miembro "A" de la Formación Chiquimil, perteneciente al grupo de Santa María, localidad de Villavil (Provincia de Catamarca). Estas autoras reconocen, de este modo, la Biozona de *Chasicotatus ameghinoi* en los niveles medio y superior del Miembro A y los asignan al Chasiquense superior (Barranquense). La sección tipo de la Formación Chiquimil aflora en el río del Recodo, primer afluente al norte del río Entre Ríos (Bossi y Palma, 1982). En esta sección se pueden distinguir dos miembros: Miembro inferior B y Miembro superior A, el primero consiste en areniscas limosas gris claras muy friables, macizas, alternantes con arcillitas y limolitas pardo oscuras y gris verdoso

claras; el segundo consiste en areniscas volcaniclásticas gruesas a medianas, a menudo conglomerádicas, amarillo claras, macizas o con estratificación cruzada, con intercalaciones subordinadas de areniscas finas y limolitas finamente estratificadas yesíferas (Bossi y Palma, 1982; Bossi, 1984).

Formación Cerro Azul

Esta Formación fue asignada en un principio exclusivamente a la edad Huayqueriense (Mioceno tardío; e.g. Montalvo y Casadío, 1988). Sin embargo, estudios más recientes sugieren una edad Chasicuense-Huayqueriense para esta Formación (Mioceno tardío; Verzi, 1999; Verzi et al., 2003, Verzi et al., 2004b; Montalvo et al., 2005; Verzi et al., 2008). Esta Formación aflora principalmente en el este de la Provincia de La Pampa y oeste de la Provincia de Buenos Aires (como "Formación Epecuén" sensu Pascual, 1961). La similitud litológica, entre los depósitos de la Formación Cerro Azul y los de la Formación Arroyo Chasicó, es muy marcada y sólo pueden diferenciarse cuando entre ellas se interpone la Formación Río Negro (Linares et al., 1980). La Formación Cerro Azul está compuesta predominantemente por limos arenosos pardo rosados a rojizos que, en la mayoría de los afloramientos, presentan el sector superior reemplazado por tosca (Linares et al., 1980; Esteban et al., 2003). El análisis estratigráfico, de las sedimentitas continentales de la Formación Cerro Azul, permitió reconocer en la sucesión clástica tres asociaciones de facies sedimentarias (Goin et al., 2000 y bibliografía allí citada).

Las primeras localidades de la Formación Cerro Azul en las cuales se encontraron restos de *Chasicotatus ameghinoi* fueron: Telén, Quehué, Loventué, Naicó, Salinas Grandes de Hidalgo, Laguna Chillhué, Bajo Giuliani y El Guanaco (Esteban et al., 2001), aunque más tarde se encontraron también en las localidades de Caleufú (Esteban et al., 2003) y Cerro La Bota (Urrutia, 2004), todas en la Provincia de La Pampa. Urrutia et al. (2008) reconocen esta especie también en las localidades: Barrancas Coloradas, Cerro Patagua, Estancia Don Mariano, Puesto Colorado, La Salada, Estancia Re, Laguna Guatraché, Estancia Quiñi Malal, Cerro el Chancho (Fig. III.4).

Para el Huayqueriense inferior se reconoce la Biozona de *Macrochorobates scalabrini* (Tonni et al., 1998; Cione et al., 2000), registrada por estos autores en el curso inferior del arroyo Chasicó. Cione y Tonni (2005) no definen una Biozona para el Huayqueriense superior en la Provincia de Buenos Aires.

Dentro del esquema bioestratigráfico más reciente, propuesto por Verzi et al. (2008), *Chasicotatus ameghinoi* se registra en las Biozonas de: *Chasichimys bonaerense*, *Chasichimys scagliai*, *Xenodontomys simpsoni* y *X. elongatus*. De esta forma, el biocrón de la especie para esta Formación se extiende desde el Chasicuense temprano hasta el Huayqueriense tardío (Mioceno tardío temprano), por lo cual Verzi et al. (2008) sugieren cambiar la antigua Biozona de *Chasicotatus ameghinoi*, ya que no sería un taxón exclusivo.

Es importante destacar que, si bien el estratotipo del Huayqueriense se encuentra en las Huayquerías de San Carlos (Mendoza), su fauna es

pobrementemente conocida. La mejor representación de la fauna de esta edad se verifica en la Formación Cerro Azul (Verzi et al. 2008).

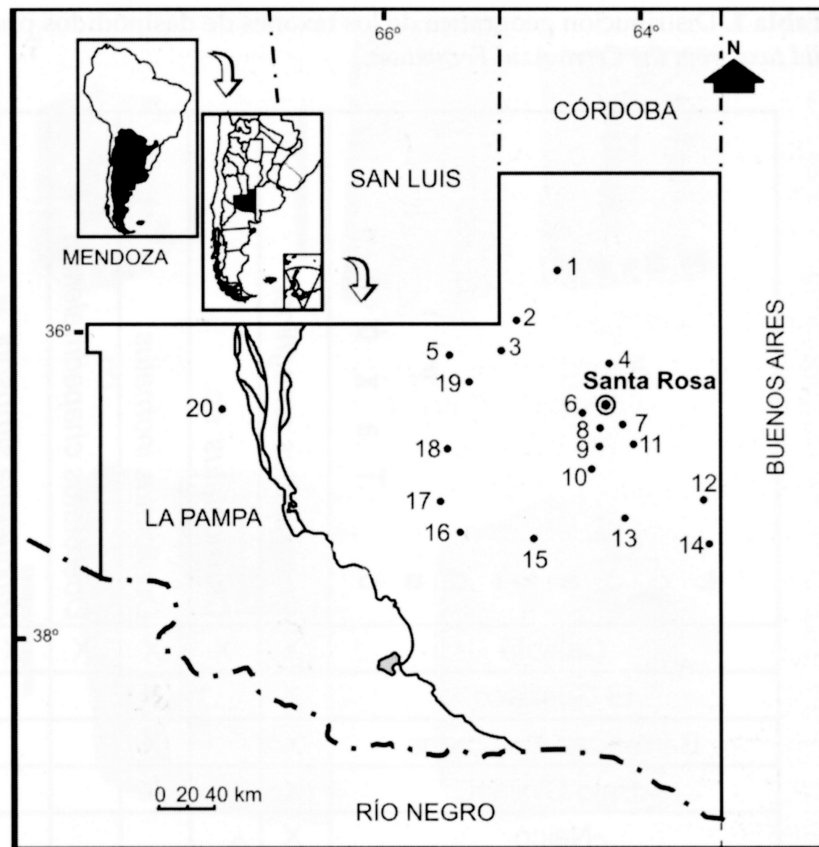


Figura III.4: Mapa de ubicación con las localidades fosilíferas de la Formación Cerro Azul. 1. Caleufú, 2. Estancia Ré, 3. Puesto Colorado, 4. El Guanaco, 5. Telén, 6. Estancia Don Mariano, 7. Barrancas Coloradas, 8. Bajo Giuliani, 9. Naicó, 10. Quehué, 11. Ruta 14, 12. Salinas Grandes de Hidalgo, 13. Laguna Chillhué, 14. Laguna Guatraché, 15. Estancia Quiñi-Malal, 16. Cerro La Bota, 17. Cerro Patagua, 18. Cerro El Chancho, 19. La Salada, 20. Cerro de los Guanacos. Tomado de Urrutia et al. (2008, Figura 1.)

Chasicotatus n. sp. 1 y Chasicotatus peiranoi**Aloformación Playa del Zorro**

Chasicotatus n. sp. 1 y *Chasicotatus peiranoi* se registran en el Terciario del NO Argentino. Los materiales provienen del valle del Cajón (Provincia de Catamarca) (Fig. III. 5). En este área el Terciario está representado por un conjunto de sedimentos continentales descriptos y denominados originariamente como Grupo El Bolsón (Turner, 1973). Los estratos portadores de restos fósiles corresponden a la Formación El Morterito (Turner, 1973). Bossi et al. (1993) estudiaron la sedimentología del Neógeno de este valle y establecieron un nuevo esquema estratigráfico basado en aloformaciones. Dentro de él, la Formación El Morterito correspondería, aproximadamente, a la secuencia II de la Aloformación Playa del Zorro (Bossi et al., 1993). Ésta estaría compuesta por limolitas amarillas y verde oscuras con estratificación delgada y laminación paralelas. Los primeros trabajos de campo en la zona fueron realizados por Peirano en 1939 y luego retomados por sucesivas campañas a partir de 1988 por Nasif. *Chasicotatus peiranoi* procede estratigráficamente de las secuencias IIb y IIc, de la Aloformación Playa del Zorro (Esteban y Nasif, 1996). Estas secuencias se corresponderían con la Formación Anadhuala en el Valle de Santa María (Provincia de Catamarca, Bossi et al., 1993) y tendrían una edad Huayqueriense. Hay que remarcar sin embargo que *Chasicotatus n. sp. 1* sólo presenta procedencia geográfica, y la

procedencia estratigráfica precisa detallada anteriormente corresponde a *Ch. peiranoi*.

Formación Saldungaray

Deschamps (2005) describe dos localidades (Cantera Seminario y Cantera Relleno Sanitario) cerca de la villa Grünbein, aproximadamente a 5 km al SE de la ciudad de Bahía Blanca. En ambas localidades encuentra “Sedimentos Pampeanos” asignables a la Formación Saldungaray. Los afloramientos de esta Formación en Barrancas de Sarmiento y Cantera Seminario (Provincia de Buenos Aires) están compuestos por arenas finas rojizas-marrones claras y sedimentos loésicos, parcialmente friables y parcialmente carbonatados con intercalaciones de paleosuelos y niveles de calcretes (Verzi et al., 2008). En la localidad Cantera Relleno Sanitario se registra a *Ch. peiranoi*. Para ambas localidades, Deschamps (2005) reconoce la Biozona de *Xenodontomys ellipticus* (Verzi et al., 2003; Verzi et al., 2004b) con una Edad Huayqueriense (Mioceno tardío).

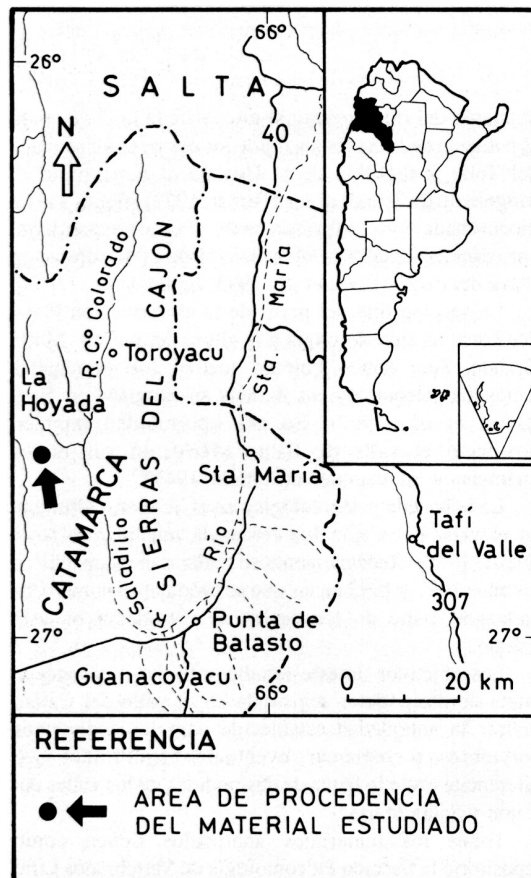


Figura III 5: Localidad valle del Cajón Provincia de Catamarca. Tomado de Esteban y Nasif, (1996, fig.1).

Chasicotatus n. sp. 2

Formación Ituzaingó, "Conglomerado Osífero"

El material de *Chasicotatus n. sp. 2* tiene como única procedencia los alrededores de Paraná, Provincia de Entre Ríos, "Mesopotamiense" (Formación Ituzaingó). Los afloramientos de la Formación Ituzaingó se extienden desde la ciudad homónima (Provincia de Corrientes) hasta el norte de la ciudad de

Paraná (Provincia de Entre Ríos), aflorando a lo largo de las barrancas del río Paraná y en diversos ríos y arroyos afluentes de las Provincias de Corrientes y Entre Ríos (Brandoni, 2005). De Alba (1953) establece la localidad tipo de la Formación Ituzaingó en las cercanías de la ciudad de Ituzaingó. Es una Formación fluvial que se encuentra sobre una unidad marina. En lo que respecta a los restos de vertebrados fósiles, proceden casi exclusivamente de los niveles inferiores de la Formación Ituzaingó, en particular del estrato basal informalmente conocido como “Mesopotamiense” o “Conglomerado osífero” (Frenguelli, 1920; Cione et al., 2000), el cual aflora de manera discontinua a lo largo de las barrancas del río Paraná, desde las proximidades de la ciudad de Paraná hasta las cercanías de la localidad de Hernandarias al Norte (Brandoni, 2005).

El término ya en desuso de “Mesopotamiense” se utiliza ampliamente hasta las últimas décadas en la literatura de la paleontología de vertebrados para denominar la Formación Ituzaingó; es empleado por primera vez por Doering (Cione et al., 2000 y bibliografía allí citada).

Cione et al. (2000), de acuerdo a los restos de vertebrados hallados en el “Conglomerado osífero” y las relaciones estratigráficas existentes, proponen su correlación con la edad Huayqueriense (Tortoniano de la escala internacional), aunque una parte de los materiales colectados podría sugerir una edad Chasicuense. Como en el caso de *Chasicotatus* n.sp. 2, la mayoría de las colecciones de Paraná no tienen una procedencia precisa; sin embargo, después de realizar varias campañas a los afloramientos, los autores citados pueden confirmar que prácticamente todos los vertebrados terrestres y de agua

dulce provienen del “Conglomerado Osífero”, en la base de la Formación Ituzaingó.

Por su parte, Herbst (2000) considera que la base de la Formación Ituzaingó tiene una edad pliocena media-superior, pero debe tenerse en cuenta que el citado autor realiza sus estudios y propone sus hipótesis cronológicas para la zona de Corrientes, no para Entre Ríos, de dónde provienen los fósiles de vertebrados.

Las localidades geográficas en las cuales se registran las especies del género *Chasicotatus* se señalan en el Mapa 3.1.

III.2.2. Distribución geográfica y estratigráfica del género *Doellotatus*

Doellotatus inornatus

Formación Monte Hermoso

El material tipo de *Doellotatus inornatus* posee como procedencia estratigráfica la Formación Monte Hermoso. El Montehermosense, reconocido por Ameghino como “hermosense” (1889, 1910) y posteriormente por Kraglievich (1934) bajo la misma denominación, está basado en la sección completa aflorante en los acantilados marinos de Farola Monte Hermoso, a 17 km al oeste del balneario Pehuen-Có, Provincia de Buenos Aires (Tonni et al., 1992; Cione y Tonni, 1995b). Los afloramientos se disponen en acantilados marinos de hasta 12 metros de altura, con un desarrollo lineal de más de tres

kilómetros y una orientación NO-SE (Zavala, 1993). Litológicamente esta Formación se compone de rocas sedimentarias texturalmente finas, tales como limolitas arcillosas, limolitas arenosas, areniscas finas y brechas matriz sostén, de color castaño a naranja amarillento (Zabala, 1993). Fidalgo y Tonni (1982) describen el perfil de las Barrancas de Monte Hermoso y reconocen cuatro unidades litoestratigráficas.

La base del Montehermosense no aflora en su sección tipo; el límite inferior del Piso debe ser definido en otra área (Cione y Tonni, 2005). En la Formación Monte Hermoso se reconocen dos Biozonas. (1) La Biozona de *Trigodon gaudry* (Cione y Tonni, 1995a,b) coincide con la parte inferior de la Formación Monte Hermoso (Zabala 1993), Unidad Litoestratigráfica I (Tonni et al., 1992) o “Hermosense típico” (Bonaparte, 1960). Esta Biozona es la base bioestratigráfica del Montehermosense. Según Tonni et al. (1992) la Unidad Litoestratigráfica I está compuesta por limo muy arcilloso hasta arcilla limosa, castaño a castaño rojizo con lentes arcillo-cineríticos de variadas dimensiones, blanquecinos a gris blanquecinos. (2) La base bioestratigráfica del Chapadmalalense inferior es la Biozona de *Neocavia depressidens* (Cione y Tonni, 1995a, b), la cual coincide espacialmente con el “Chapadmalalense” de Vignati (1925), el “Miembro de las Limolitas claras” y “Miembro de las Limolitas estratificadas” de Bonaparte (1960), la “Unidad Litoestratigráfica II” de Tonni et al. (1992) y la parte superior de la Formación Monte Hermoso de Zavala (1993). La “Unidad Litoestratigráfica II” está compuesta de limo arenoso a arena limosa, castaño amarillenta a castaño blanquecina, en ocasiones bien

estratificada, con lentes cineríticos que en algunos sectores del perfil constituyen capas con continuidad lateral.

“Formación” Irene

Otros materiales atribuidos a *Doellotatus inornatus* tienen como procedencia la unidad informal de sedimentos “Formación” Irene. Dicha unidad aflora en los márgenes del río Quequén Salado. Marshall et al. (1983) redefinen la “Edad Mamífero” Montehermosense en base al contenido de todo el conjunto sedimentario de Monte Hermoso (el “hermósico” o “hermosense” de Ameghino y L. Kraglievich) y le asignan del mismo modo la “faúnula irenense” de Kraglievich (1934), entre otros afloramientos. Tonni et al. (1992) sostienen que esta unidad debe excluirse del Montehermosense hasta que se cuente con colecciones, que posean buena procedencia estratigráfica. Goin et al. (1994) sugieren contrastar la hipótesis de correlación entre esta “Formación” y el “Miembro de las limolitas claras”.

Estudios más recientes (Verzi et al., 2003, 2008), sin embargo, sostienen que esta “Formación” puede abarcar más de una edad; en este sentido, los autores citados reconocen en ella la Biozona de *Xenodontomys ellipticus* (Huayqueriense tardío).

De acuerdo con los estudios realizados en esta Tesis, se considera que los restos procedentes de la “Formación” Irene no pertenecen a *Doellotatus inornatus*, sino a *D. chapadmalensis*, especie que precisamente se encuentra en el Huayqueriense de la Provincia de La Pampa.

Formación Cerro Azul

Restos de *Doellotatus inornatus* también fueron mencionados para la Formación Cerro Azul, previamente descrita, que como ya se mencionara coincide espacialmente con el Chasiquense-Huayqueriense (Verzi et al., 2008). Los restos en cuestión se encuentran en las localidades de Laguna Chillhué, Telén, Quehué, Loventué y Cerro La Bota (Esteban et al., 2001). Estas autoras resaltan el hecho de que la distribución temporal de esta especie se amplía, pues su biocrón comienza en el Huayqueriense. Sin embargo, en las localidades de Laguna Chillhué y Cerro La Bota se encuentran también depósitos correspondientes al Chasiquense (Verzi et al, 1999, 2008); de este modo podría incluso ampliarse aun más la distribución temporal de *Doellotatus inornatus*. Esteban et al. (2003) registran esta especie también para la localidad de Caleufú. En la última revisión sobre la fauna de la Formación Cerro Azul (Urrutia et al., 2008) *D. inornatus* se verifica también en las siguientes localidades: El Guanaco, Barrancas Coloradas, Bajo Guiliani, Salinas Grandes de Hidalgo, Estancia Don Mariano, Puesto Colorado, La Salada, Estancia Re, Laguna Guatraché y Ruta 14.

Restos de *D. inornatus* también son reconocidos en la localidad Cantera Seminario 5 km al SE de la ciudad de Bahía Blanca, asignable (como ya se indicara) a la Formación Saldungaray, Huayqueriense (Mioceno tardío, Deschamps, 2005).

Doellotatus inornatus también se menciona para la Provincia de la Rioja, Departamento Vinchina, Formación Toro Negro (Neógeno) (Rodríguez Brizuela

y Tauber, 2006). No se pudo acceder al estudio de estos materiales y el dibujo referido no presenta caracteres que permitan asignar con certeza este material a *D. inornatus*.

Doellotatus chapadmalensis

El lectotipo de esta especie, no posee una buena procedencia estratigráfica. Tiene como procedencia geográfica: “Sección VIII, Pampa Central” (v. Bordas, 1933: 609), que corresponde sin duda a una antigua jurisdicción del entonces Territorio Nacional de La Pampa (hoy Provincia). El llamado “Territorio Nacional de La Pampa Central” se crea el 16 de Octubre de 1884 (Fig. III.6). Allí puede observarse que contenía parte de otras Provincias actuales a saber: oeste de Buenos Aires, sur de San Luis, este de Mendoza y norte de Neuquén y Río Negro. Recién en 1952 se provincializan los territorios de La Pampa, designándosele como Provincia Eva Perón, nombre que mantuvo hasta 1955, año en el cual fue reemplazado por Provincia de La Pampa. El trabajo de Bordas en el cual se figura el material, como ya se mencionó, data de 1933, y las donaciones de materiales de Antonio Torres al MACN tienen lugar en 1924. Por lo tanto, es muy probable que Bordas se refiriera a la sección VIII señalada en el mapa del antiguo Territorio de La Pampa (Fig. III. 6).

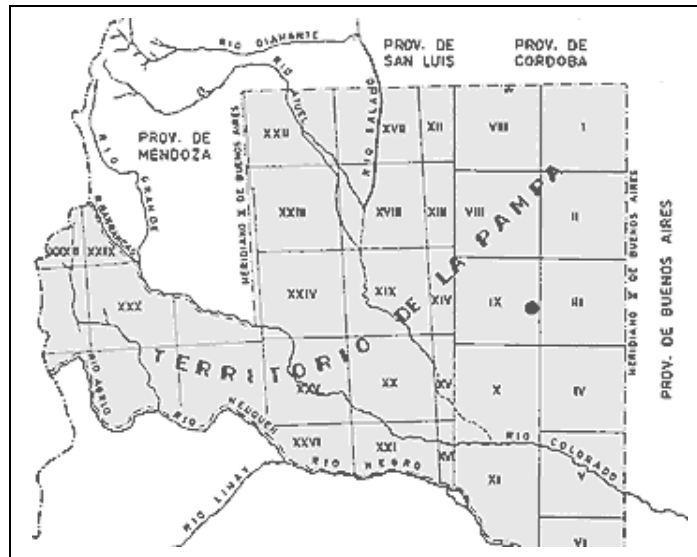


Figura III.6: Antiguo mapa del Territorio pampeano. Tomado de: Medus, Cazenave y Hernández (1983).

Doellotatus chapadmalensis se registra en la Formación Cerro Azul (Provincia de La Pampa); según la última revisión (Urrutia et al., 2008), se encuentra en las localidades de Salinas de Hidalgo y Calefú (Huayqueriense, Mioceno tardío). Cuando se superponen los mapas del “Territorio de La Pampa” con el de la actual Provincia, suponiendo que la Sección VIII se refiera a la antigua división de la Provincia de La Pampa y de acuerdo con las investigaciones actuales (Esteban et al., 2001; Urrutia et al., 2008), este material podría tener como procedencia geográfica la localidad de Calefú (Huayqueriense, Mioceno tardío).

Uno de los tres paralectotipos designados por Bordas (1933) procede de Río Quequen Salado, Provincia de Buenos Aires, de la “Formación” Irene (descrita previamente, v. *D. inornatus*). Los otros dos tiene como procedencia geográfica

Miramar, de la localidad de Vuelta Mala y otro de Punta Vorohué, ambos de la "Formación" Chapadmalal.

"Formación" Chapadmalal

La Biozona de *Paraglyptodon chapadmalensis* es la base bioestratigráfica del Chapadmalalense superior (Cione y Tonni, 1995a,b). Fue definida en el área de Barranca de los Lobos (Partido General Pueyrredón, Provincia de Buenos Aires). Coincide parcial y espacialmente con la "Formación" Chapadmalal de Kraglievich (1952, 1959). Kraglievich (1952) delimita la localidad tipo de la "Formación" Chapadmalal a la zona de Barranca de Lobos comprendida entre la ex bajada Martínez de Hoz y las cercanías de Playa Los Lobos.

Es importante señalar que los materiales de *Doellotatus chapadmalensis* procedentes de la Pampa y de la "Formación" Irene parecen corresponder a una especie distinta que aquéllos procedentes de la "Formación" Chapadmalal.

Scillato-Yané et al. (1995) señalan la presencia de *Doellotatus chapadmalensis* en el Vorohuense, "Formación" Vorohue (v. Infra), pero dentro de los criterios sistemáticos propuestos en esta Tesis, corresponderían a una especie nueva de *Doellotatus*.

Formación Uquía

Reguero et al. (2007) citan a *Doellotatus chapadmalensis* para la Formación Uquía, Provincia de Jujuy. Los depósitos de la Formación Uquía afloran en la vecindad de Chucalesna, Esquina Blanca y San Roque con una altitud de aproximadamente 2800 metros sobre el nivel del mar (Reguero et al., 2007). Estos autores atribuyen dos ejemplares de Eutatini a *Doellotatus chapadmalensis*. Uno de ellos, sin procedencia geográfica precisa, se encuentra extraviado. El otro proviene de la localidad de Esquina Blanca; se trata de un fragmento de coraza que en un principio fue asignado a *Doellotatus chapadmalensis*, pero que, luego de la revisión de materiales realizada en la presente Tesis, se cree que no sólo no pertenece a esta especie sino incluso que se trata de un nuevo género. En definitiva, no hay elementos de juicio que permitan postular la presencia de *Doellotatus* en la Formación Uquía. Reguero et al. (2007) concluyen en su trabajo que a base de la geocronología y la bioestratigrafía, el "Piso Uquiense" (Edad Mamífero) estaría limitado a la Unidad media de la Formación Uquía, los mamíferos serían correlacionables al Vorohuense tardío y Sanandresense. La Fauna Barrancalobense no está representada en la Formación. El estado evolutivo de los mamíferos y los datos geocronológicos sugieren que la unidad inferior de la Formación Uquía posee una Edad Chapadmalalense superior. La unidad superior en cambio, tendría una Edad Ensenadense. Hay que remarcar que el nuevo género proviene de los niveles inferiores por lo tanto tendría una Edad Chapadmalalense tardío.

Formación Río Quinto

Doellotatus chapadmalensis también fue registrada en la Formación río Quinto de la Provincia de San Luis (Prado et al., 1998). Dichos sedimentos afloran en gran parte de las barrancas del río Quinto, desde la localidad de Paso de las Carretas hasta, aproximadamente, la altura de Liborio Luna y en algunos sectores del valle del río Conlara. Desde un punto de vista textural, consisten en limolitas finas a medianas, poco arcillosas, con escasísima fracción psamítica de color castaño claro y rosado anaranjado (Santa Cruz, 1979). Según Prado et al. (1998) los taxones registrados permiten precisar la edad del yacimiento como Chapadmalalense. Estos autores no acompañan su trabajo con fotografías o dibujos que permitan corroborar si se trata efectivamente de esta especie dentro de los nuevos criterios de clasificación utilizados en esta Tesis. Asimismo debido a mudanzas de las colecciones los materiales no están disponibles para ser revisados.

Yacimiento de Las Caleras (Departamento de Calamuchita)

Doellotatus chapadmalensis también fue registrado en la Provincia de Córdoba, en Las Caleras, un yacimiento fosilífero de origen cárstico. Está situado en la parte cuspidal de la sierra Blanca, entre Cañada de Álvarez al oeste y el río de La Cruz al este, en el Departamento de Calamuchita (Tauber, 2000). El principal sitio paleontológico está ubicado en la cantera Maero; allí se encuentra *in situ* un relicto del cuerpo sedimentario muy rico en restos de

vertebrados fósiles (Tauber, 2000). Según dicho autor, estos depósitos tienen una antigüedad Chapadmalalense, probablemente Chapadmalalense superior. De los materiales figurados y la descripción del autor sobre la especie se concluye que los materiales no corresponden a *Doellotatus chapadmalensis*, según los criterios de clasificación propuestos en este trabajo.

Doellotatus praecursor

Formación Río Negro

El holotipo de esta especie tiene como procedencia geográfica el norte de Patagonia; según Rovereto (1914), el Lote IV, cerca de los límites con el partido de Patagones, bajo Valle del Río Negro, “localidad” que no resulta factible precisar hoy día. Como procedencia estratigráfica, el autor en cuestión menciona el “Rionegrense”; vale decir, que se trataría de la Formación Río Negro típica de las bocas del Río Negro. De acuerdo con la última revisión llevada a cabo por Alberdi et al. (1997) la Formación Río Negro está compuesta principalmente por psamitas de origen volcánico y piroclástico, entre las cuales se intercalan arcillas y escasos conglomerados lenticulares; entre las arcillas, pueden observarse a su vez intercalaciones de tobas. Los sedimentos rionegrenses poseen un origen fundamentalmente fluvial, aunque se observan algunas pocas intercalaciones de sedimentos eólicos. Según Ortiz-Jaureguizar (1998) ésta Formación se correspondería con las Edades Mamífero Huayqueriense y Motehermosense.

Doellotatus fibularisFormación Tunuyán

El material tipo de esta especie proviene de la Formación Tunuyán de la Provincia de Mendoza (“Huayquerías de San Carlos”). Las denominadas Huayquerías de San Carlos son una de las áreas que comparativamente cuenta con poca información, a pesar de la contribución de Yrigoyen (1994). De Carles, en 1911, realiza colecciones en dicha región; estudios posteriores se deben a Rovereto (1914), Frenguelli (1930) y Rusconi (1944). Kraglievich (1934) utiliza el término “faúnula huayqueriaense”, primera aproximación al término “Huayqueriense”. Yrigoyen (1994) realiza un estudio geológico detallado de la zona; este autor reconoce en la amplia región de las Huayquerías normendocinas, dentro de la columna cenozoica expuesta, las siguientes unidades estratigráficas: Formación Huayquerías (Mioceno superior) y Formación Tunuyán (Plioceno inferior). Yrigoyen (1994) plantea que, si bien no existe una datación absoluta, la Formación Tunuyán se ubicaría en el lapso Plioceno inferior (de acuerdo a trabajos previos, con una antigüedad de entre 5.4-3.5 Ma AP). Dentro del esquema actual (Cione y Tonni, 2005), de ser correctas estas dataciones, la Formación Tunuyán abarcaría el periodo Montehermosense-Chapadmalalense.

Doellotatus sp.**Formación Las Mulitas**

Doellotatus sp. también es mencionado para la Formación Las Mulitas de San Luis. La localidad tipo de esta Formación se encuentra en el paraje Las Mulitas, a algunos kilómetros al sur de San Pedro (Pascual y Bondesio, 1981). La unidad comienza con un banco de yeso de unos pocos metros de espesor, seguido por tobas amarillentas y ocráceas con rodados de arcilitas rojas y niveles de lapilli y bombas que muestran cierto redondamiento (Pascual y Bondesio, 1981).

“Horizonte Brocherense”

Doellotatus sp. también es mencionado para el “Horizonte Brocherense” (Castellanos, 1951). Con este nombre se designaron sedimentos portadores aflorantes en el valle de los Reartes y del río Nono en la Provincia de Córdoba. Marshall et al. (1984) sostienen que esta fauna es una mezcla de taxones montehermosenses y ensenadenses. Cione y Tonni (1995b) manifiestan que la mayoría de dichos taxones presentan, en el área pampeana, rangos bioestratigráficos disyuntos, lo cual sugiere que proceden de sedimentos de diferentes antigüedades.

Uruguay

Doellotatus sp. es citado para Uruguay en un principio por Castellanos (1948) sin referir repositorio, para el horizonte o piso "Palmirenses", lo que actualmente corresponde a parte de la Fm. Fray Bentos (Oligoceno). Esta mención se ha desestimado debido a que se trata de un taxón que en la Argentina abarca el lapso Mioceno tardío-Plioceno, resultaría entonces, muy poca económica la hipótesis de la presencia en el Oligoceno de Uruguay, con un hiato paleontológico de alrededor de 20 Ma, sin ningún registro. En consecuencia se considera que esta cuestión sólo podrá solucionarse con el hallazgo del material de Castellanos o bien con futuros nuevos hallazgos en el "campo". Recientemente este género se ha registrado en el Departamento de San José, Balneario Arazatí, Formación Camacho, Mioceno tardío (Bostelmann et al., 2008a,b).

Formación Camacho

La Formación Camacho se subdivide en dos miembros: el Miembro San Pedro (inferior) caracterizado por pelitas y correlacionable litoestratigráficamente con la Formación Kiyú (Francis y Mones, 1965); y el Miembro Cerro Bautista (superior) (sensu Martínez, 1994 y Perea y Martínez, 2004) más arenoso. En el departamento de San José, localidad de donde proviene los restos de *Doellotatus* sp., la Formación Camacho sólo está representada por las facies pelíticas del Miembro San Pedro (Perea, 2005). Este último autor reconoce para el Miembro San Pedro la Biozona de *Pseudoplohophorus absolutus-Kiyutherium orientalis*, con una Edad Huayqueriense (Mioceno Tardío).

III.2.3. Distribución geográfica y estratigráfica del género *Ringueletia*

Ringueletia simpsoni

Formación Monte Hermoso

El lectotipo de *Ringueletia simpsoni*, proviene de la Formación Monte Hermoso. Como ya se señalara, en esta Formación se reconocen dos Biozonas: la Biozona de *Trigodon gaudry* (Cione y Tonni, 1995a,b) para la edad Montehermosense y la Biozona de *Neocavia depressidens* (Cione y Tonni, 1995a,b), para la edad Chapadmamalense inferior.

“Formación” Chapadmalal

Bordas (1933) le atribuye a esta especie materiales procedentes de la “Formación” Chapadmalal (Chapadmalalense superior), uno de ellos de la localidad de Miramar (entre los Arroyos Durazno y las Brusquitas, Provincia de Buenos Aires) y el otro de la localidad Chapadmalal, Provincia de Buenos Aires.

“Formación” Barranca de los Lobos

Asimismo, muchos materiales provienen de la Barranca de los Lobos, localidad de Chapadmalal. Éstos corresponderían a la “Formación” Barranca de los Lobos (Edad Marplatense, Subedad Barrancalobense), cuya base bioestratigráfica es la Biozona de *Platygonus scagliai* (Cione y Tonni, 1995 a,b).

“Formación” Irene

Materiales de esta especie también tendrían como procedencia estratigráfica la “Formación” Irene, descrita previamente. Prado y Cerdeño (1998) mencionan a *Ringueletia simpsoni* en la localidad de Paso Otero. El afloramiento fosilífero que se encuentra en las inmediaciones de la localidad de Paso Otero, sobre las márgenes del río Quequén Grande, partido de Necochea (Provincia de Buenos Aires). Dichos sedimentos «pampeanos» se caracterizan por poseer una gran homogeneidad cromática, con una tonalidad castaño oscuro y tintes rojizos.

Formación Cerro Azul

También se mencionan materiales de *Ringueletia simpsoni* en la Formación Cerro Azul. Esta especie se registra en la localidad de Caleufú, Departamento de Rancul, Provincia de La Pampa, localidad asignada en un principio al Plioceno temprano (Montalvo et al., 2000a,b) a base de los roedores y dasipódidos registrados. Más tarde, Esteban et al. (2003) sostienen que la fauna de dasipódidos no permite sustentar dicha edad, y que los niveles podrían ser asignados tanto al Mioceno tardío como al Plioceno temprano. Estas autoras remarcan el hecho de que, si esta asociación faunística tuviera una Edad Huayqueriense, se extendería el biocrón de *Ringueletia simpsoni*, de acuerdo con el biocrón aceptado hasta el año 2003. A su vez, Verzi et al. (2008) precisan la antigüedad de la localidad de Caleufú, reconociendo allí la Biozona de *Xenodontomys elongatus* (Huayqueriense tardío). En el Museo de La Plata se encuentra otro material de *Ringueletia* de la localidad Salinas Grandes de Hidalgo.

Yacimiento de Las Caleras (Departamento de Calamuchita)

También se menciona esta especie en la Provincia de Córdoba en la localidad Las Caleras (ya descrita); estos depósitos fosilíferos tendrían una antigüedad Chapadmalalense, probablemente Chapadmalalense superior.

Dentro de la propuesta sistemática de esta Tesis es importante señalar que *Ringueletia simpsoni* tendría como única procedencia estratigráfica la Formación Monte Hermoso. En cambio, en las restantes localidades nombradas, los materiales corresponderían a una nueva especie.

Ringueletia sp.

Formación Camacho

Recientemente el género *Ringueletia* sp. fue registrado en el Departamento de San José, Balneario Arazatí, Formación Camacho, Mioceno tardío (Bostelmann et al., 2008a,b).

Las localidades geográficas en las cuales se registran las especies del género *Ringueletia* se señalan en el Mapa 3.3.

III.2.4. Distribución geográfica y estratigráfica del género *Eutatus*

Es el género que presenta mayor cantidad de ejemplares y posee una amplia distribución geográfica, pero muchos materiales pertenecen a colecciones antiguas y carecen de procedencia geográfica, estratigráfica o incluso de ambas.

En la región Pampeana sus restos se encuentran en todas las unidades mamalíferas, desde el Chapadmalalense hasta el comienzo del Platense (Plioceno Superior a Holoceno). Su distribución geográfica dentro de la Argentina abarca las Provincias de Buenos Aires, Córdoba, Santiago del Estero, Entre Ríos, Santa Fe y Tucumán, y en Uruguay se registra en los Departamentos de Soriano, Canelones, Montevideo y Colonia. Debido a que una gran parte de los materiales del género *Eutatus* son restos aislados que no pueden asignarse a las especies consideradas en este trabajo, se optó por realizar un mapa de la distribución del género Mapa 3.4, y en forma separada uno que indique las procedencias seguras de las especies nominadas 3.5.

Eutatus n. sp.

“Formación” Chapadmalal

De la “Formación” Chapadmalal (descrita previamente) proviene un único resto de *Eutatus*. Este material fue colectado por Risso Domínguez, quien indicó como procedencia geográfica Punta Chapadvoro, Partido de

General Belgrano y como procedencia estratigráfica al Chapadvoreense (v. Risso Domínguez, 1949). El Chapadvoreense de Risso Domínguez correspondería al Chapadmalalense superior, por lo menos en lo que respecta a este material que posee una procedencia geográfica precisa (Eduardo P. Tonni com. personal). Los restos de *Eutatus* registrados en esta localidad, según el análisis realizado en esta Tesis, corresponden a una nueva especie.

Eutatus pascuali

La mejor representación de los tiempos post-chapadmalalenses y pre-ensenadenses se encuentra en las sedimentitas que afloran en los acantilados marinos entre Punta Mogotes (cerca de la ciudad de Mar del Plata) y Miramar (Cione y Tonni, 1995b), algunos de cuyos niveles han provisto restos de *Eutatus*. Kraglievich (1952, 1953) reconoce las “Formaciones” Barranca de Los Lobos, Vorohue y San Andrés. En 1959, este autor considera que las “Formaciones” San Andrés y Vorohue constituyen en realidad una única unidad formacional, a la cual denomina Formación Vorohue dividida en dos términos: ex “Vorohue” y ex “San Andrés”.

Cione y Tonni (1995a, b) designan el Piso/Edad Marplatense, subdividido en Barrancalobense, Vorohuense y Sanandresense, los cuales coinciden espacialmente con la “Formaciones” homónimas de Kraglievich, 1952. La base bioestratigráfica para el Barrancalobense es la Biozona de *Platygonus scagliai*, para el Vorohuense la de *Akodon (Akodon) lorensinii*

(Cione y Toni, 1995 a,b) y para el Sanandresense la de *Ctenomys chapadmalensis* (Cione y Tonni, 2005, v. Verzi y Lezcano, 1996).

“Formación” Vorohue

Eutatus pasquali se registra desde el Vorohuense (Marplatense). Los restos asignados a esta especie provienen de la localidad Punta Vorohue (Partido de General Pueyrredón, Provincia de Buenos Aires).

“Formación” Pampeana

Ameghino (1881) divide los sedimentos de la “formación pampeana” en “terreno pampeano inferior”, “terreno pampeano superior” y “terreno pampeano lacustre”. Más tarde (Ameghino, 1889) los denomina “ensenadense”, “bonaerense” y “lujanense”, respectivamente. A su vez, reconoce un nuevo piso “pampeano medio o belgranense”, correspondiente a una “formación” marina.

Desafortunadamente muchos materiales de *Eutatus* de colecciones antiguas tienen como única procedencia estratigráfica “Pampeano”; en los casos en que no están acompañados por una clara procedencia geográfica, como es obvio, no puede inferirse su antigüedad. A los materiales con procedencia “Pampeano” inferior se los considera de la Edad Ensenadense (Pleistoceno inferior) y los materiales con procedencia “Pampeano” superior se

los considera de las Edades Bonaerense y Lujanense (Pleistoceno medio-Holoceno temprano).

Formación Ensenada

La Formación Ensenada está típicamente representados por las “toscas del Río de La Plata” (Cione y Tonni, 2005). El paratipo de *E. pascuali*, proviene de esta última localidad. La Formación Ensenada fue formalmente descrita por Riggi et al. (1986) en las excavaciones del Teatro Argentino de La Plata. En estas excavaciones también fueron registrados materiales de *Eutatus* cf. *pascuali*. Desde el punto de vista sedimentológico la Formación Ensenada está “constituida por limos arcillo-arenosos y arcillas limo-arenosas, castaño claro a moderado, con algunos niveles gris amarillento” (Fidalgo et al., 1975). Tonni et al. (1999a) realizan un estudio detallado de esta Formación en la cantera de José Hernández, ciudad de La Plata, Argentina.

“Formación” Miramar

Una fauna similar a la registrada en las “toscas del Río de La Plata” se encuentra en la Formación Miramar, la cual fue descrita por Kraglievich (1952) para la zona de Mar del Plata (entre Punta Iglesia y el NNE de Mar del Plata) y en Miramar (muelle de Punta Hermengo). Está compuesta por sedimentos de carácter fluvio-lacustre, irregularmente entrecruzados (Kraglievich, 1952). En esta “Formación” se incluyen las secciones localizadas en Camet, atribuidas

por Kraglievich a las “Formaciones” Vorohue y San Andrés (Cione y Tonni, 1995a,b).

La Biozona de *Mesotherium cristatum* (Cione y Tonni, 2005) es la base bioestratigráfica del Ensenadense. El hallazgo de *Mesotherium cristatum*, por debajo de la discordancia erosiva que separa la Formación Ensenada de la Formación Buenos Aires, indica que esta Biozona podría extenderse hasta dicha discordancia (Soibelzon et al., 2008b). De este modo, resulta avalada la hipótesis propuesta por Verzi et al. (2004a), quienes ubican tentativamente el límite entre el Piso/Edad Ensenadense y Bonaerense en el comienzo del estadio isotópico 11 (0.40 Ma AP). La base del Ensenadense, como unidad cronoestratigráfica con base bioestratigráfica, es actualmente desconocida. Sin embargo, algunas evidencias faunísticas como la presencia de *Arctotherium angustidens* en una cantera de la ciudad de La Plata, indican que podría extenderse hasta el evento Olduvai (Subchron C2n, entre 1,77 y 1,95 Ma AP) (Soibelzon et al., 2008b).

Eutatus seguini

Formación Buenos Aires

El Pleistoceno medio (Bonaerense) está representado por los depósitos fluviales y eólicos de la Formación Buenos Aires (Tonni, 2007b). La Biozona del Bonaerense es la de *Megatherium americanum* (Cione y Tonni, 1999) y su

base coincide con la base de la Formación Buenos Aires. Si bien una alternancia de depósitos de loess y tipo loess con paleosuelos son característicos tanto para la Formación Ensenada como para la Formación Buenos Aires, en esta última dichos depósitos se encuentran menos consolidados (Tonni et al., 1999a).

El límite exacto entre la Formación Ensenada y la Formación Buenos Aires, no se conoce, pero se cree (como ya se mencionara) que se ubica cerca de los 0.40 Ma AP (Verzi et al., 2004a). El paleosuelo El Tala, que se desarrolla en la parte superior de la Formación Ensenada fue propuesto como el estratotipo del límite superior de dicha Formación (Nabel et al., 1993; Nabel et al., 1997; Tonni et al., 1999a). A partir del Bonaerense se registra la especie *Eutatus seguini*. Si bien en un principio esta especie fue ubicada en el Ensenadense (e.g. Ameghino, 1889, partim), tanto la procedencia del material tipo como la de los restantes registros indica una menor antigüedad (Pleistoceno medio- tardío) (Krmptotic y Scillato-Yané, 2007).

Deschamps (2005) registra la especie *Eutatus seguini* en la localidad Bajo San José, cerca del puente de la ruta 51, sobre el Río sauce Grande. Se trata de una terraza de conglomerados y arenas ásperas conocida como secuencia Bajo San José, expuesta discontinuamente a lo largo del valle y en pocas ocasiones cubierta por unidades eólicas. Para la sección inferior de la secuencia Bajo San José, Deschamps (2005) reconoce la Biozona de *Ctenomys kraglievichi*, con una antigüedad Bonaerense (temprano).

Formaciones Santa Clara y Santa Isabel

Los sedimentos expuestos desde Mar del Plata a Santa Clara son considerablemente más jóvenes que los del sur de Mar del Plata. Los sedimentos de Santa Clara del Mar son de la edad magnética Brunhes de este modo los sedimentos del Pleistoceno tardío asignables a la Formación Santa Clara son homologables a aquéllos de la Formación Buenos Aires (Bidegain et al., 2005). La Formación Santa Isabel, se correspondería a la parte superior del Bonaerense (Tonni, 2007b).

“Formación” Malacara

En la base de los acantilados de Centinela del Mar (Parodi y Parodi Bustos, 1952) reconocen la “Formación” Malacara. Según dichos autores: “está constituida por un terreno loesoide arcillo-arenoso, de elementos pelíticos y de color chocolate oscuro, salpicado por concreciones nodulares silicio-calcáreas de tinte plomizo y numerosas escorias y tierras cocidas”. De Centinela del Mar proceden restos de *Eutatus*, lamentablemente sin una posición estratigráfica precisa.

Formación Pascua

El Pleistoceno tardío comienza con los depósitos de playa de la Formación Pascua (Fidalgo et al., 1973), aflorantes en el Partido de Magdalena

(Cione y Tonni, 2005); allí se registra la Biozona de *Equus (Amerhippus) neogaeus*, cuya base se sitúa en torno a 130 Ka AP (Cione y Tonni, 1999; Tonni et al., 2003).

Algunos materiales del género *Eutatus* poseen como procedencia “piso belgranense” o “belgranense”. Parte del estrato reconocido como facies marinas del “piso belgranense” por Ameghino (1889) fue incluido en la Formación Pascua (Fidalgo et al., 1973), la cual es asignable al interglacial subestadio isotópico 5e (Isla et al., 2001). Las facies continentales incluidas en dicho “piso belgranense” son consideradas correlativas con el Bonaerense (Cione y Tonni, 1999).

Formación Lujan

Miembro La Chumbiada y Miembro Guerrero

La Formación Lujan incluye el Miembro La Chumbiada y Miembro Guerrero (Pleistoceno tardío) y el Miembro Río Salado (Holoceno). El Miembro Guerrero fue definido por Fidalgo et al. (1973); más tarde, Dillon y Rabassa (1985) reconocen el Miembro la Chumbiada. Estos dos Miembros están bien representados en el este de la región pampeana. El Miembro Guerrero, según las últimas dataciones, abarcaría el periodo comprendido entre los 21 Ka AP hasta los 10 Ka AP (Tonni et al., 2003). Estos autores realizan sus dataciones a partir de restos de colágeno óseo de megamamíferos extinguidos, extraídos de afloramientos del Miembro Guerrero en planicies de inundación del Arroyo Tapalqué (Olavarria, Provincia de Buenos Aires). Del

Lujanense de esta última localidad provienen también restos de *Eutatus seguini*.

Miembro Río Salado

La base del Platense coincide espacialmente con la base del Miembro Río Salado de la Formación Luján (Cione y Tonni, 2005). Frenguelli (1945) realiza una detallada descripción del Platense. Se trata de limos de color gris ceniza claro, que a veces se hace oscuro, con una cantidad siempre elevada de sílice organizada, células silicificadas de gramíneas, esponjas de agua dulce y frústulas de diatomeas. Bonadonna et al. (1999) datan esta unidad en distintas localidades a saber: 9.85 y 8.81 Ka AP a lo largo del arroyo Talpaqué; 8.67 a 5.73 Ka AP en el río Quequén Grande; 10.8 Ka AP a lo largo del río Quequén Salado (Oriente); 10.8 a 8.24 Ka AP en el arroyo Toro en la cuenca del río Sauce Grande. Tonni (2007b) señala que el Miembro Río Salado posee dataciones que abarcan aproximadamente desde 10.07 hasta 2.83 Ka AP, o algo más tardías. La base bioestratigráfica del Platense es la Biozona de *Lagostomus maximus* (Cione y Tonni, 1999). En esta Biozona se encuentran los últimos megamamíferos pampeanos con registros superiores a los 7 Ka AP (Cione y Tonni, 2005) y se extinguen el 80 % de los mamíferos con pesos mayores a los 44 kg (Cione et al., 2003), entre los cuales se encuentra el género *Eutatus*.

Formación Las Escobas

En la costa del Río de la Plata, el Holoceno se encuentra representado por los depósitos de playa y estuariales de la Formación Las Escobas, para la cual se poseen dataciones entre aproximadamente 7.89 y 3.3 años Ka AP (Tonni, 2007b). La Biozona de *Lagostomus maximus* también fue registrada en la parte superior de la Formación La Postrera.

Uruguay

Fueron encontrados restos de este taxón también en el Pleistoceno de Uruguay, Departamento de Soriano, Arroyo Laureles (Mones y Francis, 1973), Arroyo Limetas, Formación Dolores? (Pleistoceno tardío) (Bostelmann et. al., 2008a); Departamento de Colonia? Pleistoceno tardío?; Departamento de Montevideo, Arroyo Las Piedras; Departamento de Canelones, Arroyo Aparicio, Formación Dolores? Pleistoceno tardío? (Bostelmann et al., 2008a,b).

Formaciones Dolores

La Formación Dolores (Goso, 1972) fue reconocida en el tope de las secciones de las siguientes localidades: Villa Argentina, Biarritz-Cuchilla Alta, Paraíso Suizo y Sierra del Mar. Se trata de sedimentos fundamentalmente pelíticos marrones, arcillo-limosos, de moderada selección, macizos a finamente

laminados, que hacia el tope resultan predominantemente arcillosos con moteados verdosos y de geometrías tabulares que colmatan planicies (Goso, 2006).

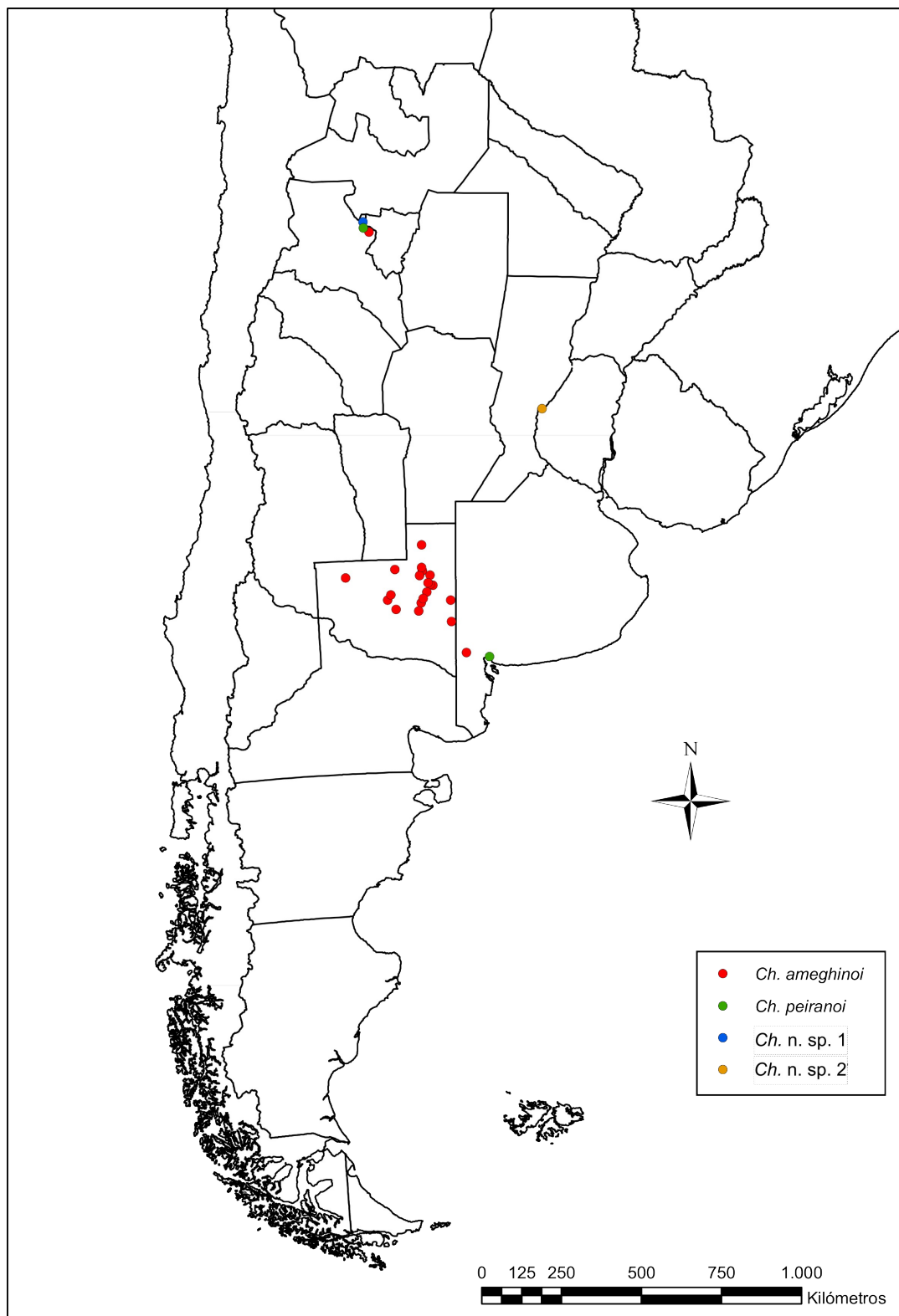
Los restos de *Eutatus seguini* proceden de antiguas colecciones y, consecuentemente, fueron extraídos sin control estratigráfico; no obstante, es muy probable que hayan sido exhumados de la Formación Dolores (Pleistoceno tardío), o de las Formaciones Libertad y Barrancas, ambas sur de Uruguay, (Pleistoceno tardío) (Ubilla et al., 2007).

Sitios arqueológicos

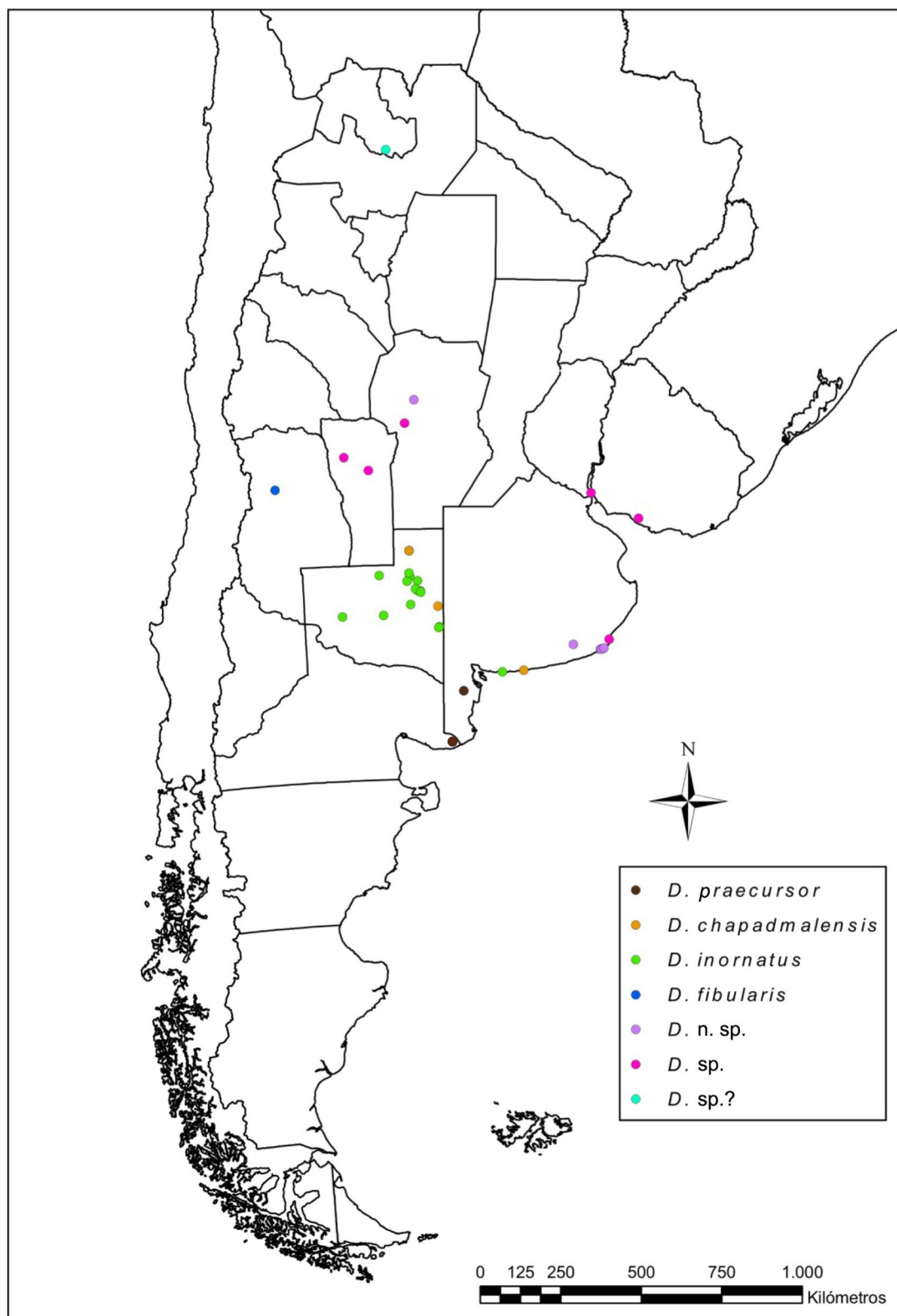
En el borde oriental del sistema serrano de Tandilia se hallan representados una serie de sitios arqueológicos ubicados en cuevas. En el caso particular de *Eutatus seguini* sus restos se registran en el sitio arqueológico Cueva Tixi (Mazzanti y Quintana, 1997). *Eutatus seguini* fue ingresado a Cueva Tixi por humanos con fines de consumo alimenticio en el contexto de una estrategia generalizada de selección de proteína animal.

Eutatus seguini se registra en la primera ocupación fechada en aproximadamente 10.04 AP y 10.37 Ka AP (Pleistoceno tardío) (Mazzanti y Quintana, 1997).

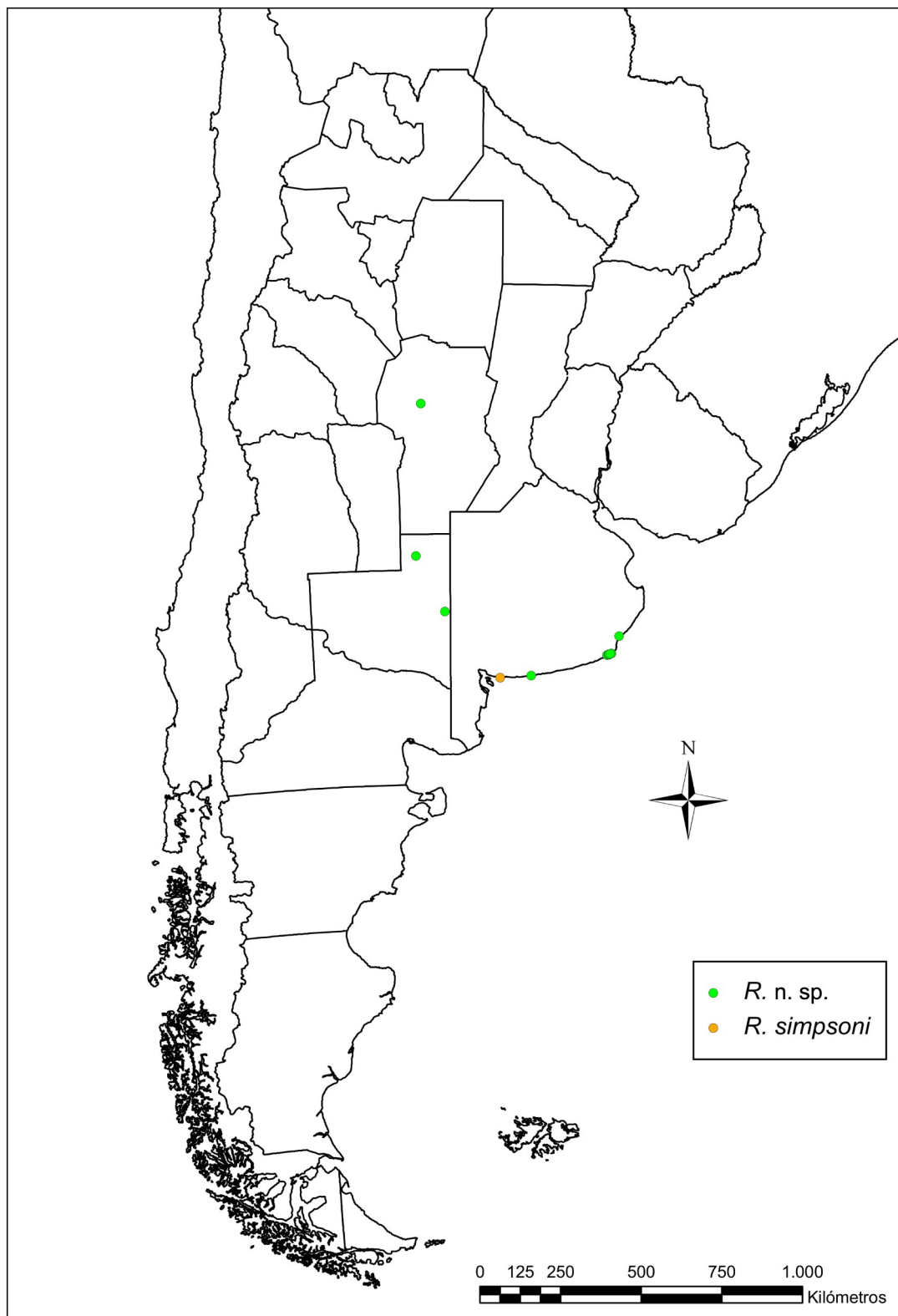
Eutatus seguini fue registrado en otros sitios de la región Pampeana: Cerro La China (área serrana) y Arroyo Seco S2 (área interserrana). El primero de éstos, con dataciones de más de 10.7 Ka AP (Flegenheimer, 1980). Arroyo Seco S2, con fechados de alrededor de 9.7 AP, contiene una amplia diversidad de fauna asociada a *Eutatus seguini* (Fidalgo et al., 1986).



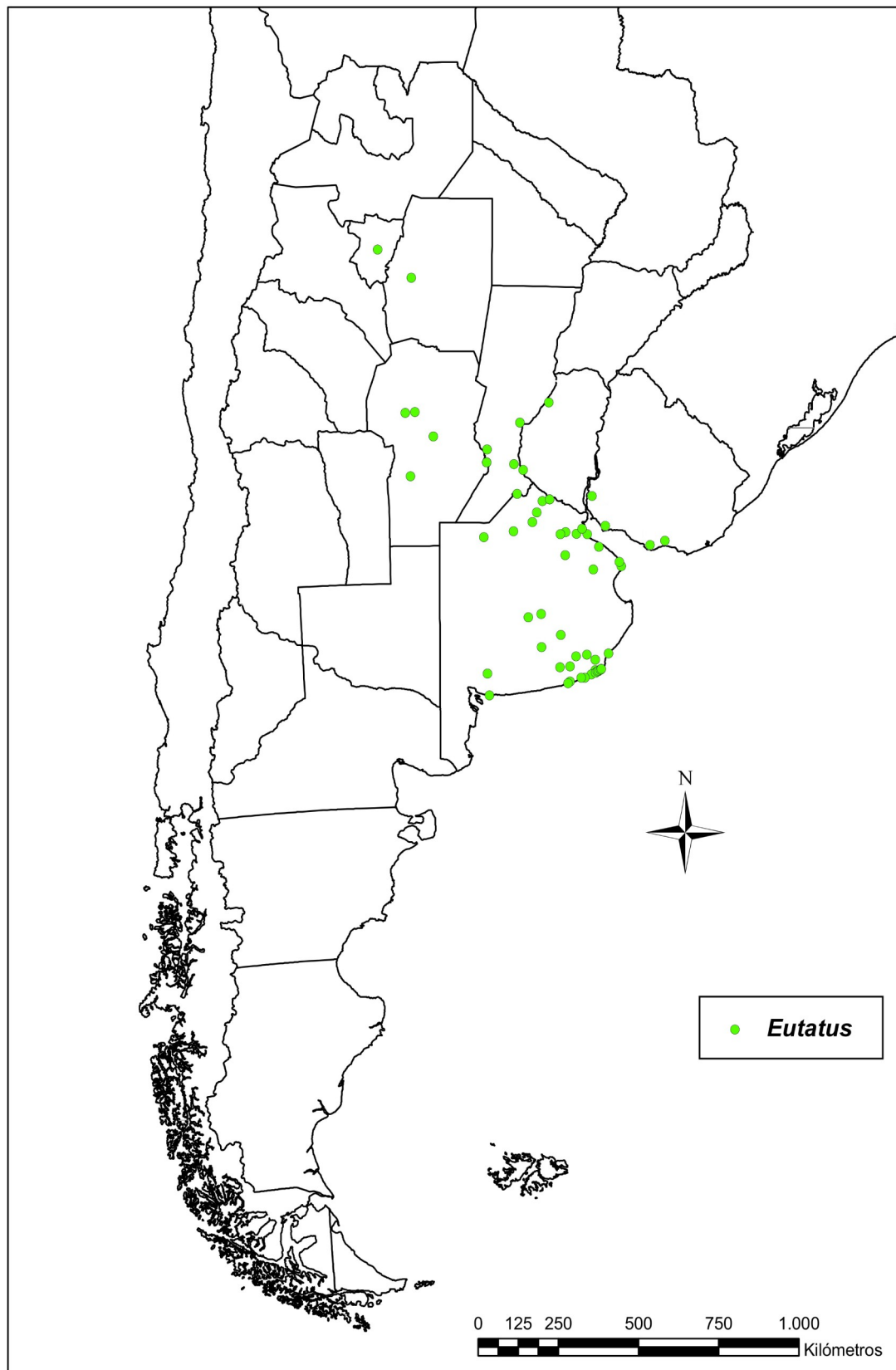
Mapa 3.1: Distribución geográfica de las especies del género *Chasicotatus*.



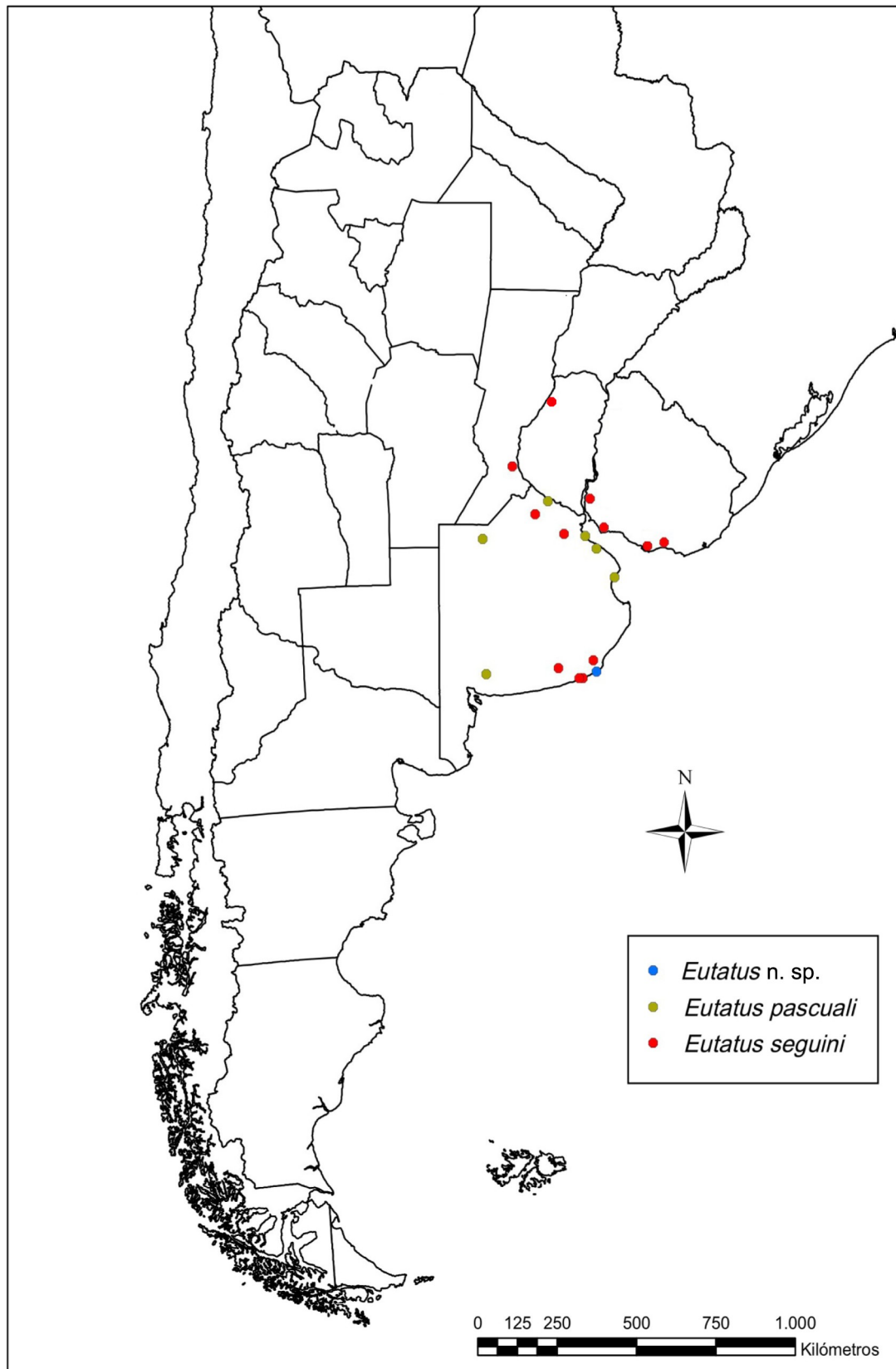
Mapa 3.2: Distribución geográfica de las especies del género *Doellotatus*



Mapa 3.3: Distribución geográfica de las especies del género *Ringueletia*.



Mapa 3.4: Distribución geográfica del género *Eutatus*.



Mapa 3.5: Distribución geográfica de las especies del género *Eutatus*.

Capítulo IV. Sistemática y Descripción

Superorden XENARTHRA Cope, 1889

Orden CINGULATA Illiger, 1811

Superfamilia DASYPODOIDEA Gray, 1821

Familia DASYPODIDAE Gray, 1821

Subfamilia EUPHRACTINAE Pocock, 1924

Tribu EUTATINI Bordas, 1933

Género *Eutatus* Gervais, 1867

Género *Chasicotatus*, Scillato-Yané, 1979

Género *Doellotatus*, Bordas, 1932

Género *Ringueletia* Reig, 1958

IV. 1. Género *Eutatus* Gervais, 1867

Especie tipo: *Eutatus seguini* Gervais, 1867.

Sinonimia: *Euphractus* Ameghino, 1882 (part.: 41, nec Wagler, 1830).

Dasypus Ameghino, 1889 (part.: 865, nec Linné, 1758).

Diagnosis (emend. Scillato-Yané, 1982): Talla grande, comparable a la de *Priodontes giganteus*. Arcada cigomática sumamente robusta. Bula timpánica relativamente pequeña, menor que en *Doellotatus inornatus*. Longitud del espacio pre-dental superior aproximadamente equivalente a la longitud total de

la serie dentaria. Fórmula dentaria más común 9/9. Últimos 4 ó 5 molariformes superiores frecuentemente más alargados antero-lingualmente y los inferiores postero-labialmente. Mandíbula con un gran espacio pre-dental.

Osteodermos del escudete cefálico con escultura acentuada, consistente en una figura central elevada y figuras periféricas en forma de tubérculos. Escudo escapular rudimentario, limitado a las partes laterales de la coraza, aunque más desarrollado que en los restantes Eutatini. Las partes derecha e izquierda de una misma banda del escudo pélvico no forman una cintura transversal regularmente curva, sino que se encuentran en la zona mesial formando un ángulo obtuso con el vértice hacia delante (disposición hasta ahora única entre los Dasypodidae). Osteodermos de superficie más rugosa que en *Chasicotatus* y *Doellotatus*, pero menos que *Ringueletia*. Los osteodermos poseen una figura central rodeada de figuras periféricas anteriores y laterales delimitadas por surcos menos profundos que en *Chasicotatus*, especialmente hacia la parte posterior; allí las figuras son más difusas. En los osteodermos móviles, el margen posterior se prolonga por detrás de la hilera de forámenes más que en cualquier otro Eutatini; surco que separa la tecla de la parte ornamentada estriado. Internamente, los osteodermos presentan una zona media muy desarrollada de manera similar a *Ringueletia*.

Distribución cronológica y estratigráfica: Plioceno tardío-Holoceno temprano (Chapadmalalense, Vorohuense, Sanandresense, Ensenadense, Bonaerense, Lujanense y Platense). “Formación” Chapadmalal, “Formación” Vorohué, Formación Ensenada, “Formación” Miramar, Formación Buenos Aires,

Formación Santa Clara, Formación Santa Isabel, “Formación” Malacara, Formación Lujan (Miembro La Chumbiada, Miembro Guerrero, Miembro Río Salado), Formación Pascua, Formación Dolores, Formación Las Escobas, Secuencia Bajo San José. Sitio Arqueológico: Cueva Tixi (Holoceno temprano).

Distribución geográfica: Argentina (Provincias de Buenos Aires, Santa Fe, Entre Ríos, Córdoba, Santiago del Estero y Tucumán) y Uruguay (Departamentos de Soriano, Montevideo, Canelones y Colonia).

IV. 2. Características morfológicas de las especies de *Eutatus*

Cráneo

Materiales utilizados: se utilizó básicamente para describir el cráneo el material MMCIPAS: 2901-3068, perteneciente a *Eutatus seguini*, dado su magnífico estado de conservación (Fig. IV.1). Para las medidas v. Tabla IV.1.

No obstante, también se tuvieron en cuenta otros ejemplares significativos: MLP 64-VIII-1-4 (cráneo muy completo), MACN 986 (cráneo parcialmente completo) y MACN 11071 (cráneo parcialmente completo). Asimismo, se utilizó material fotográfico del holotipo de la especie *Eutatus seguini* MNHN PAM 273 y de los materiales MPV 50-64 y AMNH11231 en muy buen estado de conservación.

El cráneo de *Eutatus* es alargado, con el rostro prominente. La elongación del cráneo se debe al marcado desarrollo de los maxilares, premaxilares y nasales. La cápsula cefálica presenta una constricción a la

altura de la sutura entre los frontales y los parietales. Posee bulas timpánicas proporcionalmente pequeñas comparadas con las de *C. villosus* y con *Doellotatus inornatus*. Arco cigomático completo y robusto. El borde posterior del cráneo está definido por la cresta lambdoidea, con una inflexión en la parte media hacia delante.

Dientes: posee 9 molariformes superiores, los cuales son de sección elíptica, con el eje principal orientado oblicuamente. En general, los últimos cuatro molariformes tienden a alargarse con su extremo anterior inclinado lingualmente, pero a veces esta característica se observa a partir del segundo molariforme y puede estar ausente en el último. Algunos autores han considerado esta particularidad como una tendencia de los molariformes a dividirse en lóbulos, pero ciertamente en *Eutatus* este rasgo no es evidente. La dentina está claramente organizada en tres capas. La capa externa y la interna están formadas por una densa dentina similar al esmalte (durodentina). Entre estas dos capas se encuentra una capa media de dentina menos resistente, la cual se desgasta más rápidamente y deja las otras expuestas. La presencia de estos dos tipos de dentina dispuestos de esta manera es una característica típica de los molariformes de los Eutatini.

Huesos craneales dorsales

Nasales: ocupan aproximadamente la mitad de la longitud total del cráneo; en cambio, en *C. villosus* sólo ocupan un poco más de la tercera parte. Son huesos que se extienden más allá de los premaxilares y en su extremo anterior

se curvan levemente hacia abajo. En vista lateral, contactan anteriormente con los premaxilares y con los maxilares. En su extremo anterior el borde lateral del hocico está ocupado principalmente por los pre-maxilares; posteriormente, en cambio, los nasales se van ensanchando hacia atrás, hasta ocupar prácticamente toda la pared lateral. Hacia atrás y lateralmente a partir de la sutura entre los premaxilares y maxilares, son estos últimos los que empiezan a ganar importancia. En vista superior tienen su ancho máximo un poco antes de la altura del primer molar y luego se hacen más angostos. La sutura entre los nasales y los frontales tiene forma de V con el vértice dirigido hacia delante, disponiéndose, de tal modo, los frontales entre los nasales. La superficie dorsal de los nasales es ligeramente convexa en su parte más posterior. La parte rostral de la superficie ventral de los nasales es visible a través de la apertura nasal externa; se observa de este modo que la región lateral interna de ellos se engrosa y se proyecta hacia la cavidad nasal.

Frontales: conforman una parte importante del techo del cráneo. Anterior y medialmente contactan con los nasales; la sutura entre estos elementos no es recta, tiene como se mencionó previamente forma de V, debido a que los frontales penetran entre los nasales. Antero-lateralmente contactan con los maxilares y lagrimales. Posteriormente contactan con los parietales; la sutura tampoco es recta, ya que los frontales poseen una proyección entre los parietales. La superficie dorsal es plana, sólo un poco convexa en su porción anterolateral, a diferencia de *C. villosus*, especie en la cual esta misma región es sumamente convexa. En la parte posterior de los frontales también se

observan dos superficies ligeramente convexas antes de contactar con los parietales.

Parietales: completan el techo de la parte posterior de la bóveda craneana y contribuyen a la constitución de la fosa temporal, en la cual se inserta el músculo temporal. Según Vizcaíno y Bargo (1998), el área de origen de este músculo es bastante pequeña, con un pobre desarrollo del área sagital con respecto a *Proeutatus oenophorus*. La superficie dorsal no es convexa sino plana, a diferencia de *C. villosus*, *Doellotatus inornatus* y *Proeutatus oenophorus*. Lateralmente, cada parietal contacta con el escamoso de su lado respectivo. En la región posterolateral cerca la sutura con el escamoso y de la sutura con el supraoccipital, se encuentran seis o siete forámenes. La sutura con el supraoccipital se ubica en la cresta lambdoidea.

Huesos laterales y del paladar

Premaxilares: forman aproximadamente la mitad de la pared lateral de la región anterior del cráneo, el piso de la parte anterior de la cavidad nasal y la parte correspondiente de la apertura nasal externa. No conforman una parte extensa del paladar secundario y no llevan ningún diente. En vista palatal, cada uno de ellos presenta el foramen incisivo.

Maxilares: son de gran tamaño, presentan una porción anterior edéntula y una posterior donde se implantan 9 pares de dientes. Para describir los maxilares se eligió el esquema de Wible y Gaudin (2004), distinguiendo en el maxilar 4 partes: facial, palatina, cigomática y la del proceso orbital. La parte facial

constituye la pared lateral de la parte posterior de la cavidad nasal y una pequeña porción del techo del cráneo. Esta parte del maxilar contacta con el premaxilar anteriormente, con el nasal latero-dorsalmente, con el frontal postero-dorsalmente y postero-lateralmente con el lagrimal y el yugal en la raíz del arco cigomático. Los procesos palatinos de los maxilares constituyen el piso posterior de la cavidad nasal y la parte más extensa del paladar óseo secundario. La sutura entre maxilares y palatinos se encuentra entre el sexto y el séptimo molariforme y tiene forma de U. Aproximadamente a la altura del quinto molariforme está el foramen infraorbitario. Debajo del lagrimal el maxilar tiene un amplio contacto con el yugal; sin embargo, a diferencia de *Chaetophratus villosus*, la sutura entre el maxilar y el yugal es sólo ligeramente oblicua. De este modo, el maxilar no se proyecta posteriormente y no constituye la parte inferior de la primera curvatura del arco cigomático, quedando ella conformada sólo por el yugal. El proceso orbital del maxilar forma parte de la pared anterior de la región orbital, y contacta con el proceso orbital del frontal dorsalmente y con el lagrimal dorso-lateralmente; postero-ventralmente contacta con los palatinos.

Palatinos: contribuyen a formar la parte posterior del paladar secundario. Los palatinos se continúan con los pterigoides, los cuales se encuentran sumamente reducidos y muy poco preservados en los materiales disponibles. La porción en la cual contactarían con el aliesfenoides y el orbitoesfenoides no se encuentra bien conservada en los materiales estudiados, por lo cual no se puede describir la sutura en forma apropiada.

Lagrimales: son proporcionalmente de mayor tamaño que los de *C. villosus*. Tienen una parte facial y un proceso orbital y, a diferencia de *C. villosus*, no conforman la raíz del arco cigomático. La parte facial de los lagrimales de *Eutatus* tienen forma ligeramente circular, en tanto que en *C. villosus* tiene forma cuadrangular. La parte facial de los lagrimales contacta dorsalmente con los frontales y anterior y ventralmente con los maxilares. Otra diferencia que presentan los lagrimales con respecto a *C. villosus* es que dorsalmente poseen una proyección lateral.

Yugales: son el principal elemento del arco cigomático. Cada yugal es más delgado en su parte media y se ensancha en la zona de contacto tanto con el maxilar (donde alcanza su espesor máximo) como con el escamoso (donde se ensancha ligeramente). La sutura con el maxilar en vista lateral es ligeramente oblicua; en cambio, la sutura con el escamoso es horizontal. El área de contacto entre estos dos últimos huesos es proporcionalmente menor en *Eutatus* que en *C. villosus*.

Huesos de la región temporal

Escamosos: contribuyen a constituir la pared lateral de la bóveda craneana (escama), la parte posterior del arco cigomático y la fosa glenoidea. La parte que no constituye el arco cigomático, la escama, contacta con el frontal anteriormente, con el parietal dorsalmente, con el mastoideo y el supraoccipital en su parte posterior y con el conducto auditivo externo postero-lateralmente.

Asimismo, contacta ventro-posteriormente con la bula timpánica y ventro-

anteriormente con el aliesfenoides. El proceso cigomático del escamoso es más corto que en *C. villosus*; por lo tanto en *Eutatus* la mayor parte del arco cigomático (como se mencionara previamente) está constituido por el yugal.

Timpánico: el hueso timpánico esta compuesto por dos elementos, el endotimpánico y el ectotimpánico. Ambos conforman la bula auditiva; el ectotimpánico junto con el escamoso y la porción mastoidea del petroso constituyen el conducto auditivo externo.

Petroso: la porción del mastoides es la única visible externamente. El mastoides de cada lado se ubica en posición lateral con respecto a los exoccipitales. En *Eutatus* se observa una apófisis mastoidea bien conspicua, a diferencia de *C. villosus*, donde se encuentra pobremente desarrollada.

Huesos occipitales

Supraoccipital: se extiende entre la cresta lambdoidea y el borde dorsal del foramen magnum.

Exoccipitales: contribuyen a formar la pared lateral del foramen magnum y llevan los cóndilos occipitales, los cuales son de contorno ligeramente triangular en vista posterior. Contactan ventralmente con el basioccipital y dorsalmente con el supraoccipital conformando, en los adultos, un complejo sin suturas evidentes. Lateralmente contactan con el mastoideo.

Basioccipital: forma el piso del cráneo entre las dos bulas timpánicas. En su región media, en vista ventral, se encuentra la muesca odontoidea. En su parte más anterior presenta dos abultamientos, en la posición en que *C. villosus* y

Euphractus sexcinctus presentan dos fosas. Según Wible y Gaudin (2004), corresponderían a inserciones musculares.

Huesos esfenoideos: en los materiales estudiados no se aprecian las suturas que delimitan el orbitoesfenoideos y el aliesfenoideos. El aliesfenoideos es bien conspicuo y forma parte de la pared lateral de la cápsula cefálica.

Mandíbula

Materiales: para la descripción de la mandíbula se utilizaron principalmente los siguientes materiales: MMCIPAS 2901-3068 (Fig. IV.2, ambas hemimandíbulas), MLP 69-VIII-1-4 (ambas hemimandíbulas), 69-VIII-9-3, rama mandibular derecha), MACN 985 (fragmento de hemimandíbula derecha), 16638 (hemimandíbula izquierda, sólo la rama horizontal). Asimismo se utilizó material fotográfico del material tipo de la especie *E. Seguini*, MNHN PAM 273 (ambas hemimandíbulas). Para las medidas v. Tabla IV.2.

Cada hemimandíbula consiste en una parte horizontal o cuerpo que lleva los dientes y una rama vertical. Ambas hemimandíbulas no se encuentran soldadas, sino unidas mediante ligamentos. Cada hemimandíbula lleva 9 molariformes, excepcionalmente 10, siendo (en este último caso) el primero de un tamaño mucho menor que los restantes. La forma de los dientes es elíptica, los últimos cuatro o cinco pueden alargarse y tener su parte posterior orientada labialmente. Esta última condición no es constante, ya que los molariformes pueden alargarse a partir del segundo y el último suele tener una morfología variable. El último molariforme, en vista lateral, se encuentra oculto por la rama

ascendente mandibular, al igual que en *Ringueletia* y a diferencia de *C. villosus* y *Doellotatus inornatus*, donde el último molariforme se encuentra sólo parcialmente oculto. En *Proeutatus oenophorus* se ubica anteriormente a la rama vertical. El cuerpo mandibular es elongado, con un espacio pre-dental notoriamente grande (aproximadamente un tercio de la longitud mandibular, medido desde el extremo más anterior hasta la parte más distal del proceso angular). En *C. villosus*, en cambio, el espacio edéntulo sólo constituye un 6% de la longitud mandibular. El contorno ventral de cada hemimandíbula es convexo en la mitad posterior de la rama horizontal, a la altura de los molariformes 2° a 9°. En cambio, es cóncavo desde la altura del primer molariforme hasta el margen posterior de la sínfisis mandibular. A partir de ese punto, el margen inferior se mantiene recto hasta su extremo más anterior. La rama ascendente es delgada y se encuentra levemente inclinada hacia atrás, mucho menos que en *Doellotatus inornatus* y *Ringueletia*. El cóndilo mandibular se encuentra elevado sobre el nivel de la hilera dentaria, alcanzando casi el nivel del proceso coronoideo; este último es fino, en forma de lámina y se encuentra recurvado hacia atrás. Internamente, en la parte inferior de la rama ascendente se observa el foramen mandibular. El proceso angular está bien desarrollado y se encuentra aproximadamente a la misma altura de la hilera dentaria.

Según Vizcaíno y Bargo (1998) la forma general de la mandíbula de los eutatinos se asemeja a la de ciertos grupos de ungulados herbívoros. El cóndilo, cóncavo y aplanado, permite libres movimientos laterales y antero-posteriores; dada su posición elevada, le otorga una ventaja mecánica al

músculo masetero (Vizcaíno y Bargo 1998). Estos autores, asimismo, sugieren que la presencia de una sínfisis mandibular sin fusionar también podría estar relacionada con movimientos transversos de masticación. Los eutatinos presentan también dientes más especializados para cortar o / y romper que en los armadillos vivos. En el caso particular de *Eutatus*, Vizcaíno y Bargo (1998) manifiestan que sería un animal adaptado a la herbivoría, el cual se habría alimentado de una variedad de material vegetal tales como hojas y brotes de arbustos y también alguna proporción de hierbas.

Columna vertebral (Figs. IV.3 y IV.4).

Materiales: para el estudio de la columna vertebral se utilizaron principalmente los siguientes materiales: MMCIPAS 2901-3068 (hueso mesocervical, 5.^a vértebra cervical, vértebras torácicas, lumbares y caudales), MLP 16-146 (atlas, hueso mesocervical, fragmentos de vértebras torácicas y caudales), 38-X-2-1 (fragmentos de vértebras torácicas y caudales), MACN 1638 (vértebras caudales). También se estudiaron a través de material fotográfico los siguientes ejemplares: AMNH11231 (atlas, hueso mesocervical, vértebras torácicas, caudales y lumbares) y MPV 50-54 (atlas, hueso mesocervical, vértebras cervicales libres, vértebras torácicas, lumbares, sacras y caudales).

Características generales:

- 1) Presencia de algunas vértebras soldadas en la región cervical (hueso mesocervical), como en casi todos los cingulados.
-

- 2) Articulaciones xenartrales: en las últimas vértebras dorsales y en las lumbares. Éstas se encuentran sumamente desarrolladas en la región lumbar (sinapomorfía de los xenartros).
- 3) Unión de la última vértebra lumbar con las sacras y con las primeras caudales (sinsacro) y de éstas con el isquion.

Región cervical: compuesta por siete vértebras; la primera, el atlas, es libre; el axis se encuentra fusionado con la tercera y cuarta vértebra cervical constituyendo el hueso mesocervical (Fig. IV. 3). Las vértebras quinta, sexta y séptima permanecen libres. El atlas tiene forma de anillo y presenta en su cara anterior en ambos lados, sobre cada masa lateral, una cavidad articular cóncava en sentido vertical que articula con los cóndilos occipitales del cráneo. En su cara posterior las masas laterales presentan carillas de articulación planas (facetaxoideas) que contactan con las carillas atlantoideas del axis. Atravesando el cuerpo vertebral, dorsal a las carillas de articulación de las masas laterales anteriores y posteriores en ambos lados, se encuentran los forámenes intervertebrales. En vista dorsal, en posición antero-lateral, en ambos lados se observa el foramen alar, y en la región media dorsal anterior, el tubérculo dorsal sobre el cual se insertaría el septo nuchal. El arco ventral presenta un tubérculo que se dirige hacia atrás. Internamente este arco tiene una faceta articular (fovea dentis), la cual contacta con la faceta articular de la apófisis odontoidea del axis.

Como se mencionó previamente el axis se encuentra fusionado a la tercera y cuarta vértebras cervicales, constituyendo el hueso mesocervical; en

Tolypeutes, *Chaetophratus villosus*, *C. vellerosus* y *Zaedyus* se pueden fusionar al axis una o dos vértebras cervicales, en *Dasypus hybridus* se llegaron a observar dos o tres vértebras cervicales fusionadas al axis y en *Dasypus novemcinctus* se fusionan dos vértebras cervicales al axis (Galliari et al., 2009).

En su parte anterior, en la región media, se ubica la apófisis odontoidea. Hacia ambos lados de la apófisis odontoidea se encuentran dos facetas articulares atlantoideas. En posición dorsal a estas facetas articulares, las apófisis transversas presentan el foramen intervertebral. El foramen vertebral tiene forma triangular. En la parte dorsal de este complejo mesocervical, se encuentra un proceso espinoso muy desarrollado, en forma de placa, constituido por la espina del axis y de la tercera y cuarta vértebra cervical.

El resto de las vértebras de esta región son libres y no presentan espinas dorsales. Las apófisis transversas presentan un canal vértebro-arterial por el que pasa la arteria vertebral.

Región torácica: posee 10 vértebras. Sobre sus caras laterales, cada cuerpo vertebral presenta superficies articulares para las dos cabezas de las costillas. De esta manera se dispone la diapófisis sobre la apófisis transversa y la foseta parapofisiaria, en este último caso entre cada dos vértebras sucesivas. En la diapófisis articula el tubérculo de la costilla y en la foseta parapofisiaria articula el capítulo. Las espinas neurales se encuentran bien desarrolladas, siendo las primeras menos robustas y más largas que las últimas (Fig. IV.4). A partir de la novena vértebra torácica se empiezan a desarrollar las metapófisis (sobre las

prezigapófisis), que sirven para inserción muscular y como punto de apoyo para la coraza. A partir de la novena dorsal y, esbozadas, a partir de la octava, también se encuentran las anapófisis (posteriores) formando parte de las articulaciones xenartrales (una prezigapófisis accesoria debajo de la metapófisis donde encajan las carillas articulares de las postzigapófisis accesorias que forma la anapófisis). En las vértebras torácicas de *Eutatus* se ha observado (siguiendo la definición de Gaudin y Biewener, 1992) una opistocelia funcional. Este autor reconoce para los “armadillos Euphracta” sensu Engelmann (1985) (= Euphractini Pocock, 1924) un centro vertebral funcionalmente opistocélico. De este modo, como bien describe Gaudin (1999) la superficie articular de cada centro es casi plana, pero hacia ambos lados se presentan dos pequeñas facetas ubicadas antero-lateralmente, determinando un perfil convexo para la totalidad de la superficie anterior del centro. En cambio, en la superficie posterior de cada centro, se encuentran postero-medialmente dos facetas laterales que constituyen una superficie posterior articular que recibe la superficie anterior convexa.

Región lumbar: posee 3 vértebras libres y 1 unida a las sacras. Las espinas neurales se encuentran bien desarrolladas y tienen su extremo terminal dividido en dos partes. Presentan un gran desarrollo de las articulaciones xenartrales y de las metapófisis (Fig. IV.4).

Región sacra y caudal: las vértebras sacras se sueldan a la última lumbar y a las primeras caudales para constituir el sinsacro. El número de vértebras

incluidas en el sinsacro no se ha podido calcular, debido a que se cuenta con materiales pobremente conservados y sumamente reconstruidos.

Las vértebras caudales que conforman parte del sinsacro se unen a los isquiones mediante las apófisis transversas hipertrofiadas. Las caudales libres no presentan espina neural, las apófisis transversas se encuentran ensanchadas y las metapófisis pobremente desarrolladas. Las vértebras de esta región van disminuyendo de tamaño y por lo menos las últimas 10 no presentan apófisis transversas, ni metapófisis, ni apófisis articulares (Fig. IV.4).

Costillas

Materiales: para el estudio de las costillas se utilizaron los siguientes materiales, MACN 5697 (fragmentos de costillas) y MPV 50-64 (cinco pares de costillas parciales) (Fig. IV.4).

Las costillas típicamente están formadas por 2 segmentos articulados (vertebral y esternal); presentan dos cabezas (tubérculo y capítulo), y son ensanchadas.

Esternón: cinco pares de costillas articulan directamente con el esternón.

Cintura escapular

Materiales: se conservan pocos materiales de la cintura escapular del género *Eutatus*, las descripciones se efectuaron principalmente a base de MPV 50-64 (dos escápulas completas) y, además, los materiales MLP 00-VIII-5-1 (escápula izquierda reconstruida) y MMCIPAS 2901-3068 (escápula derecha reconstruida). La escápula posee una forma general triangular. En su parte

anterior se encuentra la cavidad glenoidea, de forma ovalada. El tubérculo supraglenoideo y el proceso coronoideo se hallan bien desarrollados. Este último tiene forma de hoz y se proyecta ventralmente. Estos procesos, como señalan Vizcaíno et al. (2003), tienen una morfología muy similar a la de *Chaetophractus villosus*; los autores en cuestión remarcan que en *Dasypus hybridus* y en *Priodontes maximus* el tubérculo supraglenoideo no sería claramente distinguible del corto proceso coronoideo, lo cual indicaría que *Eutatus* habría tenido el típico biceps mamaliano con cabezas largas y cortas. La escápula presenta la primer espina en su parte media. Esta espina se continúa con el acromion bien desarrollado, el cual sobrepasa ampliamente hacia delante la posición de la cavidad glenoidea, ubicándose sobre la cabeza del húmero [característica de xenartros y de otros mamíferos cavadores, e.g. *Orycteropus* y *Vombatus* (Rose y Emry, 1993)]. El acromion, en su parte anterior, contacta con la clavícula, la cual es más robusta que la de *Priodontes maximus*. Scott (1903-1904) señala que la clavícula también se encuentra enormemente desarrollada en *Proeutatus*. En la parte posterior del cuerpo de la escápula, se encuentra una segunda espina (característica de muchos mamíferos de hábitos fosoriales, e.g. *Notoryctes*) la cual separa la fosa postescapular para el origen del teres mayor de la fosa para el infraespinoso (Rose y Emry, 1993).

Miembro anterior

Materiales: para las descripciones del miembro anterior se utilizaron principalmente los siguientes materiales: MNHN- PAM 273 (húmeros derecho e

izquierdo, radios derecho e izquierdo, cúbito izquierdo, carpales, metacarpales y falanges de ambos miembros anteriores, Fig.IV. 5 y IV.6), MMCIPAS 2901-3068 (húmero izquierdo, cúbito derecho), MLP: 38-X-2-1 (porción distal del húmero derecho, radio izquierdo), 69-VIII-5-5 (húmero izquierdo incompleto), 00-VIII-5-1 (humeros derecho e izquierdo, radios derecho e izquierdo, cúbito izquierdo, carpales, falanges), MACN 1746 (húmero derecho incompleto), 7095 (húmero izquierdo incompleto). Para las medidas v. Tabla IV. 3.

Húmero: en la parte proximal, la cabeza del húmero tiene forma ligeramente ovalada (Fig.IV. 7). Hacia ambos lados se encuentran los surcos intertuberculares bien marcados. El tubérculo mayor externo (mucho más grande que el interno) se continúa con la tuberosidad deltoidea, la cual se ensancha en su parte distal, adquiriendo un contorno redondeado, a diferencia de *Chaetophratus villosus* (en el cual el extremo distal de la tuberosidad se proyecta más inferiormente). Esta tuberosidad se encuentra dividida por una cresta media y presenta crestas en la parte anterior y posterior, todas ellas mucho más desarrolladas que en *Chaetophractus villosus* (Fig. IV.8). Vizcaíno et al. (2003) señalan que esta morfología reflejaría que la parte media (acromial) del músculo deltoideos habría sido poderosa y con grandes tendones intramusculares. En la parte distal del húmero resaltan la tróclea de grandes dimensiones y el epicóndilo medio (interno). El epicóndilo medio (para el origen del carpal y de los flexores digitales, v. Rose y Emry, 1993) se encuentra más desarrollado que en *C. villosus*, y posee una morfología similar a *Ringueletia*. El foramen epicondilar es bien conspicuo. El epicóndilo lateral se continua con la

cresta epicondilar, con un desarrollo más modesto que en *C. villosus*, *Doellotatus* y *Ringueletia*; esta cresta se extiende proximalmente hasta la altura de la tuberosidad deltoidea, en tanto que en *C. villosus* no alcanza dicha tuberosidad. El gran tamaño de la tuberosidad deltoidea y la cresta epicondilar es típica de la mayoría de los xenartros y también de otros mamíferos de hábitos principalmente cavadores, pero también nadadores o trepadores [e.g. *Orycteropus*, *Castor*, *Notoryctes*, *Pholidota*, etc. (Rose y Emry, 1993)].

Cúbito: la incisura troclear (cavidad sigmoidea) para la articulación con el húmero tiene una disposición transversal con respecto al eje longitudinal del hueso. En el extremo distal de la cavidad sigmoidea, se encuentra la carilla radial que articula con el radio. La apófisis oleocraneana se halla muy desarrollada y posee una superficie cóncava en su extremo proximal terminal, la cual no se observa en *C. villosus*, pero sí en *Doellotatus*, y que otorga una amplia superficie de inserción para el tríceps (Fig. IV.9). Asimismo, en el extremo proximal del proceso olecraneano se encuentra una prolongación medial (interna) en forma de gancho, presente también en *C. villosus* y en *Doellotatus*, la cual según Vizcaíno et al. (2003) permite la inserción proximal del músculo carpal-ulnar. Esta prolongación de la apófisis oleocraneana alcanza dimensiones mucho mayores en *Proeutatus robustus* (Scott, 1903-1904). Vizcaíno et al. (2003) reconocen en el extremo proximal medial del cúbito de *Eutatus* una fosa para el origen del flexor digitorum superficial y profundo. En vista lateral, en el extremo proximal del cúbito, señalan una fosa para la inserción del anconeus; este último músculo sería importante para soportar el

esfuerzo de la articulación del codo en la poderosa acción cavadora del miembro anterior. Distalmente, el cúbito presenta carillas de articulación para el pisiforme, piramidal (cubital) y para el radio.

Radio (Fig.IV.10): proximalmente presenta dos carillas de articulación, una anterior para la tróclea humeral, y otra de superficie plana, medial, que contacta con la incisura radial del cúbito. Distalmente existen dos carillas de articulación, una interna más pequeña y convexa para el escafoides (radial), y otra externa de mayor tamaño y cóncava, de forma relativamente circular, para el semilunar (intermedio). El proceso estiloides está muy desarrollado.

Basipodio (Fig. IV.6): los elementos se enumeran siempre comenzando por el lado interno, de acuerdo con la práctica usual en anatomía. En la hilera proximal se encuentran: el escafoides (radial), el semilunar (intermedio) y el piramidal (cubital). Por detrás del piramidal se halla un hueso sesamoide (pisiforme). No existen elementos centrales. En la hilera distal se encuentran el trapecio, el trapezoide, el hueso grande y el ganchoso. Burmeister (1883) describe un hueso sesamoideo palmar de forma triangular, con la base sobre el basipodio y el vértice a la altura de los metacarpales.

Metapodio: presenta cinco metacarpales. El primero es sumamente delgado, el segundo y el tercero son los más robustos y desarrollados, y el cuarto y quinto son anchos y cortos (Fig. IV.6).

Acropodio: todos los dedos poseen dos falanges, excepto el quinto que posee tres. La falange ungueal del tercer dedo es la más desarrollada, seguida de la del cuarto dedo. El primer dedo es sumamente delgado comparado con los otros cuatro (Fig.IV.6).

Cintura pélvica

Para el estudio de la cintura pélvica se utilizaron los materiales MMCIPAS 2901-3068 (cintura sumamente reconstruida) y AMNH11231 (cintura parcialmente reconstruida).

La última vértebra lumbar y las primeras caudales de *Eutatus* se unen a las sacras (del mismo modo que sucede en *Priodontes*, v. Gaudin, 1999) para constituir el sinsacro. La parte posterior de este complejo sacro se une al isquion determinando la aparición de la fenestra sacro-isquiática. Desde el punto de vista funcional, la unión isquio-sacra implica un fortalecimiento de la parte posterior del tronco; esta característica está asociada al hábito cavador (Scillato- Yané, 1982) y se encuentra en otros mamíferos cavadores como *Notoryctes* y *Geomys* (Rose y Emry, 1993). Todos los restos estudiados de cintura pélvica de *Eutatus* se encuentran reconstruidos, por lo tanto su descripción no puede ser muy detallada. Los ileones, las alas ascendentes de los isquiones y las neuroapófisis vertebrales sirven como puntos de apoyo para la coraza (Fig. IV.11).

Miembro posterior

Los materiales que se utilizaron para el estudio del miembro posterior fueron

principalmente los siguientes: MNHN PAM 273 (fémures derecho e izquierdo, tibia-fíbula derecha, astrágalo izquierdo, calcáneo derecho e izquierdo, tarsales, metatarsales y falanges de ambos miembros), MMCIPAS 2901-3068 (fémures derecho e izquierdo, astrágalo, calcáneo, tarsales, metatarsales y falanges), AMNH 11231 (fémur derecho, tibia-fíbula), MLP 00-VIII-5-1 (ambos fémures, astrágalo y calcáneo izquierdos, metatarsales y falanges). Para las medidas v. Tabla IV.4.

Fémur: en su extremo proximal se encuentra el trocánter mayor (Fig. IV.12), que supera la altura de la cabeza del fémur (proporcionalmente mucho más que en *C. villosus*, Fig.IV 13). Este trocánter está sumamente desarrollado, comprimido lateralmente, con su diámetro principal dispuesto antero-posteriormente. La cabeza del fémur presentan un contorno casi circular, interrumpido por la fovea capitis (muesca para la inserción del ligamento redondo). El cuello esta mejor definido que en *C. villosus*. Debajo de la cabeza se encuentra el trocánter menor bien desarrollado, en forma de cresta y recurvado hacia atrás. Externamente, y en posición más distal que en *C. villosus*, está el tercer trocánter. En la porción distal del fémur se hallan los dos cóndilos. El cóndilo medial (interno) es mayor que el lateral (externo) y está mucho más extendido anteroposteriormente; además, se proyecta más distalmente que el cóndilo lateral, a diferencia de *C. villosus* y *Doellotatus* dónde ambos cóndilos se encuentran a la misma altura. Entre medio de ellos se encuentra la fosa intercondiloidea, bien profunda. Sobre el cóndilo medial se ubica el epicóndilo medial, bien desarrollado, alto y curvado hacia atrás. Sobre

el cóndilo lateral se encuentra el epicóndilo lateral, con un desarrollo mucho más modesto. En vista anterior se observa la tróclea femoral, de proporciones similares a la de *C. villosus*, en la cual articula la rotula. Esta última, en vista anterior, tiene forma triangular.

Tibia-fíbula (Fig. IV.14): la tibia y la fíbula se encuentran fusionadas tanto en su extremo proximal como distal (característica de los cingulados). En su extremo proximal se encuentran los dos platillos tibiales, superficies de articulación con los respectivos cóndilos del fémur. El platillo interno tiene un contorno circular y es aplanado, constituido exclusivamente por la tibia; en cambio, el externo posee un contorno ovalado con su mitad interna elevada con respecto a la externa. En la parte anterior de la meseta tibial se encuentra la tuberosidad anterior, en la cual se inserta el ligamento rotuliano medial. La diáfisis tibial presenta una espina proporcionalmente más prominente que en *C. villosus*. Dicha diáfisis está mucho más extendida anteroposteriormente en el extremo proximal que en el distal. Distalmente se encuentra la carilla de articulación con el astrágalo, la cual está compuesta por dos facetas continuas, de las cuales la externa es más profunda y más cóncava. En el borde medial se encuentra el maléolo medial y en el borde lateral el maléolo externo.

Basipodio: la hilera proximal del basipodio está constituida por el astrágalo y el calcáneo (Fig. IV.15). El astrágalo comprende el cuerpo y la cabeza, separados por el cuello. En el cuerpo se encuentra la tróclea, compuesta por dos poleas, la externa mucho mayor que la interna. La polea se corresponde con las dos

facetas de articulación de la epífisis distal de la tibia-fíbula. Lateralmente está la faceta sobre la que se desliza la apófisis de la fíbula. En el cuerpo, en vista ventral, se encuentran las carillas de articulación con el calcáneo (faceta sustentacular y faceta ectal), las cuales son continuas, con una región media más angosta, como en *Doellotatus*, en tanto que en *C. villosus* y *Proeutatus*, las facetas en cuestión están separadas por un surco. El cuello está bien diferenciado. La cabeza tiene una gran superficie que contacta con el navicular. El calcáneo presenta una gran prolongación posterior. Esta prolongación forma el talón y es allí donde se fija el tendón del músculo gastrocnemio. Anterior y dorsalmente, el calcáneo presenta las dos facetas ectal y sustentacular fusionadas, las cuales se articulan con las correspondientes del astrágalo. Distalmente posee la carilla articular que contacta con el cuboides. En la hilera central se encuentra el navicular. La hilera distal esta compuesta por el cuboides y el primer y segundo cuneiforme.

Metatarsianos: presenta cinco metatarsianos, de los cuales el tercero es el más desarrollado, seguido del segundo y cuarto respectivamente (Fig. IV. 15).

Falanges: el primer dedo presenta dos falanges, los demás poseen tres (Fig. IV. 15).

Regiones de la coraza y morfología externa de los osteodermos que la conforman

Del género *Eutatus* se conservan algunos escudetes cefálicos y varias corazas dorsales parcialmente completas. Las descripciones se realizaron sobre

los siguientes materiales: MLP 38-X-2-1 (coraza dorsal parcial), MACN 986 (escudete cefálico), 7069 (coraza dorsal parcial), MPV 50-64 (escudete cefálico completo y coraza dorsal prácticamente completa), MCNL 6.21 (coraza dorsal parcial), MLF 454 (coraza dorsal parcial), IFG 73 (coraza dorsal parcial).

La coraza de *Eutatus* está integrada por un escudete cefálico, una coraza dorsal y un estuche caudal, constituidos por osteodermos (o “placas”, sensu Scillato-Yané, 1982). Asimismo otros osteodermos recubren los miembros prácticamente hasta la base de las garras (Fig. IV.16ABC).

Escudete cefálico (Fig. IV. 16A): cubre el dorso de la cabeza. Tiene forma sub-triangular, pero su base está dividida en dos lóbulos. Se cuentan desde el borde del hocico hasta la parte anterior de la comisura orbital aproximadamente ocho series de osteodermos, las cuales van aumentando progresivamente hacia atrás el número de estos últimos. A partir de la región orbital, y en la parte posterior más ancha del escudo (en ambos lóbulos), los osteodermos se hacen más pequeños hacia la zona medial. Los de dimensiones mayores se encuentran en la parte anterior del escudete cefálico. En general los osteodermos tienen una ornamentación bien definida: presentan una figura central rodeada de figuras periféricas en la parte anterior y hacia ambos lados. En su margen posterior presentan forámenes pilíferos grandes, en número de uno, dos o tres. No se observan forámenes sobre la cara expuesta. Los osteodermos anteriores (de mayor tamaño) carecen de la ornamentación típica, y presentan sólo un abultamiento central que ocupa prácticamente la totalidad del osteodermo. Los laterales no presentan

ornamentación y son pequeños. Los osteodermos del escudete son muy variables en cuanto a su forma (cuadrangulares, pentagonales, etc.) y tamaño (este último, como se ha dicho, varía según las regiones, en tanto que la forma aparentemente no exhibe patrones de variación definidos).

Regiones que componen la coraza dorsal

La coraza dorsal de *Eutatus* (Fig. IV.16B) está compuesta por cuatro bandas nucales, un pseudoescudo escapular (que en su parte más ancha posee seis hileras de osteodermos), nueve bandas móviles (contadas lateralmente después del pseudoescudo) y aproximadamente catorce hileras de osteodermos fijos conformando un escudo pélvico (incluyendo la primera semifija).

Bandas nucales: estas bandas son móviles y están compuestas por osteodermos de tamaño pequeño. Con respecto a su morfología, presentan la misma ornamentación que los osteodermos de las bandas móviles (v. infra).

Seudoescudo escapular: es rudimentario, limitado sólo a los flancos, encontrándose en el centro de esta región (entre los pseudoescudos escapulares derecho e izquierdo) bandas móviles. Cada pseudoescudo escapular lateral tiene forma sub-triangular, con su vértice dirigido hacia la zona medial y su base en los flancos. Por lo tanto, el número de bandas y el tamaño de los osteodermos va disminuyendo hacia la zona medial. El número de bandas en la zona medial es de tres; en cambio es de seis en la zona marginal. Los osteodermos de esta región son muy variables tanto en forma como en

tamaño. La primera banda de este pseudoescudo es semifija; sus osteodermos mediales son proporcionalmente anchos, con una porción expuesta sólo un poco mayor que la tecla. Poseen, al igual que los de las bandas móviles, una zona estriada entre la tecla y la porción principal del osteodermo. El resto de las hileras presentan osteodermos fijos, de forma cuadrangular, rectangular o pentagonal. La ornamentación es semejante a la descrita para los osteodermos fijos (v. infra), sólo que en general la figura central se encuentra desplazada lateralmente. En el margen posterior poseen entre 1 y 5 forámenes pilíferos, los cuales en general se encuentran desplazados hacia la región lateral izquierda o derecha, según el pseudoescudo sea izquierdo o derecho, respectivamente, al igual que lo señalado para la figura central. En ninguno de los restos estudiados se observan forámenes en la cara expuesta.

Bandas móviles: como se señaló previamente, en la zona medial de la parte anterior de la coraza dorsal no existen osteodermos fijos, por lo cual las bandas nucales se continúan con las bandas móviles. Excluyendo las cuatro bandas nucales y la zona del pseudoescudo escapular, lateralmente se cuentan nueve hileras de bandas móviles. Los osteodermos móviles que conforman esta región, se pueden dividir claramente en dos porciones: la anterior es elevada y no expuesta, no es esculpida y se denomina tecla (esta zona se encuentra siempre por debajo de la parte posterior de la hilera de osteodermos que le antecede); la porción posterior es expuesta, se denomina parte principal y es ornamentada. La ornamentación es similar a la descrita previamente para los osteodermos fijos, (una figura central alargada y figuras periféricas); sin

embargo, algunos osteodermos móviles pueden carecer de figuras anteriores. En el surco que rodea la figura central (en general en la zona medial de cada banda) se ubican los forámenes de la cara expuesta. El margen posterior se prolonga notoriamente por detrás de los forámenes pilíferos, los cuales son de gran tamaño y oscilan entre tres y siete. Entre la tecla y la parte expuesta del osteodermo existe una depresión transversal que posee numerosos surcos longitudinales que le dan un aspecto estriado. La cara ventral de los osteodermos es lisa, con algunas perforaciones de distribución irregular, seguramente relacionadas con el ingreso de haces neurovasculares hacia el interior del osteodermo. Los osteodermos recién descritos corresponden a los típicos de la zona media de la coraza, pero hacia los márgenes se van modificando y pierden progresivamente la simetría. Los osteodermos marginales son lisos, aplanados, y con un vértice posterolateral saliente y dirigido hacia atrás, a semejanza de *C. villosus*; se disponen en serie formando un borde de coraza aserrado.

Escudo pélvico: este escudo se encuentra muy bien desarrollado. Se pudieron contabilizar un máximo de catorce hileras de osteodermos. Como se mencionó previamente en la diagnosis del género, las partes derecha e izquierda de cada banda no constituyen una cintura transversal regularmente curva, sino que se encuentran en la zona mesial formando un ángulo obtuso con el vértice hacia adelante. Asimismo otra particularidad de este escudo es que, además de presentar osteodermos semifijos en la primera hilera, presentan este tipo de osteodermos en la zona medial de la segunda hilera. Es posible que estés dos

últimas características tengan algún tipo de relación entre sí. Vale decir, que así como la imbricación marginal permitiría una cierta movilidad en dicha región del escudo, la imbricación en la zona medial también le otorgaría allí algo de flexibilidad, la cual puede resultar adaptativamente útil en un escudo tan grande.

Los osteodermos fijos que componen esta región poseen una superficie muy rugosa, dada por la presencia de numerosas perforaciones (forámenes mayores y pequeñas puntuaciones) y surcos pequeños. La ornamentación de su cara expuesta consiste en una figura central, limitada proximalmente por figuras anteriores y hacia ambos lados por figuras laterales. Los surcos que delimitan la figura central son menos profundos en el borde posterior del osteodermo, por lo que la figura central se hace más difusa distalmente. En la mitad anterior del osteodermo se hallan los forámenes de la cara expuesta, ubicados en la parte anterior del surco que delimita la figura central. Las dimensiones y el número de éstos forámenes varían según la especie. En el margen posterior de cada osteodermo se encuentran los forámenes pilíferos que oscilan principalmente entre 4 y 6, con diferencias en las distintas especies. En su cara ventral, los osteodermos presentan una superficie lisa con visibles perforaciones de distribución irregular. Los osteodermos fijos marginales aumentan en grosor, pierden prácticamente su ornamentación así como los forámenes pilíferos y de la cara expuesta. En su extremo marginal presenta una proyección dirigida ligeramente hacia arriba.

IV. 3. Evaluación de las especies previamente designadas de *Eutatus*

De acuerdo a las nuevas investigaciones, realizadas a base de materiales más abundantes y aplicando nuevas metodologías de aproximación, podemos ahora tratar de aclarar el panorama sistemático de este género.

Eutatus brevis

Esta especie se reconoce sobre un ejemplar que se encuentra depositado en el American Museum of Natural History, AMNH-11231, el cual consta de un cráneo parcial, restos postcraneanos, osteodermos de la coraza dorsal aislados, un trozo de escudo pélvico y osteodermos del estuche caudal. Según Ameghino esta especie es de un tamaño un tercio menor que el de *E. seguini* (Ameghino, 1889: 872) y posee un cráneo con sólo ocho molariformes superiores (particularidad que hasta ahora no se ha verificado en ningún otro individuo del género *Eutatus*). Dicho cráneo (Fig. IV.17) presenta efectivamente al menos ocho molariformes, pero es de hacer notar que tiene toda su parte anterior reconstruida, lo cual hace sumamente difícil determinar el verdadero número de molariformes, ya que la ausencia del primero podría deberse a una mala reconstrucción. En cuanto a su tamaño, mide 24 cm de largo total, en tanto que la medida correspondiente del tipo de *E. seguini* es de 26 cm y por lo tanto no es de ninguna manera un tercio menor (como sostiene Ameghino, 1889: 872). Si consideramos los rangos de variación intraespecífica de este largo en especies actuales (v. Carlini y Scillato-Yané, 1996, para

Chaetophractus villosus y *Euphractus sexcinctus*, así como también Wible y Gaudin, 2004, para *E. sexcinctus*), esta diferencia se encuentra dentro de los rangos de variación de estas especies vivientes. En relación a los osteodermos, la evidencia empírica desmiente la afirmación de Ameghino en el sentido de que “las placas que constituyen la coraza son notablemente más pequeñas” (en comparación con las de *E. seguini* sensu Ameghino, 1889: 872). De hecho, los osteodermos de *E. brevis* no difieren en absoluto de los de *E. seguini* por sus dimensiones, tal como se comprueba considerando: (1) las medidas indicadas por Ameghino (1889: 872) para los osteodermos de *E. brevis*, (2) las medidas del ejemplar N.º 69-VIII-22-1 MLP (fragmentos de osteodermos de la coraza rotulados por el propio Ameghino como de *E. brevis*) y (3) las medidas de los osteodermos del escudo pélvico N.º 69-IX-9-10 MLP, procedente del “Pampeano” de Laguna Vitel (Provincia de Buenos Aires, figurado por Lydekker, 1894, lám. XLI, fig. 1, y atribuido por Ameghino en 1895 a *E. brevis*). Por lo expuesto anteriormente, no se encuentran caracteres que realmente sustenten la validez de esta especie.

Eutatus minutus

Ameghino (1889: 873) describe sólo osteodermos móviles, destacando en la comparación con las restantes especies una importante diferencia de tamaño (menor), pero con una morfología similar a la de *E. punctatus*, de la que sólo se distinguiría por no presentar una doble hilera de forámenes pilíferos. Los únicos materiales referidos por Ameghino a *E. minutus* (MACN 1133-1140),

especie que supuestamente tendría un tamaño comparable al de la especie actual *Euphractus sexcinctus*, son osteodermos de las bandas móviles (Fig. IV.18A). Dichos osteodermos, después de un detenido estudio morfológico, resultan ahora no pertenecientes a un animal de menor tamaño que *E. seguini* (sensu Ameghino, 1889) sino correspondientes a las primeras bandas móviles de la coraza dorsal de este último, cuyos osteodermos tienen un tamaño mucho menor que aquéllos de las bandas subsiguientes. *Eutatus* (como ya se dijera) no posee un escudo escapular completo, sino rudimentario y limitado a los flancos de la coraza; por lo tanto, en la región media, desde el escudete cefálico hasta el escudo pélvico se encuentran hileras de bandas móviles con tamaños muy variables. Debido a esta circunstancia, es muy difícil emplear como carácter diagnóstico sólo la diferencia de tamaño en osteodermos movibles aislados, sin precisar su ubicación en la coraza. En cuanto a la doble hilera de forámenes pilíferos señalada por Ameghino, es una característica que no se observa en los materiales referidos a *Eutatus punctatus* que actualmente se conservan. Por lo tanto, no existen verdaderas diferencias anatómicas que respalden tal nominación, la cual, en última instancia, se debió a la comparación de zonas no homólogas de la coraza.

Eutatus ameghinoi

Bordas, 1933 reconoce esta especie basándose en diferencias anatómicas craneales, del escudo cefálico y postcraneales con respecto a *E. seguini*. El material tipo es un cráneo, MACN-986, procedente de Chascomús

(Provincia de Buenos Aires, Fig. IV.18B). Una de las diferencias que cita Bordas es la posición del orificio infraorbitario, que se encontraría entre el 4.º y 5.º molariforme en *E. ameghinoi* y a la altura del 5.º en *E. seguini*. Sin embargo, si consideramos cuál es la ubicación de este foramen en numerosos cráneos estudiados de *Chaetophractus villosus*, vemos que en verdad es variable en tanto puede presentarse a la altura del M6 o entre los M5-M6, o sea el mismo rango de variación que existiría entre *E. ameghinoi* y *E. seguini*. Otra diferencia que destaca Bordas entre las dos especies en cuestión es la disposición de las series dentarias, que serían paralelas (en *E. ameghinoi*) o divergentes hacia atrás (en *E. seguini*). En principio, resulta imposible observar este carácter en el holotipo de *E. ameghinoi*, porque las hileras dentarias no están completas y el cráneo presenta cierto grado de deformación. Además, en los cráneos de *Eutatus* estudiados, las series dentarias tienden a ser ligeramente divergentes hacia la parte posterior y no se encontró ninguna diferencia significativa en todos los casos en los que fue posible cuantificar este carácter. Según Bordas, el meato auditivo externo tiene una posición más vertical en *E. ameghinoi* que en *E. seguini*; hay que hacer constar, en primer lugar, que dicha región no se conserva en el holotipo de *E. ameghinoi*; por otra parte, el examen de numerosos ejemplares de *C. villosus* demuestra la existencia de márgenes de variabilidad intraespecífica en la posición de dicho meato, lo cual torna muy dudosa su consideración como carácter diagnóstico. En cuanto a la bóveda craneana, que según Bordas es un poco más aplanada en *E. ameghinoi* que en *E. seguini*, es otro carácter que también varía intraespecíficamente en *C. villosus*. En lo referido a las diferencias que el mencionado autor señala para el

escudete cefálico (más angosto y abovedado en su parte posterior en *E. ameghinoi*, así como algunos detalles del contorno), son difícilmente comprobables, ya que el escudete asignado por Bordas a *E. seguini*, con el cual compara, no se encuentra completo. Existe un trozo anterior de cráneo (MACN 5803) que Bordas atribuye, sin mucho fundamento, a *E. ameghinoi* y que está asociado a restos endoesqueletarios (húmero, cúbito, fémur, tibia-peroné, astrágalo), en los cuales dicho autor reconoce y describe características morfológicas para sustentar su especie. Estos materiales no han podido ser identificados en la colección del Museo de Buenos Aires, por lo que es imposible comprobar directamente los fundamentos de sus apreciaciones. No obstante, a base de la descripción y de las figuras presentadas por Bordas (1933), y según las comparaciones de abundantísimo material de *Eutatus*, ninguno de los caracteres señalados por este autor como diagnósticos resulta significativo. En definitiva, se suscitan serias dudas acerca de la validez de esta especie, ya que las supuestas diferencias que sustentarían su nominación probablemente no excedan los márgenes de variabilidad intraespecífica de *E. seguini*.

Eutatus punctatus

Ameghino describe esta especie para el Bonaerense. Es la única de las especies descritas por Ameghino (1881) que, después de los estudios realizados, se comprueba que presenta caracteres anatómicos tales que justifican su separación de la especie de *Eutatus* del Ensenadense. Ameghino

(1881: 310) la caracteriza principalmente por los grandes forámenes de la cara expuesta. En cuanto a su tamaño, Ameghino primeramente plantea que es de tamaño similar o incluso más robusta que *E. seguini* (1881: 310) y luego (1889: 872) sostiene que es de “tamaño superior al del *E. brevis* igualando casi al tamaño de *E. seguini*”. Por lo tanto, se deduce que no debe haber advertido una diferencia de tamaño realmente notoria entre *E. punctatus* y la especie del Ensenadense. En cuanto a la morfología de los osteodermos, Ameghino (1889:872) señala que las osteodermos de *E. punctatus* se distinguen de aquéllos de las restantes especies por poseer una figura central más alargada y de la misma altura que las figuras periféricas, rodeada por forámenes de gran tamaño (Fig. IV.19). Los restos de esta especie tienen como procedencia geográfica las Barrancas del río Salado (Provincia de Buenos Aires) y los alrededores de La Plata (Ameghino, 1889).

Eutatus seguini

En cuanto a la especie tipo, *E. seguini*, se plantea una situación inesperada, pues no tiene la procedencia estratigráfica que siempre se admitió (v. Krmpotic y Scillato-Yané, 2007). En efecto, desde 1889 (Ameghino, 1889: 871) *E. seguini* viene siendo mencionada como una especie presente, si no exclusiva, del Ensenadense. En este contexto, adquiere especial importancia la circunstancia de que Paul Gervais la haya reconocido, en 1867, basándose en restos procedentes del río Salado (Provincia de Buenos Aires), colectados por François Seguin y adquiridos por el Muséum national d' Histoire naturelle

(Paris) en 1856. Los afloramientos fosilíferos del río Salado corresponden al Bonaerense (“Pampeano superior” de Ameghino, 1881) y al Lujanense (“Pampeano lacustre” de Ameghino, 1881). Hasta ahora no se ha registrado ningún taxón en esos afloramientos que pudiera indicar una antigüedad mayor. Consecuentemente, el holotipo de *E. seguini* debe tener una antigüedad Pleistoceno medio a Pleistoceno tardío, o incluso Holoceno temprano. Todas las especies correctamente atribuidas hasta ahora a *Eutatus* proceden también del Bonaerense y Lujanense, a saber: *E. brevis* Ameghino, 1881, *E. punctatus* Ameghino, 1881, *E. minutus* Ameghino, 1889 y *E. ameghinoi* Bordas, 1932. Asimismo, todas ellas resultan sinónimos de *E. seguini* (v. supra).

IV. 4. Especies del género *Eutatus* consideradas válidas

Eutatus seguini Gervais, 1867

Holotipo: Cráneo, vértebras cervicales, húmeros derecho e izquierdo, radios derecho e izquierdo, cúbito izquierdo, carpales, metacarpales y falanges de ambos miembros anteriores, fémures derecho e izquierdo, tibia-fíbula derecha, metatarsales, falanges de ambos miembros posteriores. MNHN-PAM: 273 (Figs.IV. 5, IV.6 y IV.20). Procedencia: Río Salado, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Pleistoceno medio a Holoceno temprano.

Hipodigma: El holotipo y MLP: 38- X- 2-1, 52-IX-28-19, 52- IX-28-50, 52-X-2-99; 69-VIII-19-1, 69-VIII-22-1, 69-IX-9-10, 00-VIII-5-1. MACN: 1122-1132,

2772, 6035, 10160a, 10417, 16638, 19211. AMNH: 11231. MMCIPAS:
2901-3068; IFG: 1082, 1179. MCNL: 6.21. MLF: 454. PIMUZA/ V: 0420, 0415.

Materiales atribuibles: MLP 52- IX-30-82, 62-VII-27-107, 69-VIII-1-5, 69-
VIII-22-14, 71-X-17-10, 80-VIII-13-56, 86-XI-20-3, 91-IV-15-51, 97-II-1-45.
MACN: 986, 1133-1140, 2273, 2277, 5121a, 5715, 16638. IFG 1074. LARBO-
UNMDP: 154-163. MHNM: 2188, 2189.

Sinonimia: *Eutatus brevis* Ameghino, 1881.

Eutatus punctatus Ameghino, 1881.

Euphractus major Ameghino, 1882?

Eutatus minutus Ameghino, 1882 (nomen nudum).

Dasypus major Ameghino, 1889?

Eutatus minutus Ameghino, 1889?

Eutatus ameghinoi Bordas, 1932?

Nueva diagnosis: Fémur con tercer trocánter en posición más baja con respecto a *E. pascuali*; la distancia del tercer trocánter al trocánter mayor es siempre mayor que la distancia de la tróclea distal al tercer trocánter (Fig. IV.21). Osteodermos de tamaño y grosor similar a los de *E. pascuali* y *E. n.sp* 1. Osteodermos de la región media anterior del escudo pélvico con los forámenes de la cara expuesta de mayor tamaño que en *E. pascuali* y en número principalmente de 4 a 6 (Fig. IV.22). Los osteodermos fijos pueden presentar una hilera anterior recta de forámenes de la cara expuesta.

Generalmente 4 forámenes pilíferos (5 a 6 en *E. pascuali*). Forámenes pilíferos ocupando una superficie mayor sobre la cara expuesta que en las otras dos especies, presentando en ocasiones incluso algún tipo de subdivisión dando una apariencia de 2 hileras (Fig. IV. 22). Figura central de los osteodermos más angosta que en *E. pascuali* similar a *E. n. sp. 1*. Osteodermos fijos con un máximo de 3 cisternas glandulares por desgaste; conductos glandulares de un gran diámetro, en número de 1 o 2 por cisterna glandular. Las cavidades para los folículos pilosos internamente sobrepasan la mitad del largo total del osteodermo hacia delante, modificando en ocasiones la cara ventral del osteodermo a manera de promontorio. Osteodermos móviles con cavidades glandulares bien desarrolladas, hasta 2 por plano de desgaste; hasta 3 folículos pilosos por plano de desgaste sobrepasando ampliamente la mitad de la parte posterior de la zona ornamentada.

Distribución cronológica y estratigráfica: Pleistoceno medio-Holoceno

temprano (Bonaerense, Lujanense y Platense). Formación Buenos Aires, Formación Santa Clara, Formación Pascua, "Formación" Malacara, Formación Lujan (Miembro Guerrero, Miembro Río Salado), Formación Las Escobas, Formación Dolores, Secuencia Bajo San José. Sitio Arqueológico Cueva Tixi (Holoceno temprano).

Distribución geográfica: Argentina (Provincias de Buenos Aires, Santa Fe y Entre Ríos). Uruguay (Departamentos de Soriano, Montevideo, Canelones y Colonia).

Aclaración: Al no encontrarse, hasta el momento, superposición estratigráfica entre las dos especies reconocidas, varios restos aislados han sido asignados sólo tentativamente a *E. pascuali* o *E. seguini* dependiendo de su procedencia estratigráfica. De tal modo, los signos de interrogación en *Dasybus major*, *Eutatus minutus* y *Eutatus ameghinoi* se deben a que dichas especies están fundadas en materiales exo o endoesqueletarios en los cuales no se verifican caracteres anatómicos que permitan atribuirlos con certeza a *E. seguini* o a *E. pascuali*.

Eutatus pascuali Krmpotic et al. En prensa

Derivatio nominis: En homenaje al Dr. Rosendo Pascual.

Holotipo: Coraza dorsal muy completa, escudete cefálico, cráneo. Repos.: MMP S 171 (Fig. IV.23). Procedencia: Playa Bristol, Provincia de Buenos Aires, Argentina. "Formación" Miramar (Pleistoceno temprano- Pleistoceno medio).

Paratipo: IFG: 73 (Fig. IV.24). Procedencia: Toscas del Río de La Plata, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Formación Ensenada (Pleistoceno temprano- Pleistoceno medio).

Hipodigma: el holotipo, y además IFG: 131. MMP: 1212. MACN: 1636, 5238, 6520, 8823, 10177, 10425, 10583, 10845, 11073, 12400. MLP: 52-X-2-27, 62-VII-27-3, 69-IX-5-3, 70-III-10-2. MPV: 50-64.

Materiales atribuibles: MLP: 52-IX-30-28, 54-VI-19-9a, 55-X-17-2, 69-VIII-1-3, 69-VIII-1-8, 82-IV-10-1, 95-XII-1-26. MACN: 1746, 1747, 1825, 1914, 1982, 1988, 1999, 2268, 5514, 5675, 5803, 5829, 5852, 6520, 6881, 8789, 8796, 10097, 10177, 10425, 10845, 12400. IFG: 100. MMP: 63- S, 130- S.

Sinonimia: *Eutatus seguini* Ameghino, 1889 (part., nec Gervais, 1867).

Diagnosis: Tamaño comparable al de *Eutatus seguini*, pero más robusto. Fémur con tercer trocánter de posición más alta con respecto a *E. seguini*; la distancia del tercer trocánter al trocánter mayor es siempre menor que la distancia entre el tercer trocánter y la tróclea del extremo distal (Fig.IV. 21). Osteodermos de tamaño y grosor similar a los de *E. seguini* y a *E. n. sp. 1*. Osteodermos de la región media anterior del escudo pélvico con los forámenes de la cara expuesta mucho menores que en *E. seguini* (Fig.IV. 25). Generalmente de 5 a 6 forámenes pilíferos (4 en *E. seguini*). Figura central de los osteodermos más ancha que en *E. seguini*. y que en *E. n. sp. 1*. Osteodermos móviles sin cavidades glandulares, folículos pilosos ubicados en la mitad posterior de la parte ornamentada. Osteodermos fijos con cisternas glandulares bien desarrolladas, dispuestas hasta en número de 2 por plano de desgaste, con conductos delgados en número de 1 o 2; las cavidades para los folículos pilosos tienen una extensión limitada a la parte media-posterior del osteodermo.

Distribución cronológica y estratigráfica: Plioceno tardío-Pleistoceno medio (Vorohuense, Ensenadense). “Formacion” Vorohue; Formación Ensenada; “Formación” Miramar.

Distribución geográfica: Argentina (Provincia de Buenos Aires).

Eutatus n. sp. 1

Holotipo: MLP: 95-X-2-1 (Fig. IV. 26 y IV. 27). Fragmento del escudo escapular izquierdo, osteodermos de las bandas móviles, osteodermos semifijos y fijos del escudo pélvico. Procedencia: Punta Chapadvoro, Partido de General Pueyrredón, Provincia de Buenos Aires, Argentina; “Formación” Chapadmalal (Plioceno tardío).

Diagnosis: Osteodermos de tamaño similar a *E. seguini* y *E. pascuali* y sumamente rugosos. Osteodermos del escudo pélvico con una figura central y figuras periféricas mejor definidas que en las otras especies del género. Figura central angosta, similar a la de *E. seguini*, y figuras anteriores más numerosas que en las otras dos especies del género (Fig. IV. 27). Forámenes de la cara expuesta ausentes o apenas visibles. Forámenes pilíferos similares a los de *E. pascuali*; su número varía entre 4 y 5. Osteodermos móviles sin cavidades glandulares; hasta 3 folículos pilosos que, internamente, sobrepasan ampliamente la mitad de la parte posterior de la zona ornamentada. Osteodermos fijos con folículos pilosos que se extienden sobrepasando

anteriormente la mitad posterior del osteodermo. No se evidencian (en los sucesivos desgastes) la presencia de glándulas internas, de modo que se deduce que o bien no poseía estructuras glandulares, o bien que ellas se presentaban en un número mucho menor.

Distribución cronológica y estratigráfica: Plioceno tardío (Chapadmalalense superior).
“Formación” Chapadmalal.

Distribución geográfica: Argentina (Provincia de Buenos Aires).

IV. 5. Género *Chasicotatus* Scillato-Yané, 1979: 139

Especie tipo: *Chasicotatus ameghinoi* Scillato-Yané, 1979.

Diagnosis emendada (Scillato-Yané, 1979): Tamaño pequeño, entre el de *Zaedyus* y el de *Doellotatus*. Osteoderms lisos, no rugosos. Osteoderms móviles con la región que separa la tecla de la porción principal no estriada y ornamentación similar a la de los fijos, pero sin figuras anteriores y con figuras laterales bien definidas; margen posterior a forámenes pilíferos mucho menos extendido que en *Eutatus*. Osteoderms fijos con la figura central más alargada que en *Eutatus* y aguzada en sus extremos, rodeada de 2 figuras anteriores y 2 laterales a cada lado; figuras globosas, separadas por surcos profundos. Internamente las cavidades de los folículos pilosos están limitadas prácticamente a la parte media-posterior del osteodermo, y nunca a más de

2 folículos superpuestos por plano de desgaste; cavidades glandulares de gran tamaño (incluso proporcionalmente mayores que en *Eutatus*), hasta 3 por plano de desgaste, y que pueden llegar a ocupar la totalidad del espesor de la zona media; conductos glandulares delgados, 1 por cavidad glandular.

Distribución cronológica y estratigráfica: Mioceno tardío (Chasiquense inferior-Huayqueriense superior). Formación Chasicó (Miembro Vivero y Miembro Las Barrancas), Formación Cerro Azul, Formación Ituzaingó, Formación Chiquimil, Formación Saldungaray.

Distribución geográfica: Argentina (Provincias de Buenos Aires, La Pampa Catamarca y Entre Ríos).

IV. 6. Características morfológicas de las especies de *Chasicotatus*

De este género se conservan una coraza parcialmente completa y grupos de osteodermos no articulados. No se conoce ningún cráneo y de los elementos post-craneanos sólo un astrágalo.

Molariformes: se conservan cuatro molariformes (MLP 60-VI-18-75). Este material está rotulado por el Dr. Scillato-Yané como acompañado por cinco osteodermos, los cuales permitieron la determinación taxonómica, hoy extraviados. Asimismo, el número en cuestión está citado en el "Material atribuido" por Scillato-Yané (1979: 139). En los molariformes se observan las

tres capas de dentina típicas de los Eutatini, no tan marcadas como en *Eutatus*, *Doellotatus* y *Ringueletia*; el núcleo de dentina interna es proporcionalmente mayor que en los géneros antes mencionados.

Astrágalo: el único material registrado es un astrágalo izquierdo (FML 3213) que hoy se encuentra extraviado. Según las descripciones de Scillato- Yané (1982) éste presentaba las facetas ectal y sustentacular fusionadas como en *Eutatus*.

Regiones de la coraza y morfología externa de los osteodermos que la conforman

Existe sólo una coraza articulada de este género, que pertenece a *Chasicotatus ameghinoi* (MLP-76-VI-12-11) y sobre ella se efectuó la descripción (Fig. IV.28). La morfología de los osteodermos fijos y móviles se describió abarcando todas las especies del género, para lo cual se utilizaron los lotes de osteodermos desarticulados de *Chasicotatus* n. sp. 1 (FML: 3212, 3214), de *Chasicotatus peiranoi* (FML: 4796) y de *Chasicotatus* n. sp. 2 (MLP: 69-VIII-4-5).

Bandas nucales: se observan tres bandas móviles anteriores en la región nugal. En la primera los osteodermos son muy particulares: de contorno cuadrangular, con la tecla apenas desarrollada y sin ningún dibujo en su cara expuesta. A partir de la segunda banda, los osteodermos ya presentan la morfología característica de los osteodermos móviles (v. infra).

Seudoescudo escapular: entre la tercer banda y la séptima, en la región marginal, se encuentran tres bandas de osteodermos fijos que esbozan un seudoescudo escapular muy rudimentario. La primera de las tres hileras posee osteodermos semifijos y las dos restantes fijos. Los osteodermos que lo componen no varían en su esquema general de los osteodermos fijos del escudo pelviano, pero a diferencia de estos últimos sus figuras centrales y periféricas no son tan definidas y globosas (v. infra).

Bandas móviles: por detrás del seudoescudo escapular se cuentan nueve bandas móviles. En la zona medial, en cambio, se observan sólo bandas móviles desde el margen anterior de la coraza dorsal hasta el comienzo del escudo pélvico. La región que separa la tecla de la porción principal no es estriada. Los osteodermos presentan una figura central y tres figuras laterales a cada lado. En *Ch. n. sp. 1* y *Ch. peiranoi*, la figura central es más angosta en su región anterior, en cambio en *Ch. ameghinoi* conserva el mismo ancho en todo su recorrido (Figs. IV. 28 y IV. 30). La figura central anteriormente llega hasta la zona que separa la parte ornamentada de la tecla; las figuras laterales son bien definidas. Entre la figura central y las laterales se encuentran los forámenes de la cara expuesta que, al igual que en los osteodermos fijos, no son de gran tamaño y, en *Ch. peiranoi*, en ocasiones también se extienden entre los surcos que separan las figuras laterales entre sí. En la región caudal del osteodermo se encuentran los forámenes pilíferos, de gran tamaño y en número de dos a cinco. El margen posterior a dichos forámenes no se extiende tanto como en *Eutatus*. En *Chasicotatus peiranoi* se evidencia una segunda hilera no tan

desarrollada como la de *Ringueletia*; en general se presentan cuatro forámenes en la hilera posterior más conspicuos y dos o tres de menor tamaño en la anterior. Se conservan unos pocos osteodermos marginales de la región de las bandas móviles. En éstos las figuras dejan de ser evidentes y su vértice se dirige hacia atrás dando a la coraza un aspecto aserrado.

Escudo pélvico: se conservan (incluida la hilera semifija) ocho hileras de osteodermos. Sobre la zona medial se encuentra dos osteodermos modificados uno en la cuarta hilera y otro en la quinta. Dichos osteodermos presentan la figura central ancha en toda su extensión, tienen un espesor mayor y los forámenes de la cara expuesta mucho más marcados. Seguramente estos osteodermos habrían alojado glándulas pelvianas. Presentan una figura central rodeada típicamente por dos figuras anteriores y dos laterales a cada lado. Todas las figuras son globosas y están separadas unas de otras por surcos profundos. La figura central es aguzada en sus extremos. Sobre el surco que separa la figura central de las figuras anteriores y laterales se encuentran los forámenes de la cara expuesta; a veces también (*Ch. n. sp. 1* y *Ch. peiranoi*) pueden estar presentes en los surcos que separan las figuras laterales (Figs. IV. 29 y IV. 30). Los forámenes de la cara expuesta, se presentan en general como finas puntuaciones (a excepción de *Ch. n. sp. 1*). En el extremo caudal del osteoderma se encuentran los forámenes pilíferos de gran tamaño y cuyo número oscila típicamente entre tres y cinco. De la región marginal se conserva sólo un osteoderma a nivel de la sexta banda, el cual presenta su vértice dirigido hacia atrás. El osteoderma más posterior existente es muy pequeño,

presenta sólo dos figuras craneales y el resto de su superficie es lisa.

IV. 7. Especies nominadas del género *Chasicotatus*

Chasicotatus ameghinoi Scillato-Yané, 1979:139

Holotipo: Gran parte de la coraza (Fig.IV.28). Repos.: MLP 76-VI-12-11.

Procedencia: Arroyo Chasicó, Partido de Villarino, Provincia de Buenos Aires, Argentina; Formación Arroyo Chasicó, Miembro Las Barrancas (Chasiquense, Mioceno tardío).

Hipodigma: el holotipo y MLP: 28-X-11-43, 28-X-11-64, 30-XII-10-13, 55-IV-28-47, 60-VI-18-67, 60-VI-18-75, 76-VI-12-19, 76-VI-12-26, 76-VI-12-27, 76-VI-12-38, 76-VI-12-58, 76-VI-12-111, 76-VI-12-136, 76-VI-12-137. GHUNLPam 8974/ 114.

Diagnosis emend. (Scillato-Yané, 1982): Talla pequeña, inferior a la de las restantes especies del género. Escudo pélvico proporcionalmente más reducido que en las especies de *Stenotatus*, *Doellotatus* y *Eutatus*.

Seudoescudo escapular mucho menos desarrollado que en *Eutatus*, similar a *Doellotatus*. Osteodermos móviles y fijos con forámenes pilíferos de gran tamaño dispuestos en una única hilera, al igual que en *Ch. n. sp. 1*.

Osteodermos móviles con el margen posterior a los forámenes pilíferos más extendido que en *Ch. peiranoi*; forámenes pilíferos comúnmente en número de

4 a 5; la figura central mantiene el mismo ancho en su recorrido. Osteodermos fijos con figura central en forma de carena estrecha y elevada, mas angosta que en *Ch. peiranoi* y *Ch. n. sp. 1*, un poco menos que en *Ch. n. sp. 2*; tanto la figura central como las periféricas son más globosas que en las restantes especies; forámenes de la cara expuesta como finas puntuaciones, ubicados sólo en el surco existente entre la figura central y las periféricas; los osteodermos aumentan su espesor hacia la parte posterior. Osteodermos móviles con zona media poco desarrollada, menos que en las especies de *Doellotatus*; cavidades glandulares pequeñas, nunca más de 2 por plano de desgaste y con conductos delgados; las cavidades de los folículos pilosos (al igual que las cavidades glandulares) se encuentran en la mitad posterior de la parte ornamentada y no se hallan más de 2 por plano de desgaste; tecla con las capas externa e interna gruesas, a diferencia de las especies de los géneros *Doellotatus* y *Ringueletia*. Los osteodermos fijos presentan cavidades glandulares de gran tamaño, mayores que las de *Ch. peiranoi*, pero menores que las de *Chasicotatus n. sp. 1*, nunca más de 2 por plano de desgaste; conductos glandulares delgados. Cavidades para los folículos pilosos bien desarrolladas; la zona donde se alojan es de un espesor mayor que el resto del osteodermo; se evidencia internamente que este aumento se debe a las grandes dimensiones de las cavidades que corresponden a los folículos pilosos y a un aumento en espesor de la capa externa.

Distribución cronológica y estratigráfica: Mioceno tardío (Chasiquense temprano- Huayqueriense tardío). Formación Arroyo Chasicó (Miembro Vivero-

Miembro Las Barrancas); Formación Cerro Azul; Formación Chiquimil.

Distribución geográfica: Argentina (Provincias de Buenos Aires, La Pampa y Catamarca).

Chasicotatus peiranoi Esteban y Nasif, 1996

Holotipo: PVL 4796, 77 pacas fijas, 5 móviles completas (11 sin tecla) y numerosos fragmentos de ambas, todas correspondientes a un mismo ejemplar (Fig. IV. 30). Procedencia: Valle del cajón, Santa María, Provincia de Catamarca, Argentina; Subsecuencias IIb y IIc aloformación Playa del Zorro, Huayqueriense (Mioceno tardío).

Hipodigma: el holotipo y UNSGH 57.

Diagnosis emend. (Esteban y Nasif, 1996): *Chasicotatus* de talla ligeramente mayor que aquella de *Ch. ameghinoi* y *Ch. n. sp. 2*, y similar a la de *Ch. n. sp. 1*. La mayoría de los osteodermos con una doble fila de forámenes pilíferos; la anterior con forámenes de menor tamaño en número de 2 a 4, la segunda hilera y la posterior entre 4 y 5. Comparados con *Ch. ameghinoi* los osteodermos móviles son de la misma longitud pero más anchos y con respecto a *Ch. n. sp. 1* son ligeramente más cortos y anchos; figura central oval, aguzada en sus extremos, a diferencia de *Ch. ameghinoi* (no aguzada). Osteodermos fijos con la figura central ancha, aguzada en sus extremos, menos que en *Ch. ameghinoi* y *Ch. n. sp. 2*; menos convexa que en

Ch. ameghinoi. Internamente los osteodermos fijos presentan las zonas interna y externa más desarrolladas que en *Ch. n. sp. 1*, similares a las de *Ch. ameghinoi*; cavidades glandulares de un tamaño menor que en *Ch. ameghinoi* y mucho menor que en *Ch. n. sp. 1*, dispuestas en la mitad superior del espesor de la capa media; en las zonas donde externamente se evidencia una segunda hilera de forámenes pilíferos, internamente se observa que ellos se encuentran divididos en todo su recorrido por un tabique óseo.

Distribución cronológica y estratigráfica: Mioceno tardío (Huayqueriense).

Subsecuencias IIb y IIc aloformación Playa del Zorro, Formación Saldungaray.

Distribución geográfica: Argentina (Provincias de Catamarca y Buenos Aires).

Chasicotatus n. sp. 1

Holotipo: PVL 3212 (Fig. IV. 29), 155 osteodermos fijos del escudo pélvico, algunos de ellos incompletos, y 20 osteodermos móviles, casi todos muy fragmentados. Procedencia: S de El Molle, Valle de El Cajón, Departamento de Santa María, Provincia de Catamarca, Argentina. "Araucanense" (Mioceno tardío).

Paratipo: PVL 3213, 32 osteodermos fijos del escudo pélvico y astrágalo izquierdo, de la misma procedencia.

Hipodigma: el holotipo y el paratipo.

Diagnosis emend. (Scillato- Yané, 1982): Talla ligeramente superior a la de *Ch. ameghinoi*, similar a la de *Ch. peiranoi*. Astrágalo con las facetas ectal y sustentacular fusionadas, como en *Eutatus*. Osteodermos móviles y fijos con forámenes pilíferos dispuestos en una sola hilera, al igual que en *Ch. ameghinoi*; forámenes de la cara expuesta más conspicuos que en las restantes especies del género, en ocasiones extendidos en los surcos que separan figuras periféricas entre sí. Osteodermos móviles con la figura central más aplanada, menos estrecha y con los surcos que la delimitan más superficiales que en *Ch. ameghinoi*. Osteodermos fijos con una figura central subelíptica, menos estrecha anterior y posteriormente que en *Ch. ameghinoi*, similar a *Ch. peiranoi*; surco que la delimita menos profundo que en las restantes especies. Internamente la capa interna y la externa son más delgadas que en *Ch. ameghinoi* y *Ch. peiranoi*; cavidades glandulares de gran tamaño, mayores que las de *Ch. ameghinoi*; pueden incluso ocupar todo el espesor de la capa media llegando a contactar con la capa interna; hasta 3 cavidades glandulares por corte (a diferencia de *Ch. ameghinoi* y *Ch. peiranoi*, que sólo presentan dos); conductos glandulares más anchos que los de *Ch. ameghinoi* y *Ch. peiranoi*.

Distribución cronológica y estratigráfica: Mioceno tardío (Huayqueriense).

Distribución geográfica: Argentina (Provincia de Catamarca).

Chasicotatus n. sp. 2

Holotipo: MLP 69-VIII-4-5 (Fig. IV. 31) Dos osteodermos del escudo pélvico articulados.

Procedencia: Alrededores de Paraná, Provincia de Entre Ríos, Argentina.
“Conglomerado osífero” de la Formación Ituzaingó (Huayqueriense, Mioceno tardío).

Diagnosis emend. (Scillato- Yané, 1982):

Talla equivalente a *Ch.* n. sp. 1 y *Ch. peiranoi*. Osteodermos fijos proporcionalmente más alargados que en *Ch. ameghinoi*. Figura central de los osteodermos fijos formando una carena más estrecha y elevada que en las restantes especies. Los surcos que delimitan la figura central y las figuras periféricas son profundos, más que en *Ch.* n. sp. 1 y *Chasicotatus peiranoi* y un poco menos que en *Ch. ameghinoi*. Forámenes pilíferos mucho más pequeños que en las restantes especies del género. Forámenes probablemente pilíferos bien notorios en ambos márgenes laterales de los osteodermos. Los forámenes de la cara expuesta se presentan como finas puntuaciones, al igual que en *Ch. ameghinoi* y *Ch. peiranoi*.

Distribución cronológica y estratigráfica: Mioceno tardío (Huayqueriense).

“Conglomerado Osífero” de la Formación Ituzaingó.

Distribución geográfica: Argentina (Provincia de Entre Ríos).

IV. 8. Género *Doellotatus* Bordas, 1932: 167.

Especie tipo: *Eutatus inornatus* Rovereto, 1914.

Sinonimia: *Eutatus*: sensu Rovereto, 1914 (part.: 37, 156 y 223; nec Gervais, 1867:280).

Eutatopsis Kraglievich, 1934: 57.

Diagnosis emend.(Scillato-Yané, 1982): Talla mediana, comparable a *Chaetophractus villosus*, un poco mayor que *Chasicotatus*. Osteodermos móviles con la región entre la parte ornamentada y la tecla no estriada; la figura central nunca alcanza la región antes mencionada, posean o no figuras anteriores. Osteodermos fijos con una figura central elevada, no aguzada en sus extremos a diferencia de *Chasicotatus*; dicha figura se ensancha en su parte posterior; figuras anteriores y laterales separadas entre sí por surcos más definidos que en las especies de *Eutatus*, pero menos que en las de *Chasicotatus*.

Distribución cronológica y estratigráfica Argentina: Mioceno tardío-Plioceno tardío (Huayqueriense, Montehermosense, Chapadmalalense Barrancalobense, Vorohuense). Argentina: Formación Monte Hermoso, "Formación" Chapadmalal, "Formación" Vorohue, Formación Saldungaray, Formación Río

Quinto, Formación Río negro, Formación Las Mulitas, “Formación” Irene, Formación Cerro Azul, Formación Tunuyan, “Horizonte Brocherense”, Yacimiento Las Caleras, Formación Toro Negro, Formación Uquía? Uruguay: Formación Camacho.

Distribución geográfica: Argentina (Provincias de Buenos Aires, Córdoba, Mendoza, San Juan, La Rioja, San Luis, Río Negro, La Pampa, Jujuy?) y Uruguay (Departamento de San José).

IV. 9. Características morfológicas de las distintas especies de

Doellotatus

Cráneo:

Para la descripción del cráneo se utilizaron de *Doellotatus inornatus* el material MACN-7946 (Fig. IV.32) y las fotografías del MACN-7945 (figurado por Rovereto, 1914 y Bordas, 1933, Fig. IV.33). También se utilizó el material *Doellotatus* sp. MNHN-2207 (Fig. IV.34), procedente de Uruguay dado a conocer por Bostelmann et al. (2008a,c). Para medidas v. Tabla IV. 5.

De este género se conocen cuatro ejemplares, de los cuales, el más completo (MACN-7945) desafortunadamente se encuentra extraviado y sólo se puede estudiar mediante las fotografías publicadas por Rovereto (1914) y Bordas (1933). Justamente Rovereto y Bordas lo utilizan como material tipo en sus respectivos trabajos. No existiendo otra alternativa, se intentó extraer toda la información posible de los dibujos y las fotografías dentro de los límites que

implica trabajar con material fotográfico de tan baja resolución.

MACN- 7945 (Fig. IV.33): El tamaño de este cráneo es similar al de *Chaetophractus villosus*, pero por su morfología general se asemeja mucho más a *Eutatus*. En vista dorsal se puede observar que los nasales ocupan más del 40% de la longitud del cráneo, de la misma manera que en *Eutatus*, pero son más angostos que en este último. Los parietales son ligeramente convexos y no planos como en *Eutatus* y presentan notorios surcos para la inserción de los músculos temporales. La cresta lambdoidea se encuentra bien desarrollada. En vista lateral se puede apreciar que *D. inornatus* presenta un hocico elongado, pero proporcionalmente más corto que el de *Eutatus*. El arco cigomático es menos robusto que en *Eutatus*. En vista ventral se observa que la porción edéntula en *D. inornatus* no se ensancha, en tanto que en *Eutatus* se va ensanchando hasta alcanzar una forma triangular. Asimismo, esta región es proporcionalmente más larga en *Eutatus* que en *D. inornatus*. La sutura entre maxilares y palatinos se encuentra a la altura del sexto molariforme y el foramen infraorbitario a la altura del quinto. Posee nueve molariformes superiores con las tres capas de dentina claramente diferenciadas. Los molariformes presentan una elongación anterolingual, a partir del cuarto hacia atrás. La parte posterior del cráneo después de la hilera dentaria es un poco mayor en *D. inornatus* que en *Eutatus*. Las bulas timpánicas, como ya se menciono, están más desarrolladas que en *Eutatus*.

Otros restos craneanos

MACN 7946 (Fig. IV.32): cráneo sumamente parcial y deformado, del cual se conserva sólo la región anterior. La mayor importancia de este material consiste en la presencia del escudete cefálico. Los molariformes tienen la morfología antes descrita y las proporciones calculables son similares a las del ejemplar MACN-7945.

Recientemente Bostelmann et al. (2008a,c) dieron a conocer un nuevo resto de cráneo del género *Doellotatus* encontrado en Uruguay, depositado en el Museo de Historia Natural de Montevideo (MHNM- 2207). Si bien es cierto que las características del cráneo (sumadas a la morfología de los osteodermos asociados a él) permiten aseverar que el ejemplar encontrado pertenece al género *Doellotatus*, existen diferencias con respecto al material figurado por Bordas, lo cual podría indicar que se trata de otra especie. El material está siendo estudiado en profundidad en este momento para poder determinarlo claramente.

MNHN-2207: este material consiste en un cráneo parcial (Fig. IV.34), del cual no se conserva la parte occipital y la lateral está bastante incompleta. En vista dorsal no hay diferencias destacables con *D. inornatus*. En la región lateral es muy difícil hacer comparaciones, debido a su mala conservación. En vista ventral, en cambio, se observa que el espacio maxilar edéntulo está menos desarrollado que en *D. inornatus*. Los molariformes de *Doellotatus* sp. son proporcionalmente de mayor tamaño que en *D. inornatus*, y las capas de dentina no están tan definidas.

Además del método comparativo habitual, se realizó un estudio morfométrico de la parte ventral de un cráneo de *Eutatus* (MMCIPAS: 2901-3068), dos cráneos de *Doellotatus* (MACN-7945; MHNM-2207) y uno de *Chaetophractus* (Colección Fernández-1352) (v. Grafico 1, 2 y Fig.II.1 de Capítulo II). Es importante señalar que las diferencias anatómicas entre los materiales de *Doellotatus* determinan que *Doellotatus inornatus* (MACN-7945) se ubique, en el gráfico 1, más cerca del resto de *Eutatus* que del de *Doellotatus* sp. procedente de Uruguay. Por lo expuesto es probable que ambos ejemplares no pertenezcan a la misma especie.

MACN-8474: este material consiste en la parte posterior de un cráneo sumamente parcial y deformado (Fig. IV.35). Rovereto (1914), a base de este resto, funda *Eutatus fibularis* (hoy *Doellotatus fibularis*). Se puede observar una apófisis mastoides bien desarrollada; el foramen infraorbitario se encuentra a la altura del quinto molariforme, al igual que en el resto MACN- 7945.

Mandíbula: para la descripción se utilizó una mandíbula parcialmente completa (MACN-7946). Ambas hemimandíbulas no se encuentran soldadas sino unidas mediante ligamentos. Cada hemimandíbula posee diez molariformes de los cuales los primeros cuatro que se conservan tienen la superficie oclusal en forma de cincel; en los posteriores, en cambio, es plana (Fig. IV.36). Para las medidas v. Tabla IV. 5. El contorno de los dientes es ovalado y presentan (en el séptimo y octavo) un ligero alargamiento postero-labial. Las tres capas de dentina son bien conspicuas. Cada hemimandíbula tiene una rama horizontal ventralmente convexa en su parte posterior (aunque en menor grado que

Eutatus) hasta el tercer molariforme, y luego, hacia adelante, recta; desde allí la rama comienza a disminuir en altura. A diferencia de *Eutatus*, la mandíbula de *D. inornatus* no presenta un espacio pre-dental muy largo, pues corresponde aproximadamente al 10 % del total del largo mandibular. El último molariforme se encuentra parcialmente oculto detrás de la rama ascendente. Esta última se encuentra muy inclinada hacia atrás, más que *Eutatus* y de manera similar a *Ringueletia*. No puede apreciarse la diferencia de altura entre el cóndilo mandibular y el proceso coronoideo debido a que este último no se conserva en el material. El proceso angular está bien desarrollado pero no sobrepasa hacia atrás el nivel del cóndilo mandibular, al igual que en *Eutatus* y a diferencia de *C. villosus*.

Vizcaíno y Bargo (1998) observan que, si bien los molariformes de *D. inornatus* poseen las tres capas de dentina diferenciadas, por otros caracteres son menos especializados que los de *Eutatus*. Así, por ejemplo, *Doellotatus* posee 10 molariformes inferiores, de los cuales los primeros cuatro tienen su superficie oclusal en forma de cincel, y el espacio pre-dentario es corto. Estos autores sugieren que *Doellotatus* y *Ringueletia* serían formas intermedias entre *Stenotatus* (omnívoro) y *Eutatus* (herbívoro).

Húmero: el único resto que se conserva (Fig. IV.37), un húmero izquierdo, pertenece al ejemplar de Uruguay (MNHN-2207). Para las medidas v. Tabla IV.6. La forma general del húmero de *Doellotatus* sp. se asemeja mucho a la de *Eutatus* y a la de *Chaetophractus Villosus* (Fig. IV. 38). Al igual que en *Eutatus*, el tubérculo mayor externo está mucho más desarrollado que el interno y la

diferencia de tamaño entre ambos es incluso mayor que en el género citado y mucho más notoria que en *C. villosus*. El tubérculo mayor se continúa con la tuberosidad deltoidea, la cual presenta una morfología similar a la de *Eutatus* y *Ringueletia*. De este modo, se observan crestas en la parte anterior y posterior mucho más desarrolladas que en *C. villosus*. En la parte distal del húmero se encuentra una gran tróclea y un epicóndilo medio (interno) también de gran tamaño, ambos de proporciones similares a *Eutatus* (mucho más desarrollados que en *C. villosus*). El foramen epicondilar (entepicondíleo) es bien conspicuo, aunque no se encuentra conservada en su totalidad esta región. El epicóndilo lateral se continúa con la cresta epicondilar, la cual se encuentra mucho más desarrollada que en *Eutatus* y *C. villosus*, y de manera similar a *Ringueletia*. Sobre esta superficie se apoyarían los músculos brachioradialis y el grupo de los extensores superficiales del miembro anterior. Según Endo et al. (2002) el brachioradialis es un músculo sumamente importante para los movimientos de pronación y supinación, los cuales son esenciales para animales cavadores, entre otros hábitos.

Fémur: el resto que se conserva (fémur derecho, Fig. IV.39) también pertenece al individuo encontrado en Uruguay (MNHN-2207). Para las medidas v. Tabla IV. 7. El trocánter mayor sobrepasa ampliamente el nivel de la cabeza del fémur en proporción similar a *Eutatus* y mucho menor que en *Chaetophractus villosus*. Este trocánter, al igual que en *Eutatus*, está sumamente desarrollado (brindando una gran superficie de inserción para el músculo vastus intermedius) y comprimido lateralmente, con su diámetro principal dispuesto

anteroposteriormente. Debajo de la cabeza se encuentra el trocánter menor bien desarrollado, en forma de cresta y recurvado hacia atrás. El tercer trocánter tiene una posición baja, similar a la de *Eutatus*, en tanto que es de ubicación más alta en *C. villosus* y en los Euphractini en general. El epicóndilo medial está bien desarrollado, un poco menos que en *Eutatus* y *Ringueletia*, pero mucho más que en *C. villosus*. Sobre el cóndilo lateral se encuentra una superficie para la inserción del gastrocnemio, mejor diferenciada que en *Eutatus* y *C. villosus* y en posición más elevada. El epicóndilo medial está más desarrollado que en *C. villosus* y un poco menos que en *Eutatus*. El cóndilo medial y el lateral se encuentran al mismo nivel; tienen dimensiones similares, al igual que en *C. villosus* y a diferencia de *Eutatus*, en el cual el cóndilo medial es de mayor tamaño y se proyecta más distalmente que el lateral.

Vértebras, cintura pélvica y falanges: para *Doellotatus*, sólo en el citado ejemplar de Uruguay se preservan algunos de estos elementos, que aún no están totalmente preparados por los técnicos del laboratorio en cuestión. En general son similares a los de *Eutatus*, al menos en las partes visibles.

Regiones de la coraza y morfología externa de los osteodermos que la conforman

Escudete cefálico: se conserva un resto de cráneo con escudete cefálico (MACN-7946). Los osteodermos que lo conforman no presentan ornamentación (Fig. IV.32), son rugosos y contrariamente a lo descrito por Bordas (1933) poseen forámenes pilíferos. Los osteodermos marginales de esta región son

los que alcanzan mayores dimensiones; en cambio los mediales son de menor tamaño, sobre todo los que se disponen en la zona posterior, donde el escudete se ensancha.

Coraza dorsal: se conservan porciones de corazas articuladas, pero no muy completas. Debido a ello, si bien existen fragmentos conformados por bandas móviles, sólo incluyen pocas. Consecuentemente, su región anterior no puede describirse con precisión, ni tampoco puede calcularse el total de las bandas móviles que la conformaban.

Seudoescudo escapular: se conserva un fragmento pequeño de coraza, constituido por una hilera de cinco osteodermos móviles contactando con tres fijos en la segunda hilera y uno en la tercera (MACN-7944, *D. inornatus*). De este modo el seudoescudo escapular, si bien se encuentra conservado parcialmente, se puede apreciar que está muy poco desarrollado, de manera similar al de *Chasicotatus* y diferente al de *Eutatus*.

Bandas móviles: existe sólo un máximo de cinco bandas móviles articuladas (*D. chapadmalensis* MACN 6263, Fig. IV.40), pero esta coraza debe haber estado constituida por un número mayor, de acuerdo a lo que es típico en los Eutatini. Bordas (1933) figura una coraza articulada (MACN- 9681), la cual posee nueve bandas móviles; este material actualmente se encuentra extraviado. Los osteodermos que componen estas bandas son alargados y presentan lisa la zona que separa la tecla de la parte expuesta. Poseen una figura central

rodeada de figuras periféricas laterales y anteriores. Las figuras laterales en algunas ocasiones no se encuentran muy bien delimitadas entre sí. La figura central es deprimida con respecto a las periféricas en *Doellotatus* n. sp.; en las restantes especies la figura central y las periféricas tienen la misma altura. En los surcos que separan la figura central de las periféricas se encuentran los forámenes de la cara expuesta. Estos forámenes se presentan como finas puntuaciones numerosas o no, dependiendo de la especie. Es remarcable que en el material MACN-6263, de *Doellotatus chapadmalensis*, estos forámenes sean muy numerosos y se encuentren también en los surcos que dividen las figuras periféricas entre sí. El número de forámenes pilíferos varía entre cuatro y seis, siendo cinco su número más frecuente. Se conocen sólo unos pocos osteodermos marginales laterales, pero se puede apreciar que al igual que en *Eutatus* y *Chasicotatus*, *D. inornatus* y *Doellotatus* sp. poseen una coraza con el margen aserrado.

Escudo pélvico: con respecto al escudo pélvico se han contado un máximo de diez bandas (*D. chapadmalensis*, MACN 6263). Sin embargo el material figurado por Bordas (MACN-9681) constaría de un escudo pélvico conformado por once hileras de osteodermos. En el ejemplar MACN-7944 de *D. inornatus* (Fig. IV. 41), se cuentan diez hileras de osteodermos fijos; no obstante el número de bandas de este escudo pélvico es mayor, pues falta la primera banda (semifija) y tal vez alguna/s bandas anteriores más. Los osteodermos de ésta región poseen una figura central bien definida, limitada anterior y lateralmente por figuras periféricas; en los surcos que las separan se encuentran los forámenes

de la cara expuesta que, al igual que en *Chasicotatus*, se presentan como finas puntuaciones y en algunas especies pueden ubicarse en los surcos que separan las figuras laterales entre sí. El número típico de forámenes pilíferos oscila entre cuatro y seis, siendo casi siempre cuatro. Los osteodermos marginales de este escudo presenta la misma morfología que la observada en *Eutatus*.

IV. 10. Evaluación de las especies previamente designadas del género

Doellotatus

Doellotatus inornatus

El primero en describir esta especie fue Rovereto en 1914 (*Eutatus inornatus*). Este autor funda la especie en el material hoy extraviado MACN-7945, un cráneo sumamente completo hallado por Carlos Ameghino en 1904 en la localidad de Monte Hermoso (Fig. IV. 33). Rovereto (1914) realiza una somera descripción del cráneo y muy acertadamente lo relaciona con *Eutatus* debido a sus semejanzas morfológicas. Afortunadamente acompaña sus descripciones con fotografías y varias medidas. Más tarde, en 1932, Bordas decide crear un nuevo género para este ejemplar (*Doellotatus*) y ubicarlo junto con *Eutatus* y *Proeutatus* en la subfamilia “Eutatinae” (actualmente tribu Eutatini). Bordas (1933), entre las diferencias más notorias que encuentra para separar ambos géneros, destaca: (1) cráneo de la mitad de tamaño que en *Eutatus*, (2) región craneana elevada y globosa, (3) arco

cigomático menos robusto y (4) bulas timpánicas más desarrolladas que en *Eutatus*.

Por su parte, L. Kraglievich ya había considerado la necesidad de separar genéricamente la especie basada en este cráneo de Monte Hermoso (MACN-7945) del género *Eutatus*; de este modo, había acuñado el nombre *Eutatopsis*, el cual, debido a su enfermedad y muerte en 1932, recién apareció publicado en 1934. Entre las características que brinda señala que los osteodermos del escudete cefálico no tienen ornamentación, a diferencia de los presentes en *Eutatus*. Este autor también advierte que la parte anterior edéntula es menor que en *Eutatus*. A la especie *Eutatopsis inornatus* le atribuye también los materiales señalados por Rovereto (MACN-7946, 7944).

Kraglievich (1934) sostiene que este género es antecesor de *Eutatus*.

En definitiva, esta especie, *Doellotatus inornatus*, es la única del género de la cual puede afirmarse que su reconocimiento no plantea problemas taxonómicos ulteriores, a diferencia de las restantes.

Doellotatus praecursor

Rovereto (1914) funda esta especie como *Eutatus praecursor*, a base de un grupo de osteodermos móviles de los cuales hoy sólo se conserva uno (MACN- 6353, Fig. IV.42). Según dicho autor, los osteodermos de esta especie poseen una ornamentación muy similar a *Eutatus*, pero son de menor tamaño. Del mismo modo diferencia *E. praecursor* de *E. inornatus* por el mayor tamaño de los osteodermos de la primera especie. Este material tiene como

procedencia geográfica: “lote IV cerca de los límites con el partido de Patagones” (Valle del Río Negro), sin más datos. Según Rovereto (1914) fue exhumado del “Rionegrense”, vale decir, de la Formación Río Negro “típica” (Mioceno tardío-Plioceno) (Scillato-Yané et al., 1976).

Bordas (1933: 584), cuando establece la subfamilia Eutatinae, menciona en una nota al pie de página la especie “*Eutatus praecursor*” y, aunque no muy claramente, la asigna a *Doellotatus*; asimismo, anuncia que va a tratar éste y otros temas vinculados en un trabajo que, finalmente, nunca apareció. Más tarde Kraglievich (1934), cuando describe *Eutatopsis inornatus*, también cambia de género esta especie y la nombra *Eutatopsis praecursor*, pero sólo justifica este cambio en las descripciones de Rovereto (1914).

Scillato-Yané (1980: 23; 1982: 82-83) considera válida esta especie, haciendo constar que sólo se conserva una placa móvil del material original.

De acuerdo con las extensas revisiones de restos motivadas por la elaboración de esta Tesis Doctoral, hoy resulta sumamente difícil evaluar la validez de esta especie. Los osteodermos de las bandas móviles de los Eutatini son sumamente variables y es muy difícil, contando con sólo uno de ellos, reconocer una especie. Hay que destacar que este osteoderma presenta una morfología particular, que no se encontró en ninguna de las otras entidades taxonómicas estudiadas. Tiene una figura central desplazada distalmente, las figuras laterales están desdibujadas, los forámenes de la cara expuesta son más marcados que en otras especies de *Doellotatus* y los forámenes pilíferos son proporcionalmente mayores. Pero a pesar de estas diferencias no resulta una hipótesis muy confiable la de postular la validez de una especie de Eutatini

basada sólo en un osteodermo móvil aislado, pues es muy difícil afirmar con certeza a qué región pertenece y, consecuentemente, poder compararlo con osteodermos de la región homóloga de otros ejemplares.

Doellotatus fibularis

Rovereto (1914) reconoce *Eutatus fibularis* con restos sumamente parciales de cráneo y mandíbula (MACN-8474, Fig. IV. 35C). Según este autor sería de tamaño intermedio entre *E. praepampaeus* y *Eutatus inornatus* y las diferencias principales se encontrarían a nivel de la rama mandibular. Bordas (1933), al igual que en el caso de *Eutatus praecursor*, deja planteada la posibilidad de que la especie deba incluirse en el género *Doellotatus* y promete abordarlo en su próximo trabajo. Kraglievich (1934) lo único que señala es que se parece más a *Eutatus inornatus* que a *Eutatus praepampaeus* y sugiere transferirlo también al género *Eutatopsis*.

La rama mandibular izquierda, sobre la cual Rovereto (1914) realiza su diagnóstico, se encuentra sumamente incompleta. Este autor en su descripción señala que la parte anterior de la mandíbula se adelgaza a modo de “pico” en la región de la sínfisis mandibular, siendo sus partes mediana y posterior sumamente abultadas. Estas características que brinda Rovereto (1914) no se observan en el material. Si bien la parte anterior de la mandíbula no se encuentra completa (al menos en este momento), no parece extenderse mucho más que la parte conservada, pues ya se observa una gran parte de la sínfisis mandibular. Siendo así, este alargamiento no es mayor que el que presenta *D.*

inornatus. Con respecto al tamaño no se encuentran diferencias significativas con *D. inornatus*, ni en el tamaño total de la mandíbula, ni en el largo de la hilera dentaria; sólo la superficie oclusal de algunos de los molariformes parece ser proporcionalmente más grande en *D. fibularis*. En la porción posterior del cráneo, muy deformada por los procesos tafonómicos, se observan bulas timpánicas bien desarrolladas, al igual que en *D. inornatus*. En definitiva no se observan caracteres que justifiquen plenamente la validez de *D. fibularis*.

Doellotatus chapadmalensis

Bordas (1933: 609) funda esta especie a base de un caparazón sumamente completo procedente de La Pampa, "Sección VIII" (sic) (MACN-6263, Fig.IV. 40). También señala un lote de 67 osteodermos móviles y otro de 26 osteodermos fijos, procedentes de Punta Vorohué (Miramar), extraídos por Lucas Kraglievich, acompañados por un cúbito (MACN-10.021). Bordas sostiene que si bien los materiales (MACN-6263 y MACN-10.021) no tienen la misma procedencia, sus semejanzas son tales que le permiten aseverar que se trata de la misma especie. Es muy llamativo su comentario ya que precisamente ambos materiales son muy diferentes. De hecho las descripciones que realiza Bordas (1933) se basan en los osteodermos desarticulados procedentes de Miramar (Fig. IV.43 y IV.44), los cuales son muy distintos de los osteodermos de áreas homologas de la coraza de La Pampa. Según Bordas (1933) los osteodermos móviles presentan una figura central semejante al de una botella de cuello y cuerpo ancho y en lugar de ser elevada

es deprimida. En el material de La Pampa, en cambio, la figura central de los osteodermos móviles es más angosta en su parte anterior, se ensancha posteriormente y nunca se encuentra deprimida. Bordas (1933), también afirma que los osteodermos fijos tendrían la figura media deprimida, pero en los osteodermos fijos de MACN- 6263 la figura central nunca es deprimida, a excepción de una zona donde, seguramente, se ubican las glándulas pelvianas. En varios Euphractini (e. g. *Paraeuphractus*, *Chorobates*, *Macrochorobates*, *Euphractus*, *Chaetophractus*, etc.) y Eutatini (*Chasicotatus* y *Doellotatus chapadmalensis*), en la región media del escudo pélvico, se observan de dos a cuatro osteodermos ubicados en bandas consecutivas, los cuales se encuentran modificados para albergar las glándulas pelvianas. Estos osteodermos presentan una figura central más ancha y deprimida cranealmente. En la parte anterior de esta figura central, en el surco que la separa de las figuras anteriores y laterales, se encuentran una gran cantidad de forámenes de la cara expuesta para la salida de las secreciones glandulares; en otros casos se encuentra una perforación de gran tamaño que comunica la cisterna glandular con el exterior. Es llamativo que en este material (MACN-6263) no se trate de unos pocos osteodermos modificados, sino de una amplia región que involucra un gran número de osteodermos. Es probable que Bordas (1933) describiera la morfología de los osteodermos limitados a esta región de la coraza como la forma general de todos osteodermos de todo el escudo pélvico.

De todos modos los osteodermos de ambos materiales (MACN- 6263 y MACN-10021) presentan morfologías distintas entre sí y no pueden agruparse

dentro de una misma especie. Es una lástima que Bordas (1933) haya usado como material tipo fundamental (reconocido como lectotipo por Scillato-Yané, 1980) de *Doellotatus chapadmalensis* la coraza MACN- 6263, probablemente del Huayqueriense, ya que este material debe conservar el nombre y debe crearse una nueva denominación específica para el MACN-10021, procedente de Miramar con una edad *Chapadmalalense*, y asimismo para el MACN-8667, de la misma procedencia y antigüedad.

Doellotatus sp.

El material que dieron a conocer Bostelmann et al. (2008a,c), procedente de la Formación Camacho Uruguay, con una edad Huayqueriense, presenta ciertas diferencias con respecto a los materiales descritos, algunas de las cuales ya fueron señaladas. Se observa principalmente:

- (1) Cráneo con la región palatal edéntula proporcionalmente más corta que en *Doellotatus inornatus*.
 - (2) Molariformes superiores con las tres capas de dentina menos definidas que en *Doellotatus inornatus*, todos de forma elíptica.
 - (3) Osteodermos de un tamaño mayor a *Doellotatus inornatus*, similares a *D. chapadmalensis*.
 - (4) Los osteodermos fijos y móviles presentan una morfología externa e interna similar a *Doellotatus chapadmalensis*.
-

IV. 11. Especies consideradas válidas del género *Doellotatus*

Doellotatus inornatus (Rovereto, 1914: 156) Bordas, 1932: 167

Lectotipo: Cráneo. Repos.: MACN 7945 (Fig. IV.33). Procedencia: Monte Hermoso, Provincia de Buenos Aires, Argentina; Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temorano). Vide Rovereto, 1914: Lám XV, fig. 3; Bordas 1933: fig. 13 (p. 606).

Paralectotipos: (I) osteodermos de la coraza, resto de cráneo y mandíbulas
Repos.: MACN: 7946 (Fig. IV. 32). Procedencia: Monte Hermoso, Provincia de Buenos Aires; Montehermosense. Vide Rovereto, 1914: lám XV, figs. 3a, 3b. (II)
Repos.: MACN: 7944. Procedencia: Monte Hermoso, Provincia de Buenos Aires; Montehermosense. Vide Rovereto, 1914: lám. XXII, fig. 2.

Hipodigma: Los tipos y además: MLP: 46-V-13-57/60, 48-XII-16-163, 57-VII-23-42. GHUNLPam 2316/6 y 2316/22, UNSGH 47.

Diagnosis emend (Scillato-Yané, 1982): Cráneo con región edéntula muy desarrollada, pero menor que en *Eutatus*. Bulas timpánicas más desarrolladas que en *Eutatus*. Molariformes superiores e inferiores con las 3 capas de dentina bien diferenciadas de manera similar a *Eutatus* y *Ringueletia*. Algunos molariformes superiores presentan un alargamiento antero-lingual. Mandíbula con 10 molariformes elípticos, algunos muy ligeramente alargados postero-

labialmente. Espacio edéntulo de la mandíbula mucho menor que en *Eutatus*. Rama mandibular más inclinada hacia atrás que en *Eutatus*. Escudo escapular sumamente rudimentario, similar al de *Chasicotatus ameghinoi*. Escudo pélvico sin una amplia zona glandular diferenciada, a diferencia de *D. chapadmalensis*. Osteodermos fijos y móviles con forámenes de la cara externa menos notorios que en *D. chapadmalensis*; presentan la figura central y las figuras periféricas bien elevadas.

Distribución cronológica y estratigráfica: Mioceno tardío-Plioceno temprano (Huayqueriense-Montehermosense). Formación Montehermoso, Formación Cerro Azul, Formación Saldungaray, Formación Toro Negro?

Distribución geográfica: Argentina (Provincias de Buenos Aires, La Pampa y La Rioja?).

Doellotatus chapadmalensis: Bordas, 1933: 609.

Lectotipo: Gran parte de la coraza. Repos.: MACN 6263 (Fig. IV. 40).

Procedencia: Provincia de La Pampa; Huayqueriense. Vide Bordas, 1933, lám. 5, fig. e.

Hipodigma: el lectotipo y además, MLP: 91-III-1-44, MACN: 9793, GHUNLPam: 8317/5, 8317/21.

Diagnosis emend.(Scillato-Yané, 1982): Talla algo superior a la de *D. inornatus*.

Osteodermos móviles con la figura central más ancha que en *D. inornatus*;

elevada, a diferencia de *D. n. sp.* Figuras periféricas más difusas que las de *D. inornatus*. Forámenes de la cara expuesta en mayor número y más notorios que en las restantes especies del género, dispuestos en todo el surco que separa la figura central de las laterales y en los surcos que separan las figuras laterales entre sí. Osteodermos del escudo pélvico con la figura central más ancha que en *Doellotatus inornatus* y forámenes de la cara expuesta bien conspicuos. Escudo pélvico con zona glandular sumamente desarrollada, abarcando un número importante de osteodermos. Los osteodermos móviles son proporcionalmente más finos que en *D. n. sp.* debido al desarrollo un poco menor de la capa media trabecular. Poseen hasta 3 cavidades glandulares por plano de desgaste, con 1 o 2 conductos; los folículos pilosos se encuentran limitados a la mitad posterior de la zona ornamentada, hasta 3 folículos pilosos superpuestos. Los osteodermos fijos presentan cavidades glandulares bien desarrolladas, con 1 y 2 conductos, y hasta 3 folículos pilosos superpuesto limitados a la mitad posterior del osteodermo.

Distribución cronológica y estratigráfica: Mioceno tardío (Huayqueriense).

Formación Cerro Azul y "Formación" Irene.

Distribución geográfica: Argentina (Provincias de La Pampa y de Buenos Aires).

Doellotatus n. sp.

Holotipo: Numerosos osteodermos fijos y móviles. Repos.: MACN 10021 (Fig.

IV.43 y IV.44). Procedencia: Punta Vorohué (Miramar) Provincia de Buenos Aires, Argentina; Chapadmalalense (Plioceno temprano-tardío). Vide Bordas, 1933: 609.

Hipodigma: el holotipo y MACN 8667, 17105, 17106, 17410, 17967, MLP: 52-IX-27-93, 97-IV-1-1.

Diagnosis: Osteoderms móviles con una figura central que se ensancha mucho en la parte más posterior y deprimida con respecto a las figuras laterales, las cuales están bien definidas. En algunos osteoderms las figuras laterales sólo están bien definidas en la parte anterior; en la parte posterior prácticamente confluyen con la figura central, de modo que ésta adquiere un contorno aproximadamente lageniforme. Osteoderms fijos con la figura central deprimida con respecto a las periféricas. Forámenes de la cara expuesta en menor número que en *D. chapadmalensis*, ubicados en el surco que separa la figura central de las periféricas y en los surcos que separan las figuras laterales entre sí. Los osteoderms móviles son proporcionalmente más gruesos que los de *D. chapadmalensis* debido a que la zona media es de mayor espesor; las cavidades glandulares se encuentran bien desarrolladas, con 1 conducto y en menor número que en *D. chapadmalensis* (hasta 2 cavidades glandulares por plano de desgaste). Los osteoderms fijos internamente presentan cavidades glandulares bien desarrolladas, pero de menor tamaño que en *D. chapadmalensis*, sólo hasta 2 por plano de desgaste a diferencia de la especie citada; presenta hasta 3 folículos pilosos

superpuestos por plano de desgaste.

Distribución cronológica y estratigráfica: Plioceno temprano-tardío

(Chapadmalalense -Vorohuense). "Formación" Chapadmalal, "Formación" Vorohue. Yacimiento Las Caleras.

Distribución geográfica: Argentina (Provincias de Buenos Aires y Córdoba).

IV. 12. Género *Ringueletia* Reig, 1958: 250

Especie tipo: *Doellotatus simpsoni* Bordas, 1933.

Sinonimia: *Doellotatus*: Bordas, 1933 (part.: 611; nec Bordas, 1932: 167)

Diagnosis emend. (Scillato-Yané, 1982): Talla mediana-grande, superior a la de *Doellotatus*, pero inferior a la de *Eutatus*. Osteodermos de la coraza dorsal muy rugosos, mucho más que en *Eutatus*. Forámenes pilíferos del margen posterior del osteoderma dispuestos en 2 filas bien diferenciables, siendo en general más pequeños los anteriores y más grandes los posteriores.

Distribución cronológica y estratigráfica: Mioceno tardío-Plioceno tardío

(Huayqueriense, Montehermosense, Chapadmalalense y Barrancalobense). Argentina: Formación Cerro Azul, Formación Monte Hermoso, "Formación" Irene, "Formación" Chapadmalal, "Formación" Barranca de los Lobos, Yacimiento Las Caleras. Uruguay:

Formación Camacho.

Distribución geográfica: Argentina (Provincia de Buenos Aires, La Pampa y Córdoba) y Uruguay (Departamento de San José).

IV. 13. Características morfológicas de las especies del género

Ringueletia

Cráneo

Se conserva parcialmente la parte posterior del cráneo (Fig. IV.45, MMP 610-M). Éste es más alto proporcionalmente que el cráneo de *Eutatus* y la cresta nugal está bien desarrollada.

Mandíbula

Se conserva una hemimandíbula izquierda (Fig. IV. 46, MMP 610- M). Para las medidas v. Tabla IV.8. Posee diez molariformes de los cuales se conservan siete (faltan el primero, el cuarto y el quinto). Todos los molariformes poseen una sección transversal elíptica, con las tres capas de dentina no muy bien diferenciadas. Los primeros cinco molariformes que se conservan poseen una superficie oclusal en cincel y los últimos dos tienen la superficie de desgaste plana. El último molariforme se encuentra totalmente oculto por la rama mandibular, al igual que en *Eutatus* y a diferencia de *Doellotatus inornatus*, en el cual sólo está oculto parcialmente. Presenta una forma similar a la de *Eutatus*, pero el contorno ventral de la hemimandíbula no es tan

convexo y su extremo anterior es más robusto. Tiene un espacio anterior a la hilera dentaria bien desarrollado, menor que en *Eutatus*, pero mayor que en *Doellotatus* y *Chaetophractus villosus*; dicha región edéntula corresponde aproximadamente a un 20 % de la longitud máxima mandibular. Esta parte anterior mandibular se inclina ventralmente como en *Eutatus*, pero a diferencia de este último no disminuye la altura de la rama anteriormente; incluso, en la región sinfisaria, la rama mandibular es más alta. La rama vertical mandibular se encuentra inclinada hacia la parte posterior. La fosa de la cara interna de la rama mandibular es más profunda que en *Eutatus*. El foramen mandibular se encuentra equidistante del margen inferior de la fosa mandibular y del margen ventral de la mandíbula; en *Eutatus* y en *C.villosus*, dicho foramen se halla dentro de la fosa mandibular. El proceso angular está mucho menos desarrollado que en *Doellotatus*. El cóndilo mandibular se proyecta mucho más posteriormente que en *Doellotatus* y *Eutatus*.

Atlas

Del ejemplar MMP 610-M (Fig. IV.47). Las apófisis transversas son más prominentes lateralmente que en *Eutatus*.

Húmero

Del ejemplar MMP 610-M. Se conserva sólo la epífisis distal y una parte de la diáfisis hasta el comienzo de la tuberosidad deltoidea del húmero derecho (Fig. IV.48). El aspecto general del húmero es muy similar al de *Doellotatus* sp. La cresta epicondilar está más desarrollada que en *Eutatus*, *Doellotatus* sp. y

C. villosus. El cóndilo medial es proporcionalmente mayor que en *Eutatus*, *Doellotatus* sp. y *C. villosus*. La morfología de la tróclea es muy similar a la de *Eutatus*.

Fémur

Se conserva algo menos de la mitad distal del fémur izquierdo (MLP 93-I-1-8). El extremo distal es sumamente similar al de *Eutatus*. El cóndilo medial también se proyecta más distalmente que el cóndilo lateral, pero un poco menos que en *Eutatus*. Sobre el cóndilo lateral se observa que las rugosidades para la inserción de la cabeza lateral del *grastocnemius* y para el aductor longus son tan marcadas como en *E. seguini*.

Calcáneo:

Se conserva un calcáneo: MLP-52-IX-28-2. Presenta una morfología similar a la del calcáneo de *Eutatus*. Posee las carillas ectal y sustentacular fusionadas, al igual que *Eutatus*.

Coraza: no se conserva ninguna coraza articulada de *Ringueletia*.

Osteodermos móviles: son en general más anchos que los de *Chasicotatus*, *Eutatus* y *Doellotatus*. El surco que se encuentra entre la tecla y la parte ornamentada es estriado, como en *Eutatus*, y proporcionalmente más extenso anteroposteriormente que en este último taxón. La parte ornamentada es muy rugosa, más que en *Eutatus*, debido a la presencia de infinidad de pequeñas

perforaciones. En general no se diferencia un dibujo conformado por una figura central y figuras periféricas, a diferencia de los restantes géneros estudiados; en algunos casos llegan a distinguirse muy difusamente, apenas esbozadas, una figura central y algunas figuras periféricas separadas entre sí por surcos muy superficiales. En el surco que separa figura central de las periféricas se encuentran los pequeños forámenes de la cara expuesta. En los casos en los cuales la figura central y las figuras periféricas están totalmente desdibujadas, igualmente en la región media del osteodermo se observan estos forámenes dispuestos en un semicírculo anterior.

Existe un individuo (MACN-7527) que posee la figura central y periféricas más definidas (Fig.IV.49). En este caso la figura central es lageniforme, con una figura lateral a cada lado. En su región posterior se encuentran los forámenes pilíferos dispuestos en dos hileras bien conspicuas; su número es variable y a veces existen más forámenes en la hilera anterior y menos en la posterior, a veces sucede lo opuesto y en otras ocasiones poseen las dos el mismo número. El número de forámenes de la hilera anterior oscila entre tres y siete, el de la posterior entre cuatro y seis. En algunos osteodermos móviles estudiados se llegó a observar un número de tres hileras; en estos casos los forámenes pilíferos no se encuentran limitados a la parte posterior del osteodermo, sino que se extienden por su margen lateral externo.

Osteodermos fijos: varían mucho en cuanto a su forma, encontrándose los rectangulares, cuadrangulares y ligeramente pentagonales. La figura central y las figuras periféricas pueden estar ligeramente definidas por surcos poco

profundos o totalmente desdibujadas, pero los forámenes de la cara expuesta mantienen la misma posición. Otra vez, al igual que en los osteodermos móviles, el material MACN-7527 no se corresponde con esta descripción. En los osteodermos de este último la figura central se ubica aproximadamente en la mitad de la distancia anteroposterior del osteodermo. Por delante de esta figura se encuentran las figuras anteriores (en general, más de dos) y dos figuras laterales a cada lado.

Los forámenes pilíferos se disponen en dos hileras, de las cuales la anterior oscila principalmente entre tres y siete, la posterior entre tres y ocho. Al igual que en los osteodermos móviles, en general es la hilera anterior la que presenta un número mayor de forámenes, pero pueden tener las dos el mismo número o, a la inversa, y ser la posterior la más numerosa. Los osteodermos marginales presentan también forámenes en el margen lateral externo.

Discusión de las especies del género *Ringueletia*

Si bien hasta el momento *Ringueletia* fue tratado como monoespecífico, existen dos morfotipos que se pueden separar claramente. En su trabajo Bordas (1933) funda esta especie como *Doellotatus simpsoni*. Cuando lo hace no designa un solo material tipo sino por el contrario utiliza tres materiales distintos: MACN-7527, 10002 y 10232. Actualmente el material 10232 está representado por un solo osteodermo móvil, el material 10002 es un fragmento de coraza en un muy mal estado de conservación y el material 7527 es un grupo importante de osteodermos.

Como ya se describió previamente los materiales de *Ringueletia* se

caracterizan por presentar una superficie sumamente rugosa con una figura central muy mal dibujada, en general sólo definida por los forámenes de la cara expuesta que la rodean. Las figuras periféricas prácticamente no se evidencian, y la característica más conspicua del género es la doble hilera de forámenes pilíferos presente en todos los osteodermos. Esta morfología está presente en el material MACN-10002. Por el contrario, los osteodermos del ejemplar MACN-7527, si bien tiene una superficie sumamente rugosa y la doble hilera de forámenes pilíferos, presentan una figura central clara y figuras periféricas también nítidas; asimismo, los osteodermos tienen un mayor tamaño y espesor. Los osteodermos móviles de este grupo presentan una figura central lageniforme.

Por lo expuesto anteriormente, se postula que el género *Ringueletia* no es monoespecífico, sino que se encuentra integrado por dos especies.

IV. 14. Especies consideradas válidas del género *Ringueletia*

Ringueletia simpsoni (Bordas, 1933: 611) Reig, 1958: 250

Lectotipo: Numerosos osteodermos. Repos.: MACN-7527 (Fig. IV.49).

Procedencia: Monte Hermoso, Provincia de Buenos Aires, Argentina;

Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano). V. Bordas, 1933: lám.

5, figs. a, b.

Diagnos: Tamaño un poco mayor que el de *Ringueletia* n. sp. Osteodermos

fijos y móviles con la figura central y las figuras periféricas delimitadas, a diferencia de *Ringueletia* n. sp. Osteoderms móviles con una figura central ligeramente lageniforme, a diferencia de *Ringueletia* n. sp. Osteoderms fijos con 2 o más figuras anteriores.

Distribución cronológica y estratigráfica: Mioceno tardío-Plioceno temprano (Montehermosense). Formación Monte Hermoso.

Distribución geográfica: Argentina (Provincia de Buenos Aires).

Ringueletia n. sp.

Holotipo: MMP-610 (Figs IV. 45, IV.46, IV.47, IV.48, IV.50, IV.51).

Hipodigma: holotipo y MLP: 38-X-2-13, 38-X-2-16, 52-IX-28-2, 52-IX-29-42, 52-IX-30-64, 52-X-3-35, 52-X-1-47, 52-X-1-49, 52-X-4-59, 57-X-10-9, 57-X-10-175, 60-X-4-64, 60-X-4-70, 60-X-4-72, 91-IV-5-132, 91-IV-5-154, 91-IV-5-164, 91-IV-5-168, 91-IV-5-236, 91-IV-5-239, 91-X-5-179, 93-I-1-8. MACN: 16949, 16951, 16952, 17043, 17089. GHUNLPam 21561/41.

Diagnosis: Talla un poco menor que *Ringueletia simpsoni*. Mandíbula con 10 molariformes de contorno elíptico, con la rama vertical más inclinada que en *Eutatus*. Atlas con apófisis transversas más prominentes que en *Eutatus*. Húmero con cresta epicondilar más desarrollada que en *Eutatus*. Falanges

ungueales más estrechas y acuminadas que en *Eutatus*. Osteodermos con figura central y figuras periféricas de desdibujadas a muy poco conspicuas. Internamente se observa que los osteodermos móviles presentan una zona media más desarrollada que en *Chasicotatus* y *Doellotatus*, pero no tanto como en *Eutatus*; las cámaras glandulares son proporcionalmente más pequeñas que en los restantes géneros. Osteodermos fijos con cavidades de los folículos pilosos que se extienden ocupando dos tercios de la longitud anteroposterior, a diferencia de *Doellotatus*; cavidades glandulares proporcionalmente de menor tamaño que las de *Chasicotatus*, *Doellotatus* y *Eutatus*, quedando prácticamente limitadas a la zona externa. Poseen 1 o 2 conductos glandulares delgados.

Distribución cronológica y estratigráfica: Mioceno tardío-Plioceno tardío

(Huayqueriense, Montehermosense, Chapadmalalense y Barrancalobense).

Formación Cerro Azul, "Formación" Chapadmalal, "Formación" Barranca de los Lobos, "Formación" Irene, Yacimiento Las Caleras.

Distribución geográfica: Argentina (Provincias de Buenos Aires, la Pampa y Córdoba).

Discusión: Ameghino (1904) funda *Eutatus prepampaeus* a base de una rama mandibular horizontal derecha (MACN-7770) y atribuye también a esta especie un astrágalo izquierdo aislado (MACN-7771) no asociado a la mandíbula. Estos restos proceden del Montehermosense de Monte Hermoso. Después de un

estudio morfológico comparativo se atribuye esta hemimandíbula al género *Ringueletia*, sin que por ahora se pueda precisar a cuál de las dos especies reconocidas corresponde (Fig. IV. 52). El astrágalo es muy probable que también pertenezca al mismo género.

IV. 15. Eutatini n. gen.

Especie tipo: Eutatini n. gen., n. sp. V. infra.

Diagnosis: Talla mediana, semejante a la de *Doellotatus*. Osteodermos móviles con la figura central un poco más desplazada posteriormente que en *Doellotatus*. Posee 2 figuras anterolaterales bien desarrolladas separadas por un surco recto medial. Cada una de estas figuras se proyecta posteriormente hasta la mitad del recorrido de la figura central. Lateralmente, a continuación de la figura anterolateral, se encuentra una figura lateral. En el surco que separa la figura central de las periféricas se hallan los forámenes de la cara expuesta, de los cuales los dos anteriores son los más conspicuos. Osteodermos del escudo pelviano con la figura central desplazada posteriormente. Las figuras periféricas anteriores se distribuyen en 2 hileras transversales, con un número total en general de 4 ó 5.

Distribución cronológica y estratigráfica: Plioceno temprano-tardío (Chapadmalalense superior) Formación Uquía.

Distribución geográfica: Argentina (Provincia de Jujuy).

Eutatini n. gen., n. sp.

Diagnosis: La misma del género, por monotipia.

Holotipo: Coraza articulada parcial (Fig. IV.53 y IV.54). Se conservan bandas móviles y algo más de la mitad del escudo pélvico. Repos.: MLP: 86-V-10-15.

Procedencia: Esquina Blanca, Provincia de Jujuy, Argentina; Formación Uquía, Chapadmalalense.

Distribución cronológica y estratigráfica: Plioceno temprano-tardío (Chapadmalalense). Formación Uquía.

Distribución geográfica: Argentina (Provincia de Jujuy).

Descripción: En un principio este material fue asignado a *Doellotatus* sp.

(Reguero et al., 2007), pero la morfología de sus osteodermos móviles y fijos escapa al patrón de ornamentación que presenta este género.

El material MLP 86-V-10-15 es una coraza parcial, contenida en un bloque de sedimento. Se observan cuatro bandas móviles parciales y una gran parte del escudo pélvico, en el cual, en el margen lateral derecho, se llegan a contabilizar once hileras de osteodermo fijos.

Morfología externa de los osteodermos de la coraza de Eutatini n. gen, n. sp.

Osteodermos móviles (Fig. IV.53)

La región entre la tecla y la parte ornamentada es rugosa. La parte ornamentada presenta dos figuras anterolaterales a la figura central, separadas entre sí cranealmente por un surco medio de disposición constante en todos los osteodermos móviles observados. Cada una de las figuras citadas se proyecta lateralmente hasta aproximadamente un poco más de la mitad de la parte ornamentada. Posteriormente a esta figura anterolateral, se encuentra una última figura lateral. La figura central es angosta en todo su recorrido. En el surco que separa la figura central de las periféricas se ubican los forámenes de la cara expuesta; en algunos osteodermos se observa que los dos más anteriores son los más conspicuos. Los osteodermos móviles, presentan entre cuatro y cinco forámenes pilíferos, algo menores que los de *Doellotatus*.

Osteodermos fijos(Fig. IV.54): Tienen la superficie expuesta más rugosa que en *Doellotatus*. Poseen una figura central desplazada posteriormente y dos hileras transversales de figuras anteriores (con cuatro o cinco figuras en total); existe, además, una figura lateral a cada lado. La figura central es angosta en los osteodermos más anteriores y un poco difusa en su parte caudal. En los osteodermos de la parte posterior del escudo pélvico, la parte posterior de la figura central es más ancha y confluye con las figuras laterales.

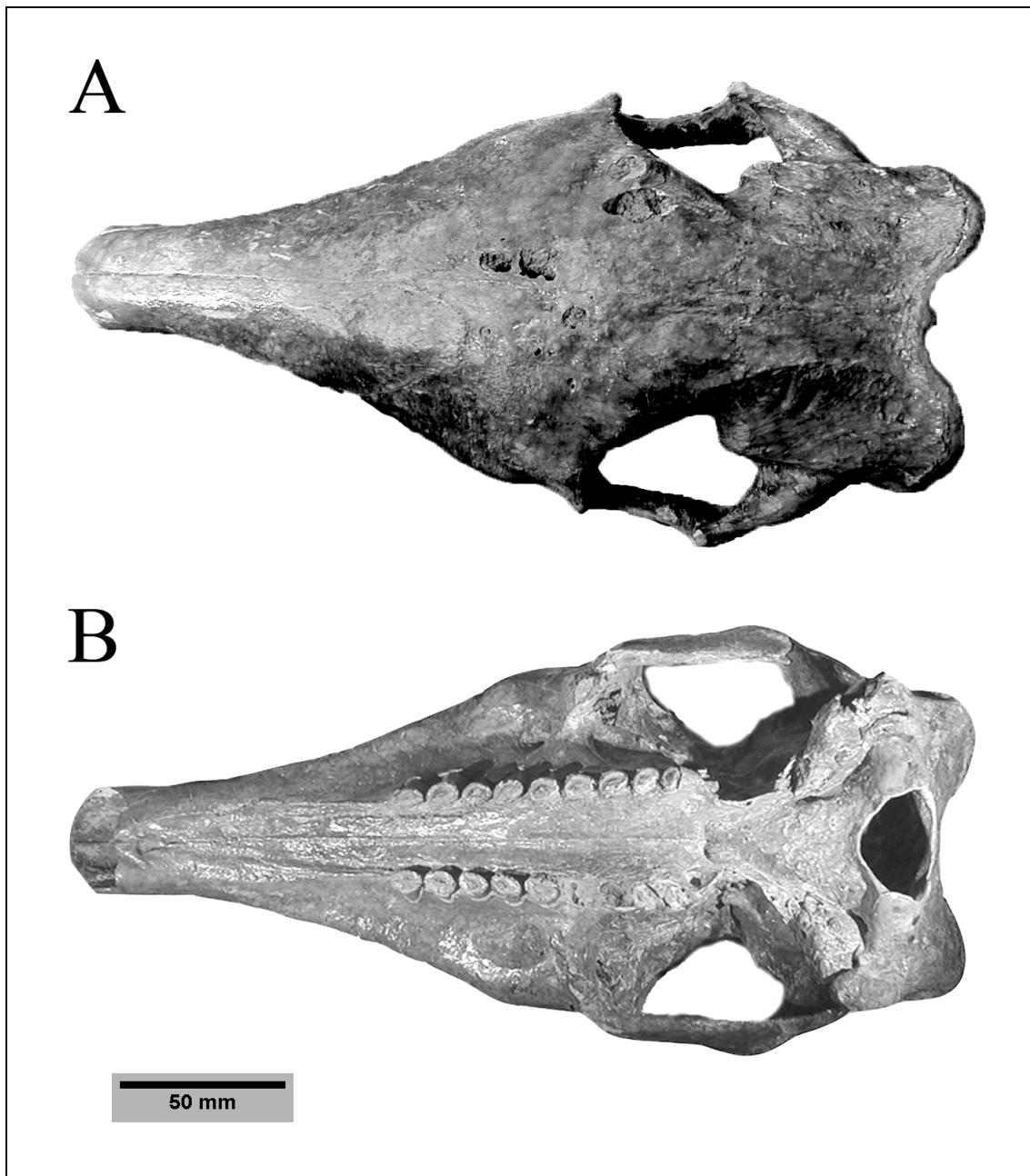


Fig. IV.1. Cráneo de *Eutatus seguini*, MMCIPAS 2901-3068. A. Vista dorsal. B. Vista palatal.

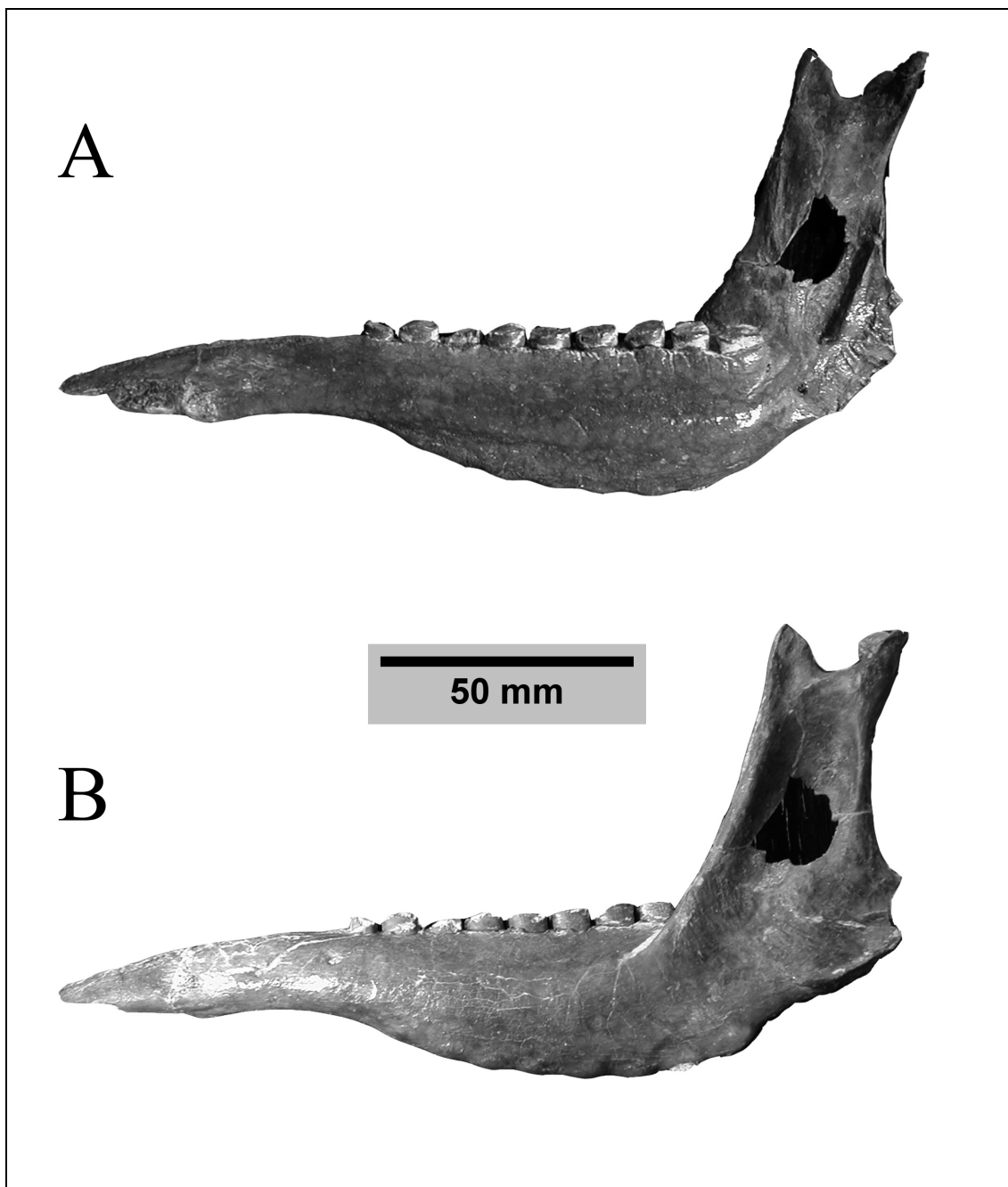


Fig. IV.2. Mandíbulas de *Eutatus seguini*, MMCIPAS 2901-3068. A. Vista interna. B. Vista externa.

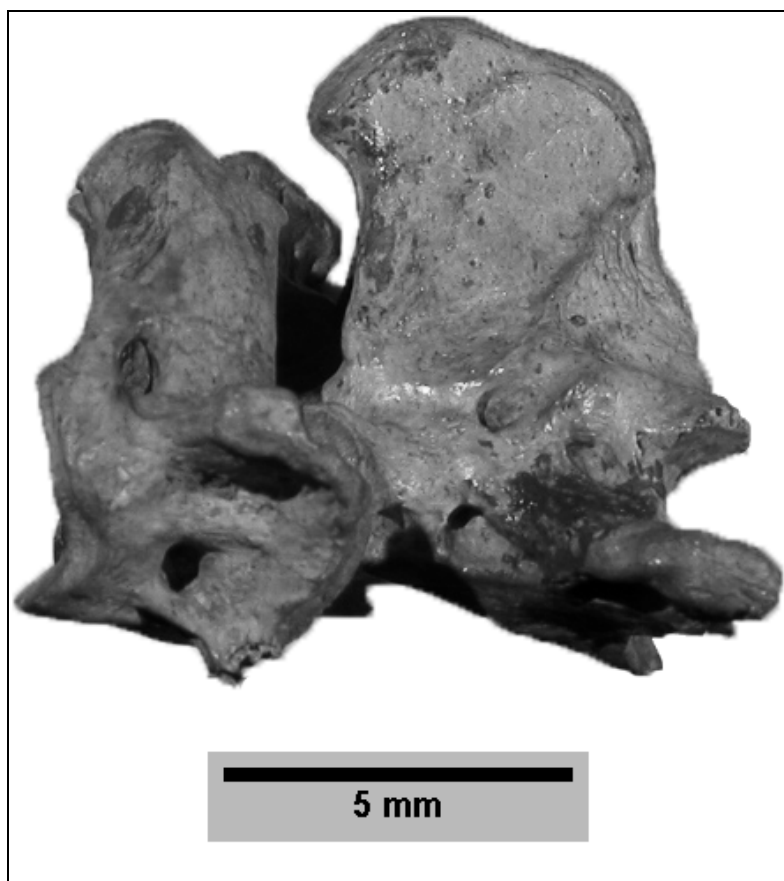


Fig. IV.3. Atlas y hueso mesocervical de *Eutatus seguini* AMNH 11231.

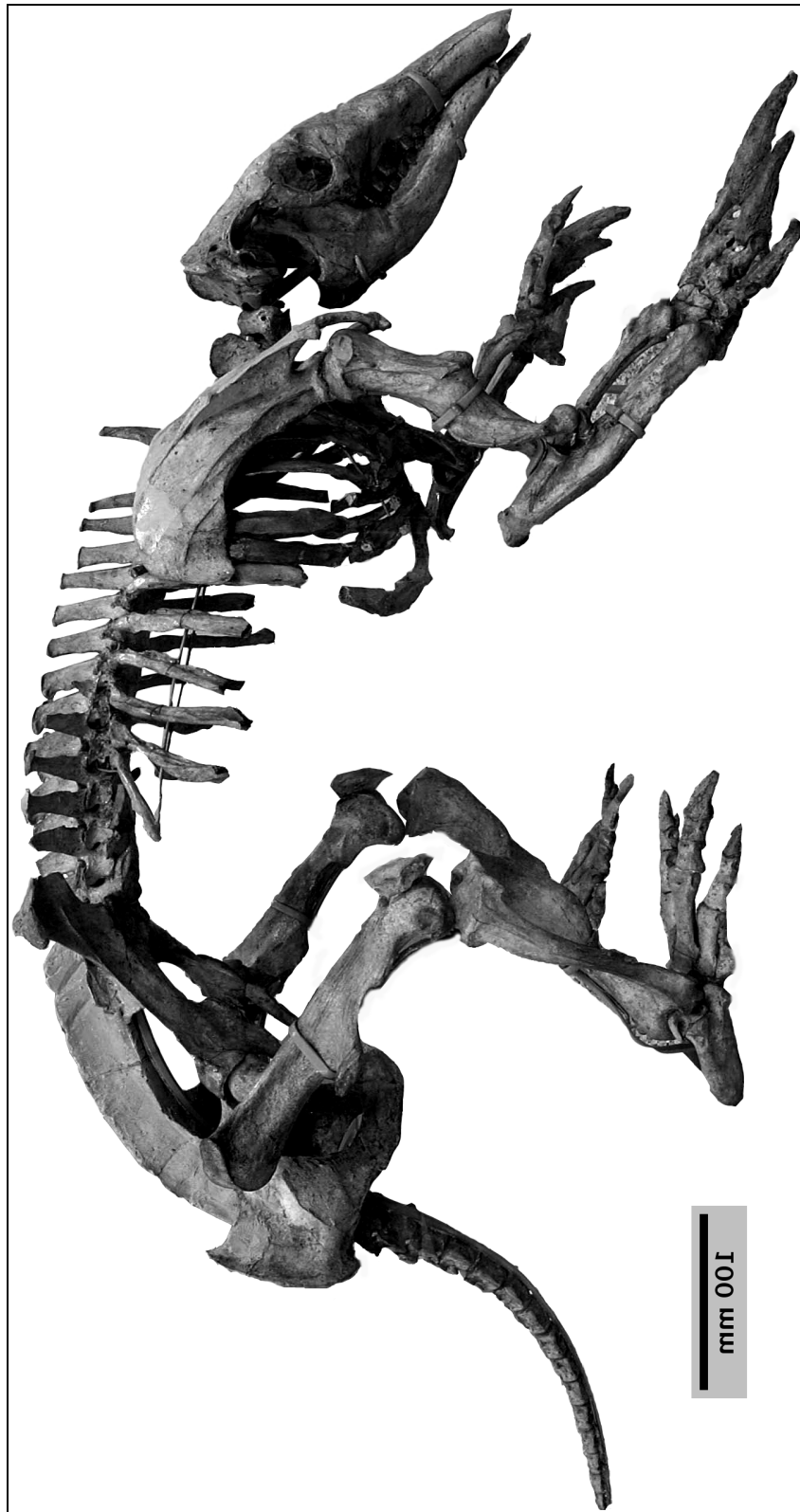


Fig. IV.4. *Eutatus pascuali* MPV 5054.



Fig. IV.5. Holotipo de *Eutatus seguini* MNHN-PAM 273, húmeros, cúbito y radios.

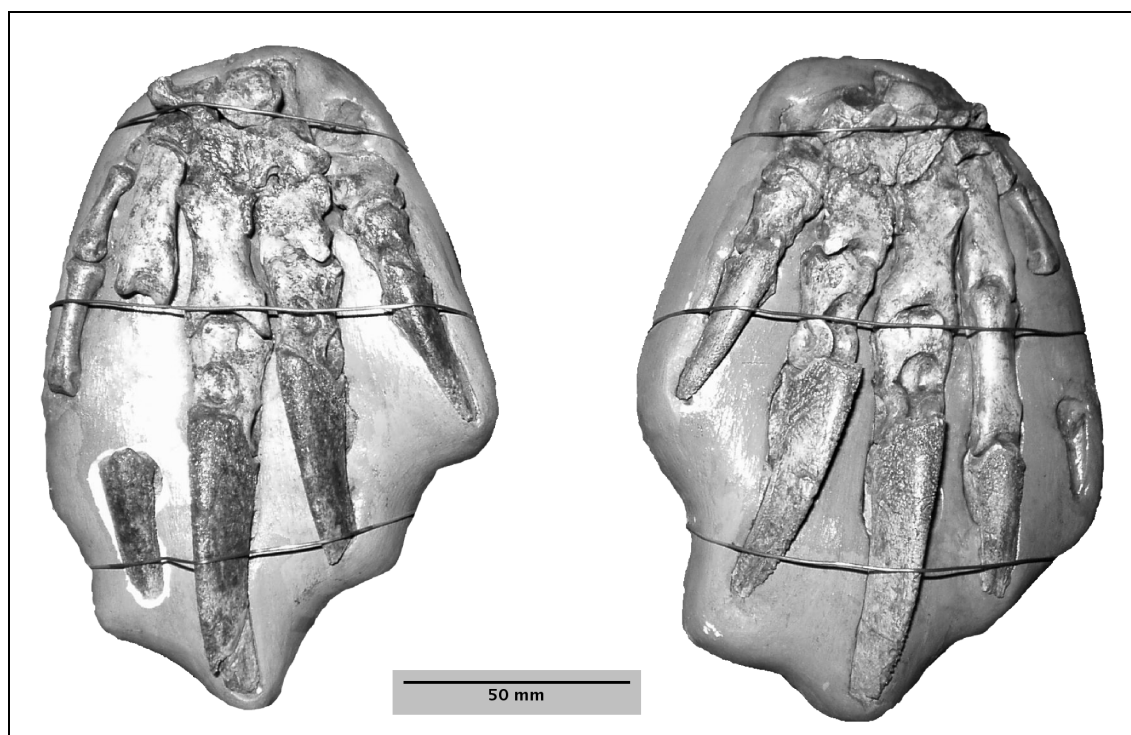


Fig. IV.6. Holotipo de *Eutatus seguini* MNHN-PAM 273, carpales, metacarpales y falanges.



Fig. IV.7. Húmero izquierdo de *Eutatus seguini* MLP 00-VIII-5-1. A. Vista anterior. B. Vista posterior.

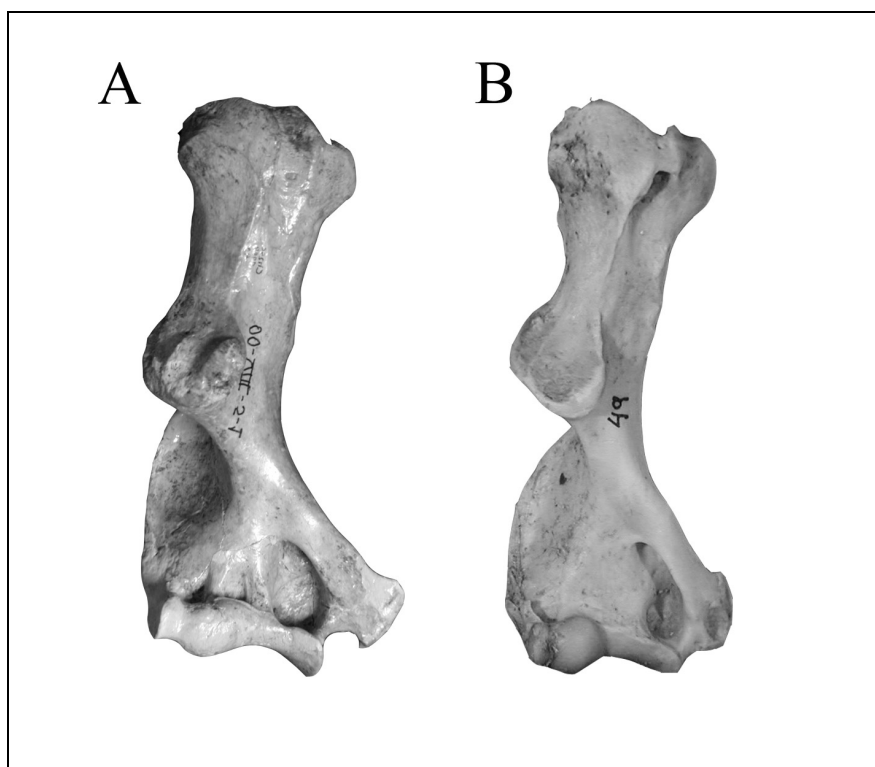


Fig. IV.8. A. Húmero de *Eutatus seguini*. B. Húmero de *Chaetophractus villosus*. Llevados a mismo tamaño.



Fig. IV.9. Cúbito izquierdo de *Eutatus seguini* MLP 00-VIII-5-1, vista interna.



Fig. IV.10. Radio izquierdo de *Eutatus seguini* MLP 00-VIII-5-1.



Fig. IV.11. Cintura pélvica de *Eutatus seguini* AMNH 11231.

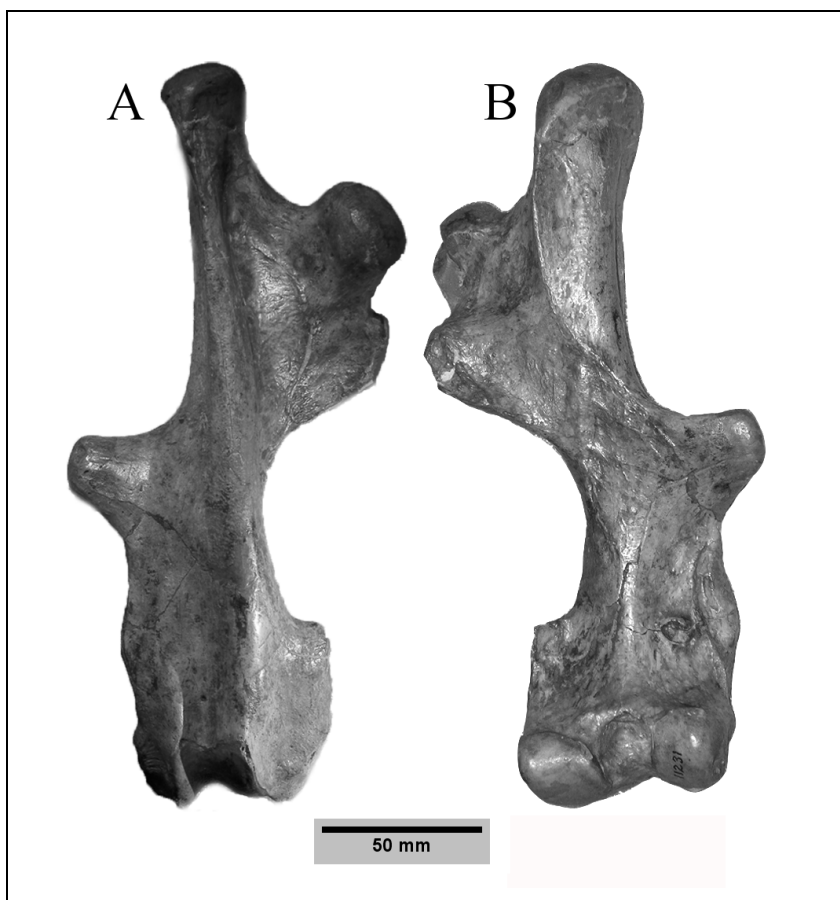


Fig. IV.12. Fémur derecho de *Eutatus seguini* AMNH 11231. A. Vista anterior. B. Vista posterior.

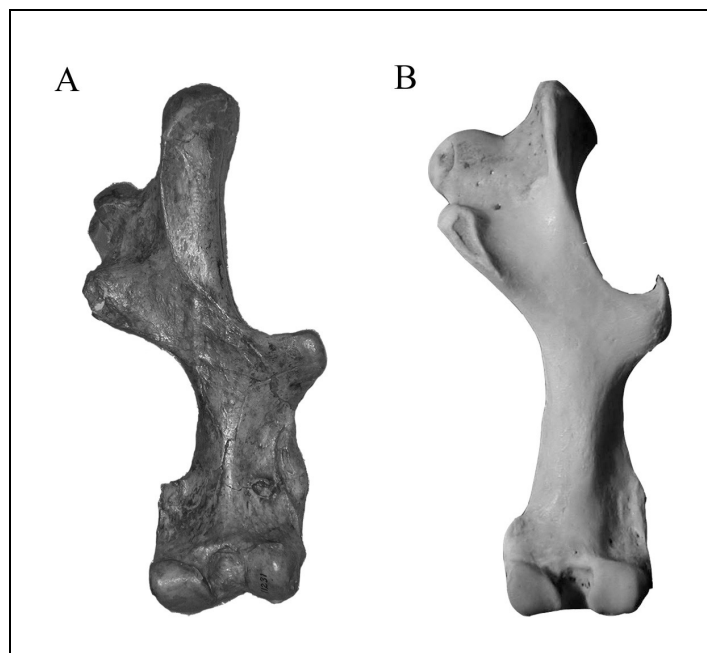


Fig. IV.13. A. *Eutatus seguini*. B. *Chaetophractus villosus* (llevados a mismo tamaño).

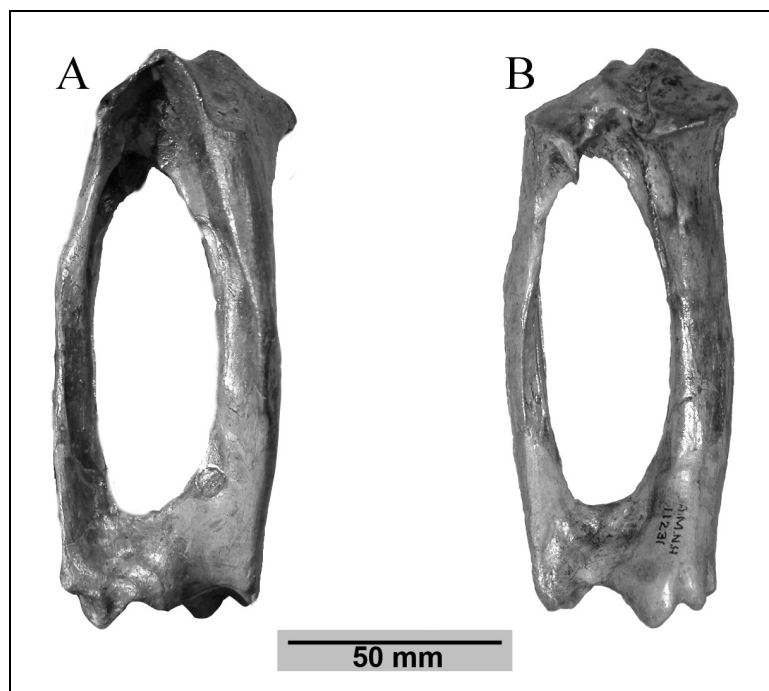


Fig. IV.14. Tibia-fíbula de *Eutatus seguini* AMNH 11231. A. Tibia-fíbula derecha, vista anterior. B. Tibia-fíbula izquierda, vista posterior.

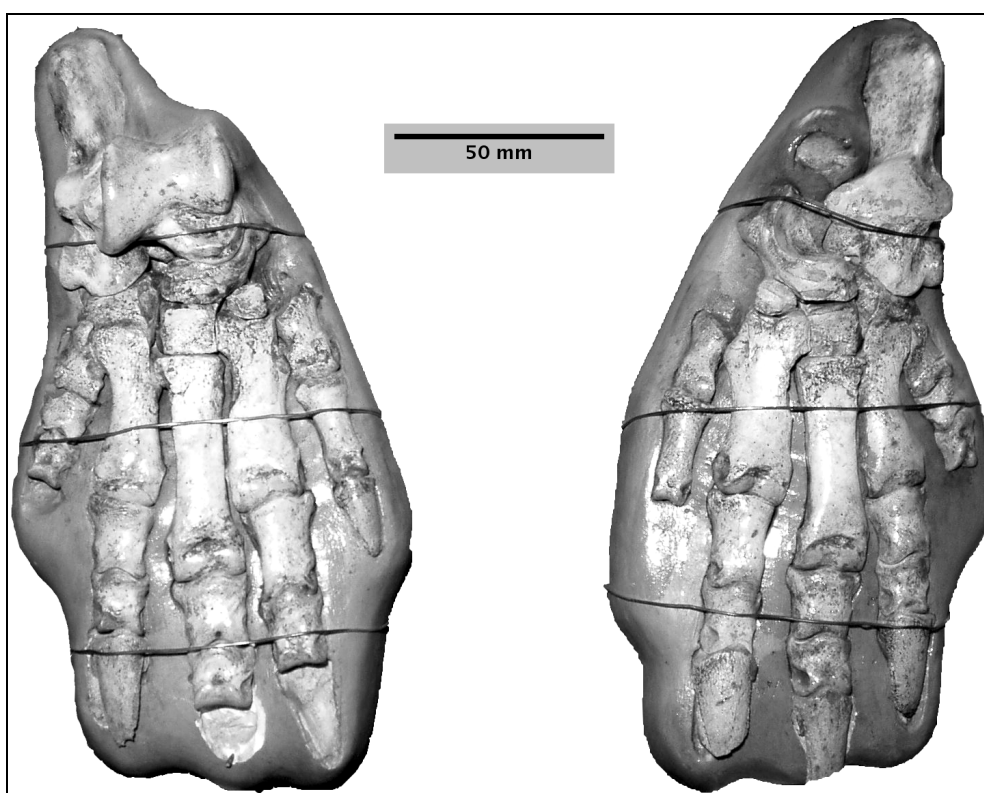


Fig. IV.15. Holotipo de *Eutatus seguini* MNHN-PAM 273, tarsales, metatarsales y falanges.

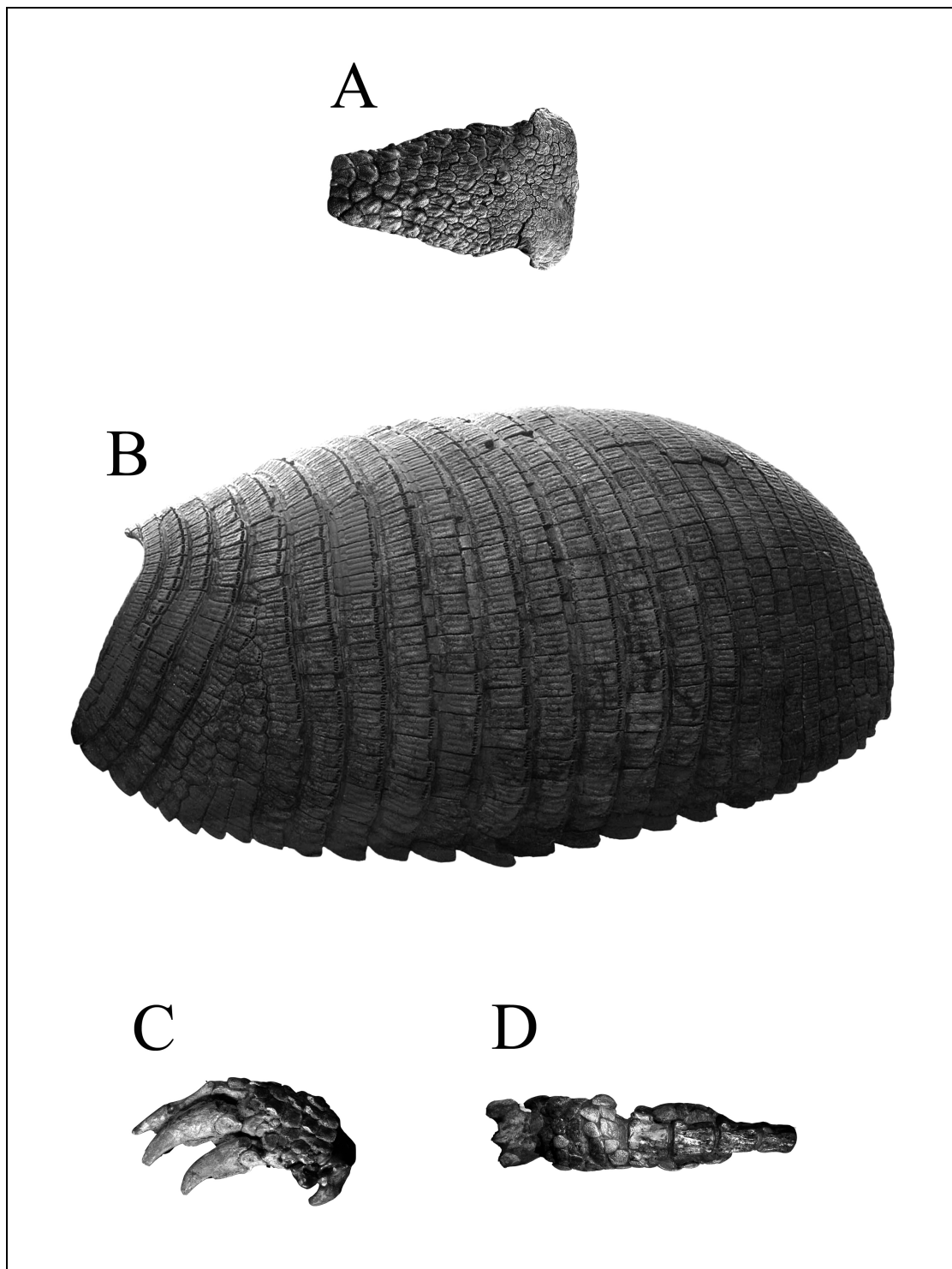


Fig. IV.16. A. Escudete cefálico de *Eutatus pascuali* MPV 50-64. B. Coraza dorsal *Eutatus pascuali* MPV 50-64. C. Osteodermos recubriendo el miembro anterior *Eutatus* MACN S/N. D. Osteodermos recubriendo las vertebrae caudales de *Eutatus seguini* AMNH 11231.

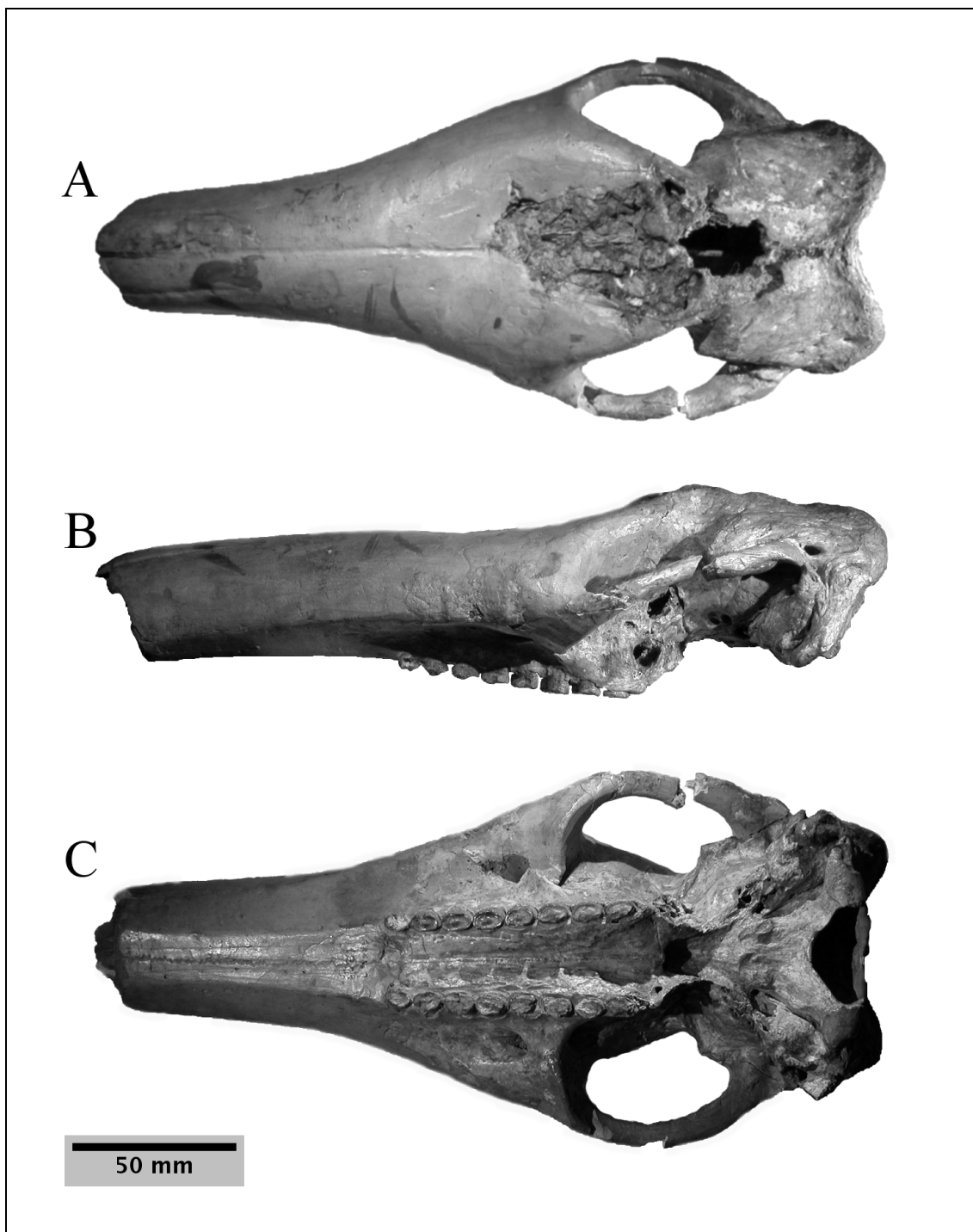


Fig. IV.17. Material tipo de *Eutatus brevis* AMNH 11231. A. Vista dorsal. B. Vista lateral. C. Vista palatal.

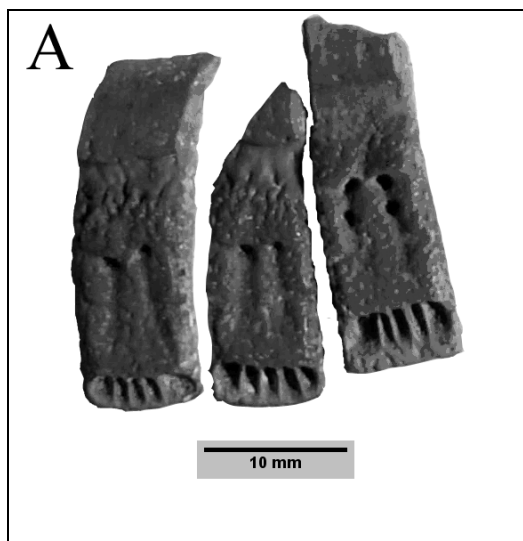


Fig. IV.18. A. Material tipo de *Eutatus minutus* MACN 1133-1140.

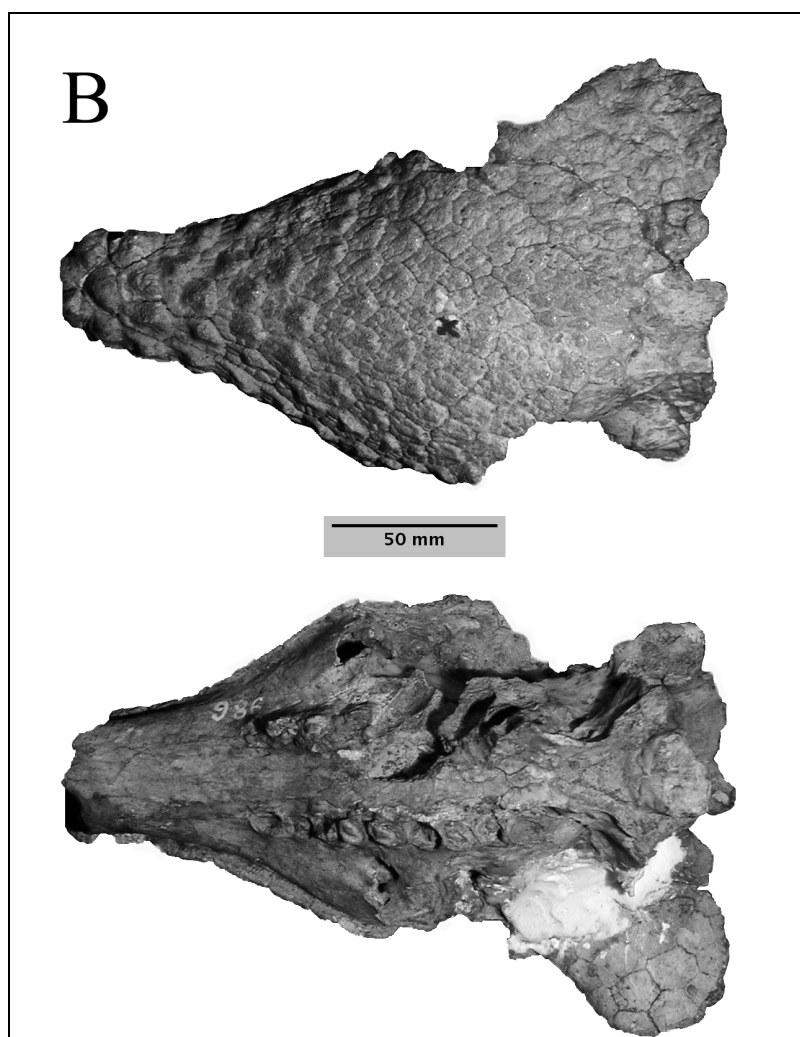


Fig. IV.18. B. Holotipo de *Eutatus ameghinoi* MACN 986.



Fig. IV.19. Osteoderms del escudo pélvico rotulados por F. Ameghino como *Eutatus punctatus* MLP 69-VIII-19-1.

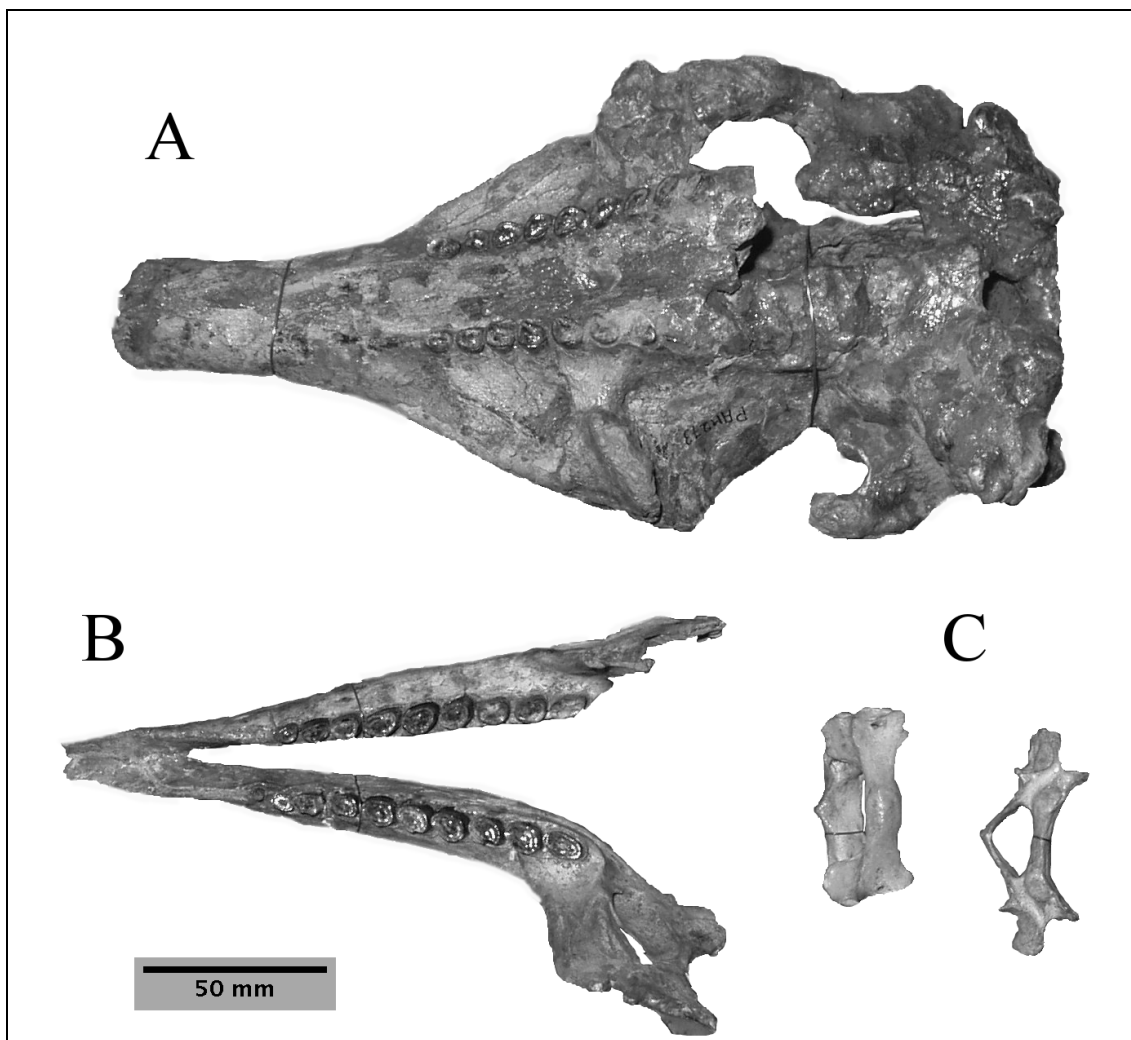


Fig. IV.20. Holotipo de *Eutatus seguini* MNHN-PAM 273. A. Cráneo. B. Mandíbula vista dorsal. C. Vértebras cervicales.

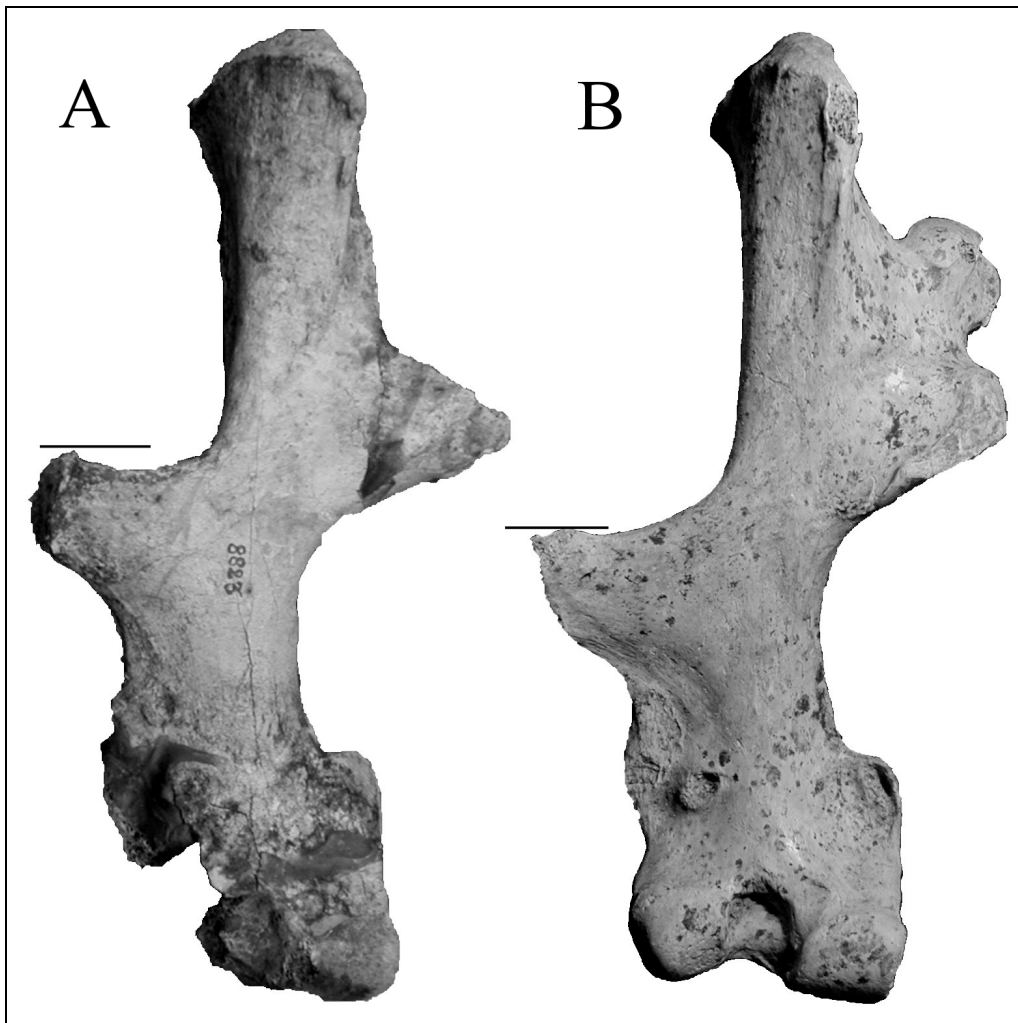


Fig. IV.21. A. Fémur de *Eutatus pasquali* MACN 8823. B. Fémur de *Eutatus seguini* MACN 2436.

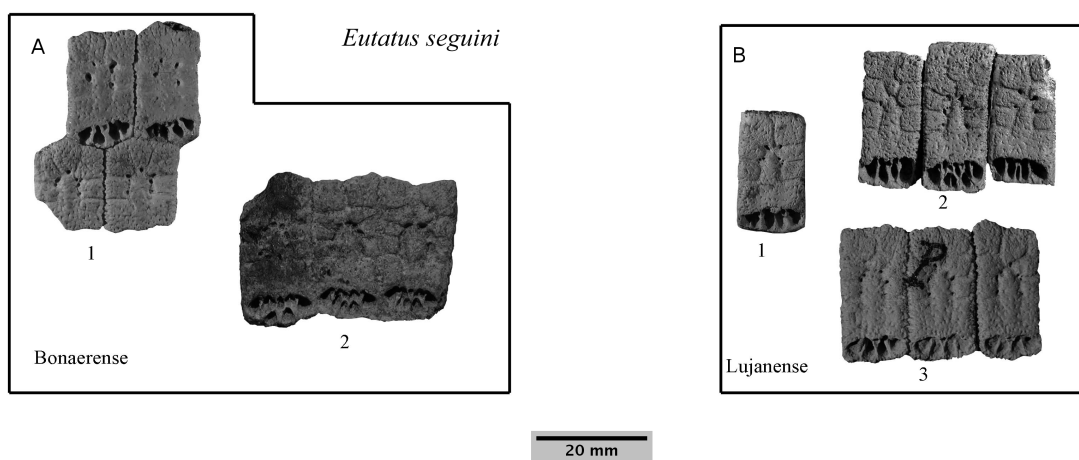


Fig. IV.22. Osteodermos del escudo pélvico de *Eutatus seguini*. A. (1)MLF 454, (2) IFG 1179. B. (1-2) MLP 00-VIII-5-1, (3) MLP 69-VIII-19-1.



Fig. IV.23. Holotipo de *Eutatus pascuali* MMP S171.

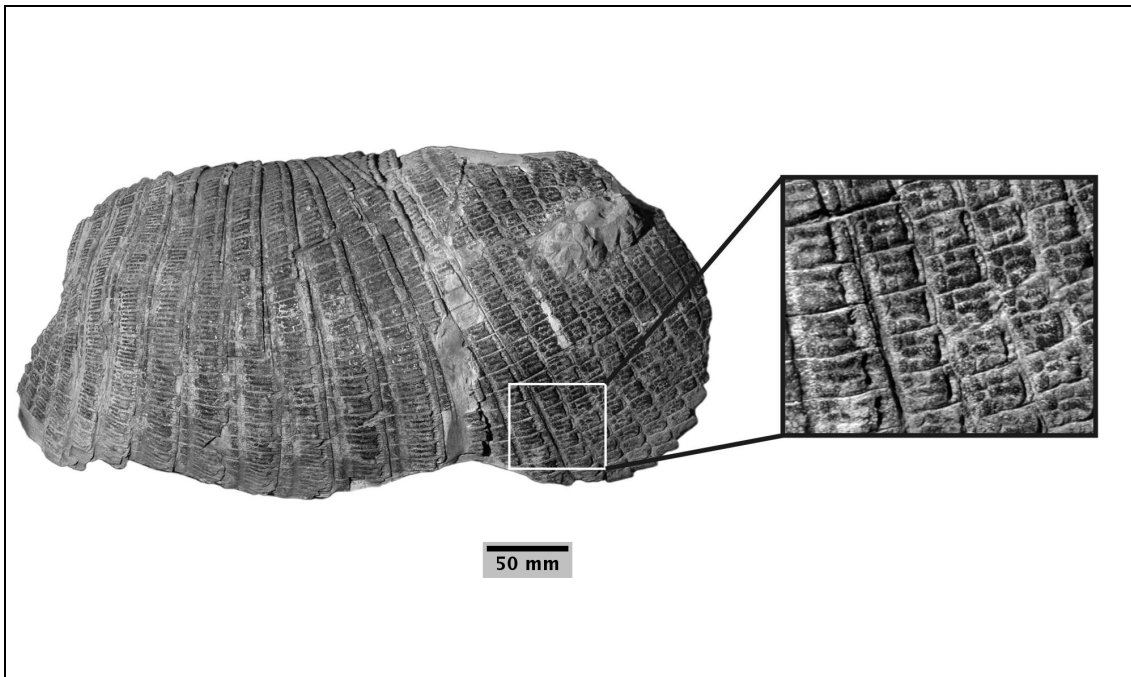


Fig. IV.24. A. Paratipo de *Eutatus pascuali* IFG 73.

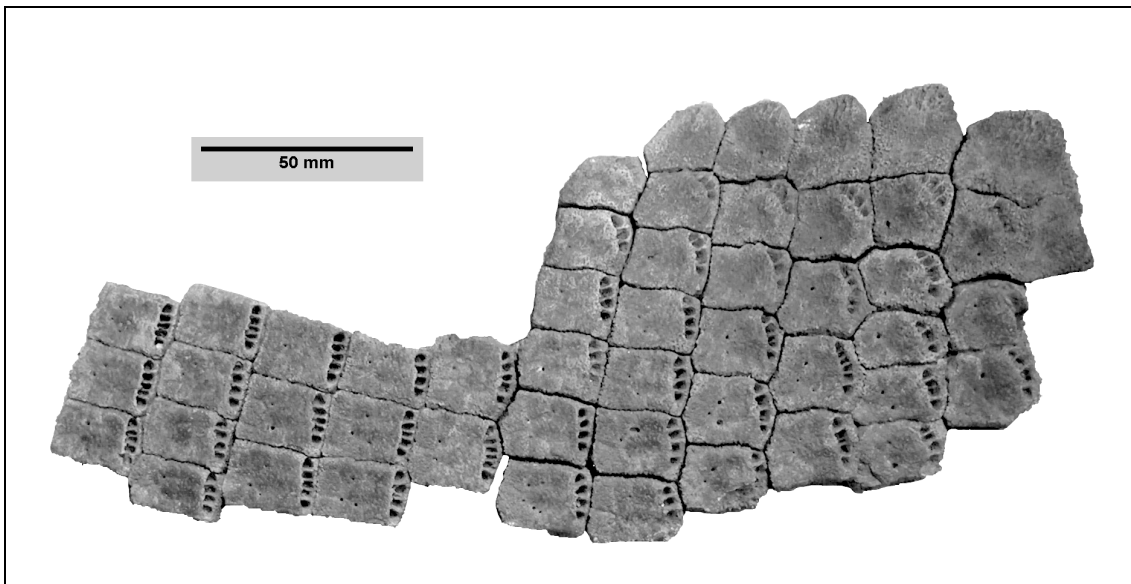


Fig. IV.24. B. Fragmento de escudo pélvico de *Eutatus pascuali* IFG 131.

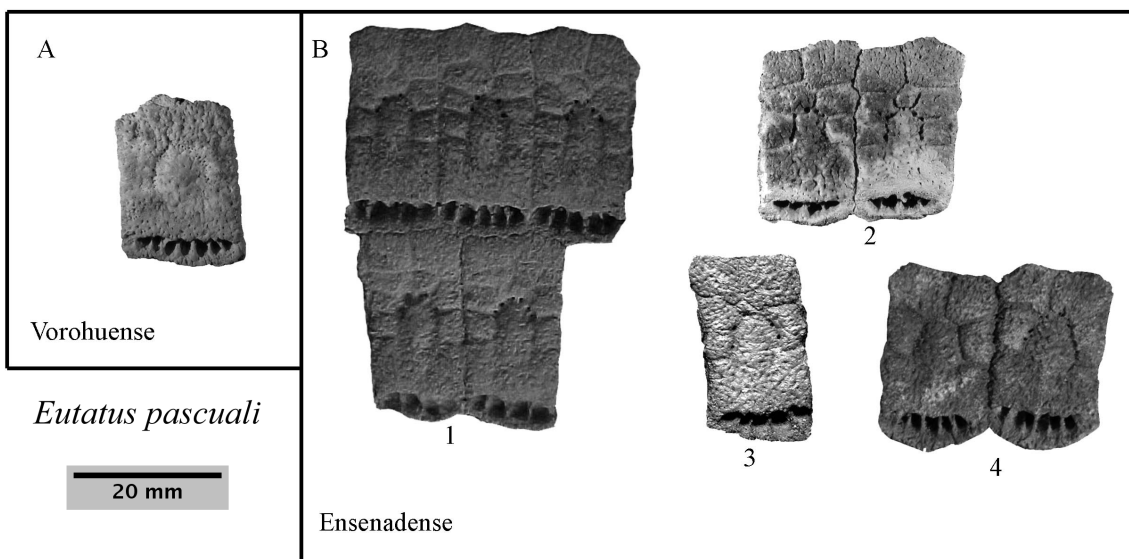


Fig. IV.25. Osteoderms del escudo pélvico de *Eutatus pascuali*. A. MLP 70-III-10-2. B. (1) MMP S171, (2) MMP 1212, (3) MLP 69-IX-5-3. (4) MACN 5238.

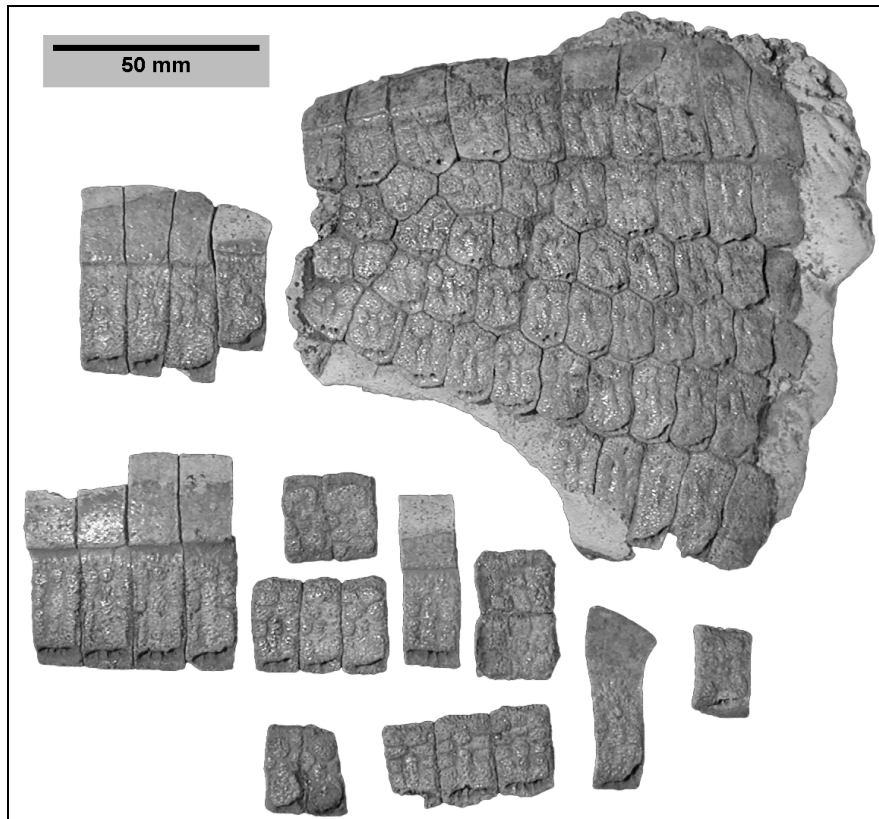


Fig. IV.26. Holotipo de *Eutatus* n.sp. MLP 95-X-2-1, pseudoescudo escapular y osteodermos móviles.



Fig. IV.27. Holotipo de *Eutatus* n.sp. MLP 95-X-2-1, osteodermos del escudo pélvico.



Fig. IV.28. Holotipo de *Chasicotatus ameghinoi* MLP 76-VI-12-11.

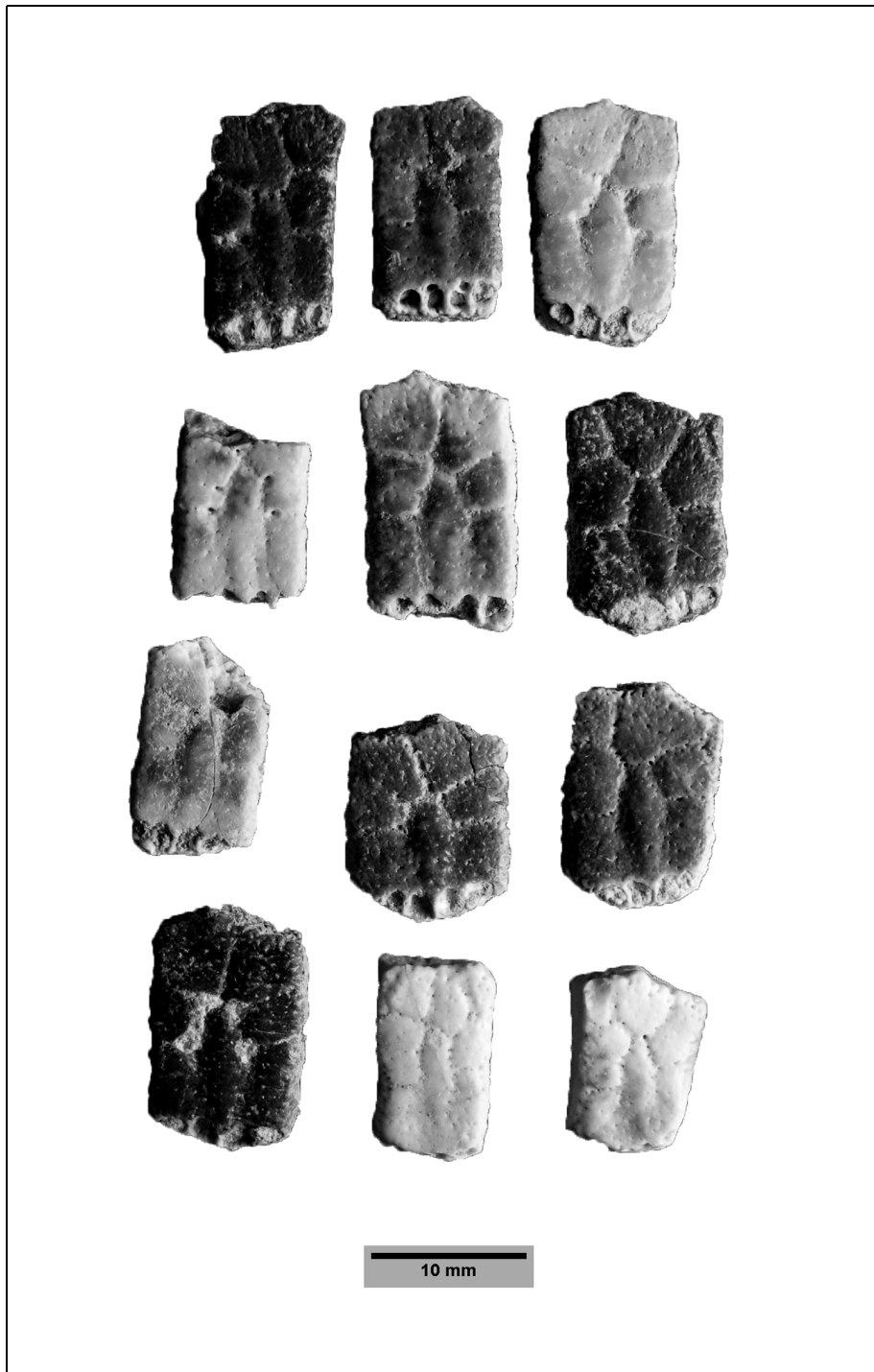


Fig. IV.29. Holotipo de *Chasicotatus* n.sp. 1 PVL 3212, osteodermos del escudo pélvico.

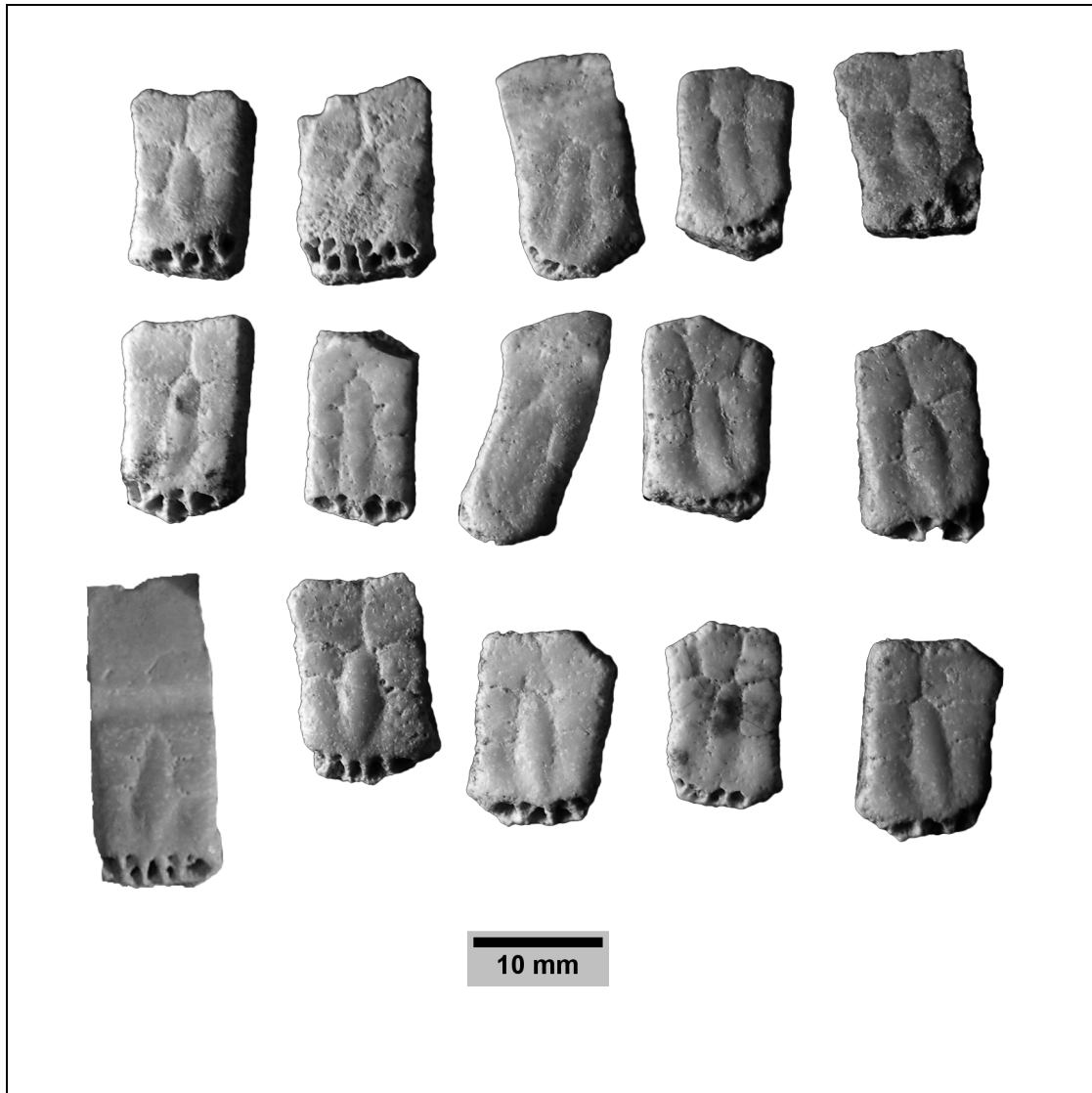


Fig. IV.30. Holotipo de *Chasicotatus peiranoi* PVL 4796, osteodermos del escudo pélvico.

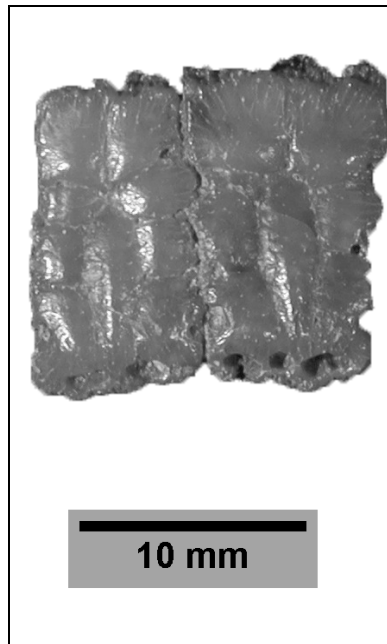


Fig. IV.31. Holotipo de *Chasicotatus* n.sp. 2, MLP 69-VIII-4-5.

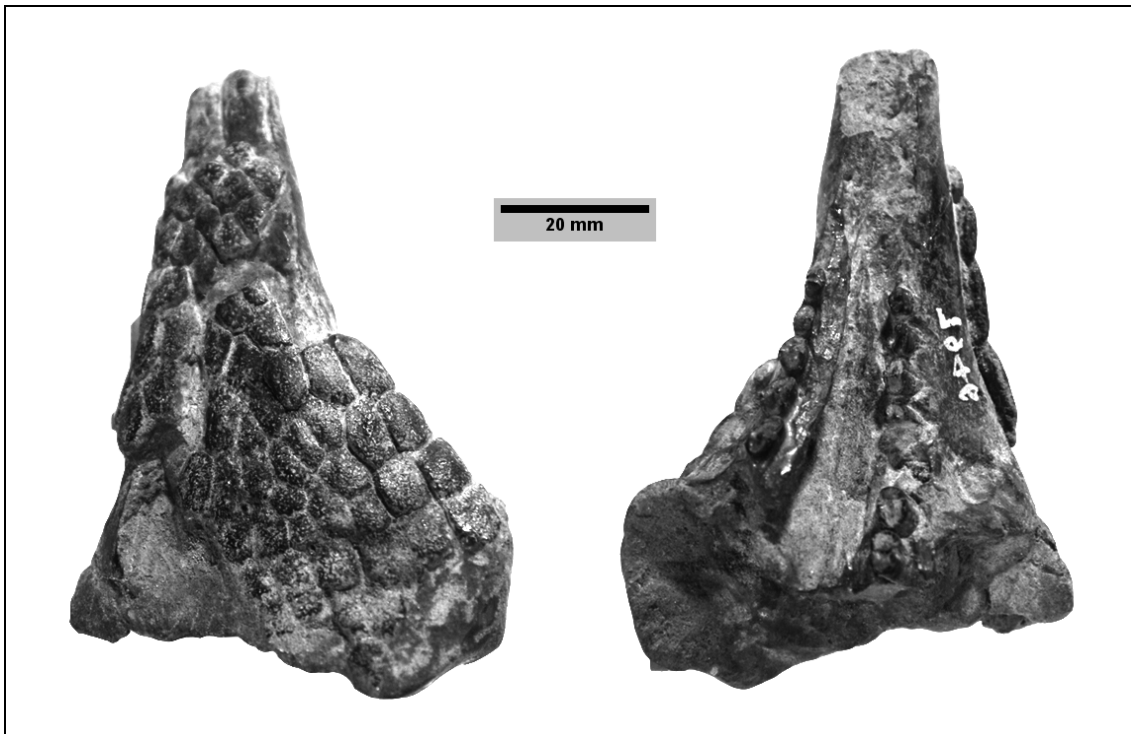


Fig. IV.32. Paralectotipo de *Doellotatus inornatus* MACN 7946.



Fig. IV.33. Lectotipo de *Doellotatus inornatus* MACN 7945 figurado por Bordas (1933) pág. 609.

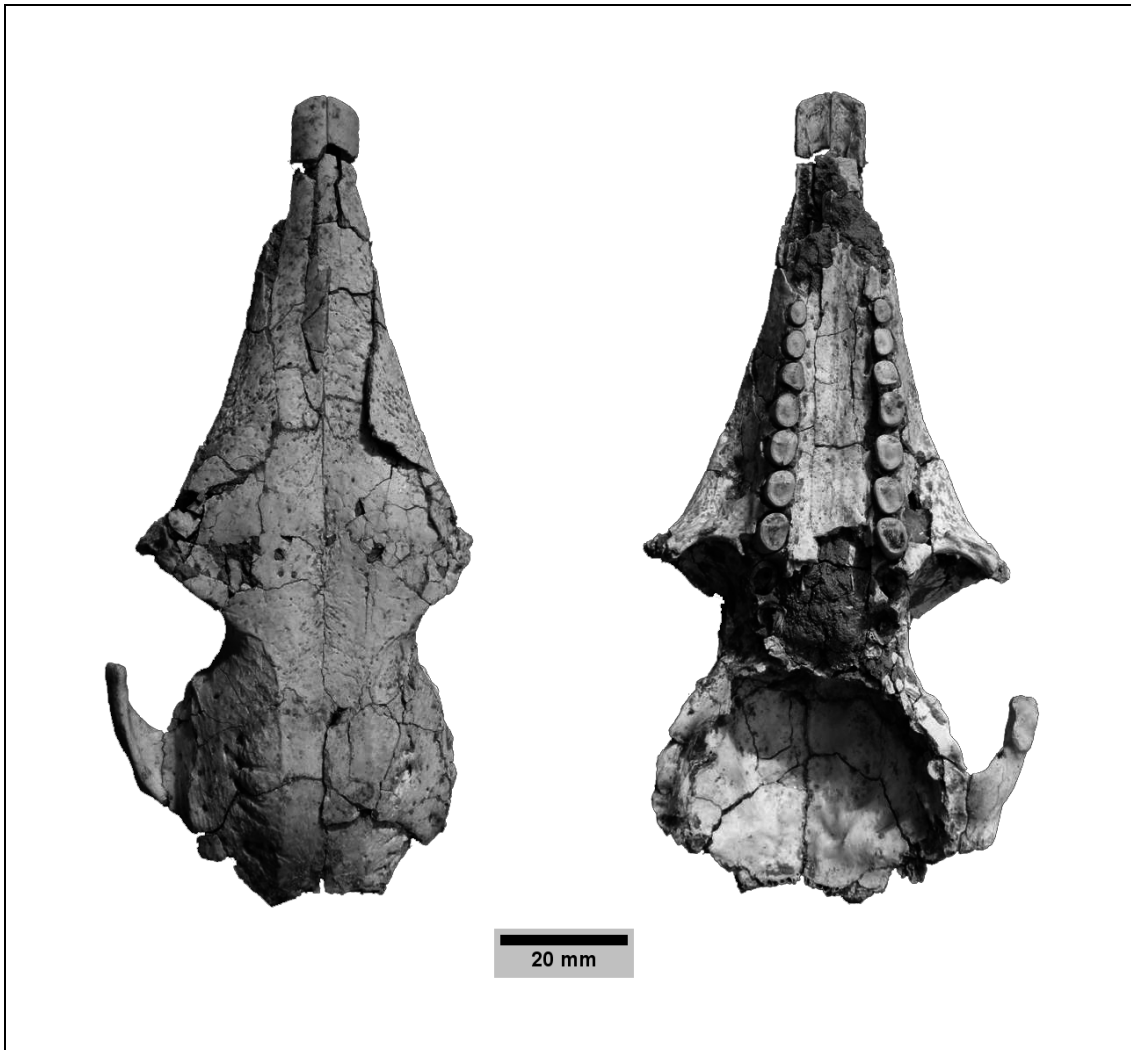


Fig. IV.34. Cráneo parcial de *Doellotatus* sp. MNHN 2207.

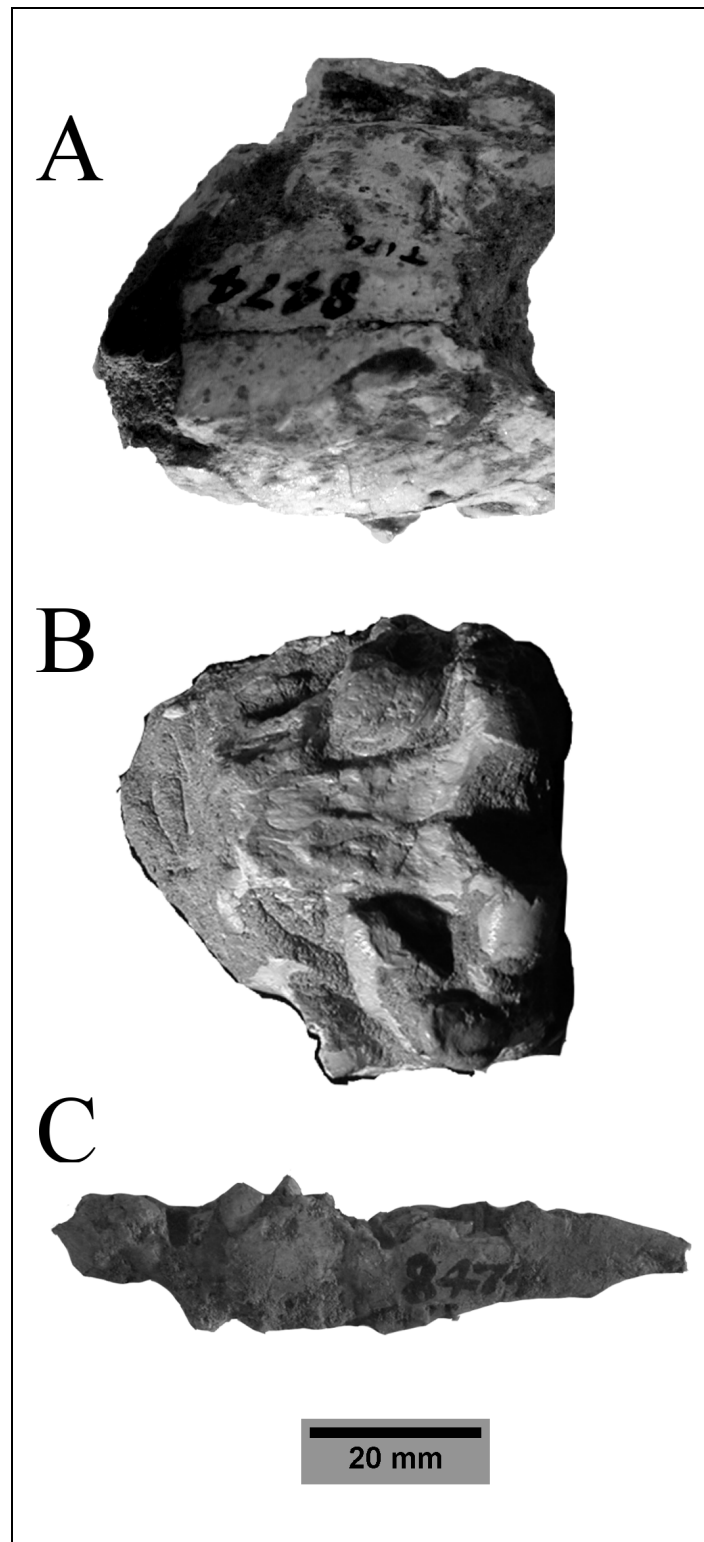


Fig. IV.35. Holotipo de *Doellotatus fibularis* MACN 8474. A. Vista dorsal de fragmento de cráneo. B. Vista ventral de fragmento de cráneo. C. Rama mandibular incompleta.

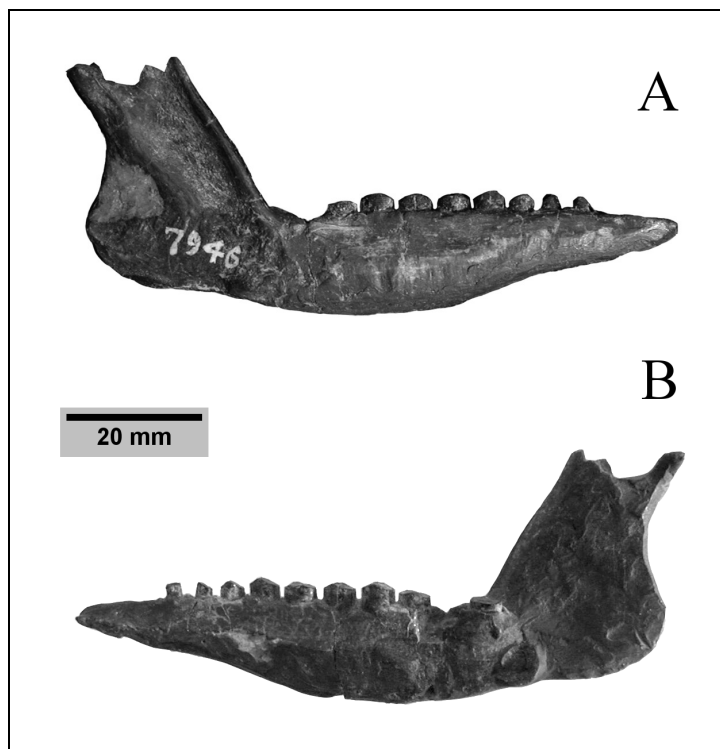


Fig. IV.36. Paralectotipo de *Doellotatus inornatus* MACN 7946. A. Hemimandíbula derecha, vista externa. B. Hemimandíbula derecha, vista interna.



Fig. IV.37. Húmero derecho de *Doellotatus* sp. MNHN 2207.

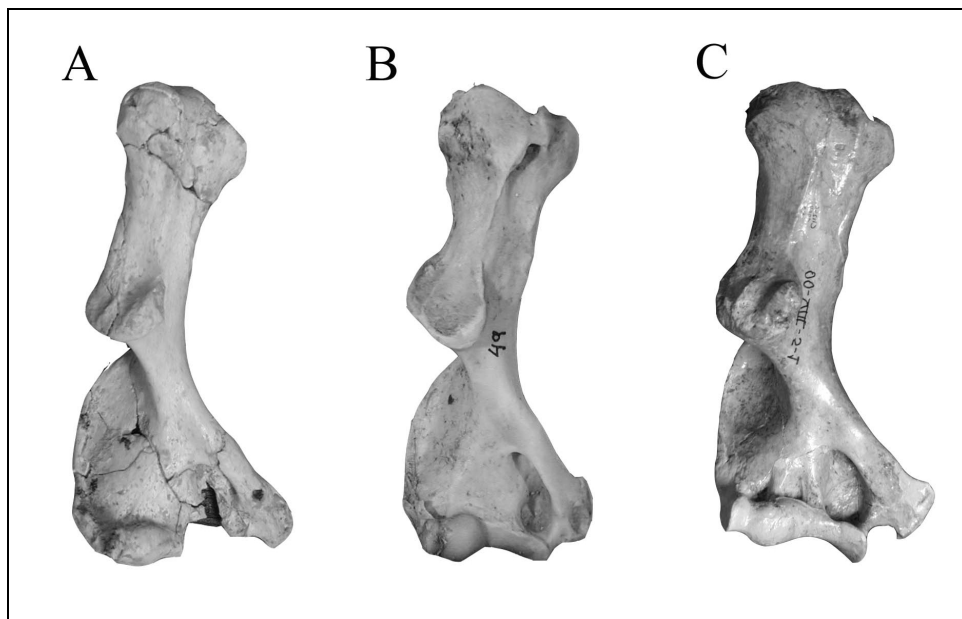


Fig. IV.38. Vista anterior de húmeros llevados a mismo tamaño. A. *Doellotatus* sp. B. *Chaetophractus villosus*. C. *Eutatus seguini*.

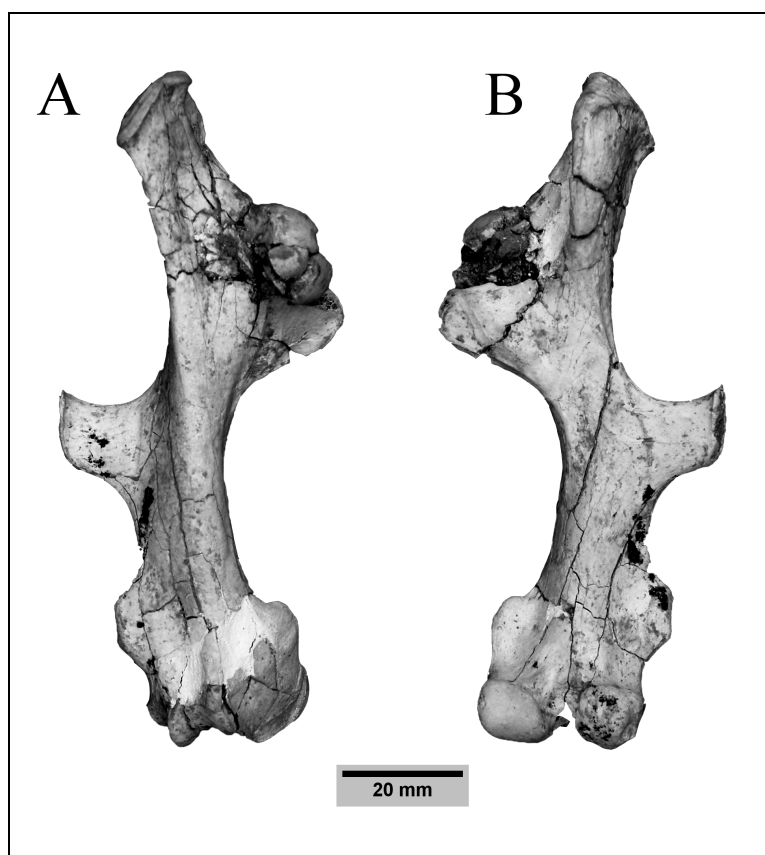


Fig. IV.39. Fémur derecho de *Doellotatus* sp. MNHN 2207. A. Vista anterior. B. Vista posterior.

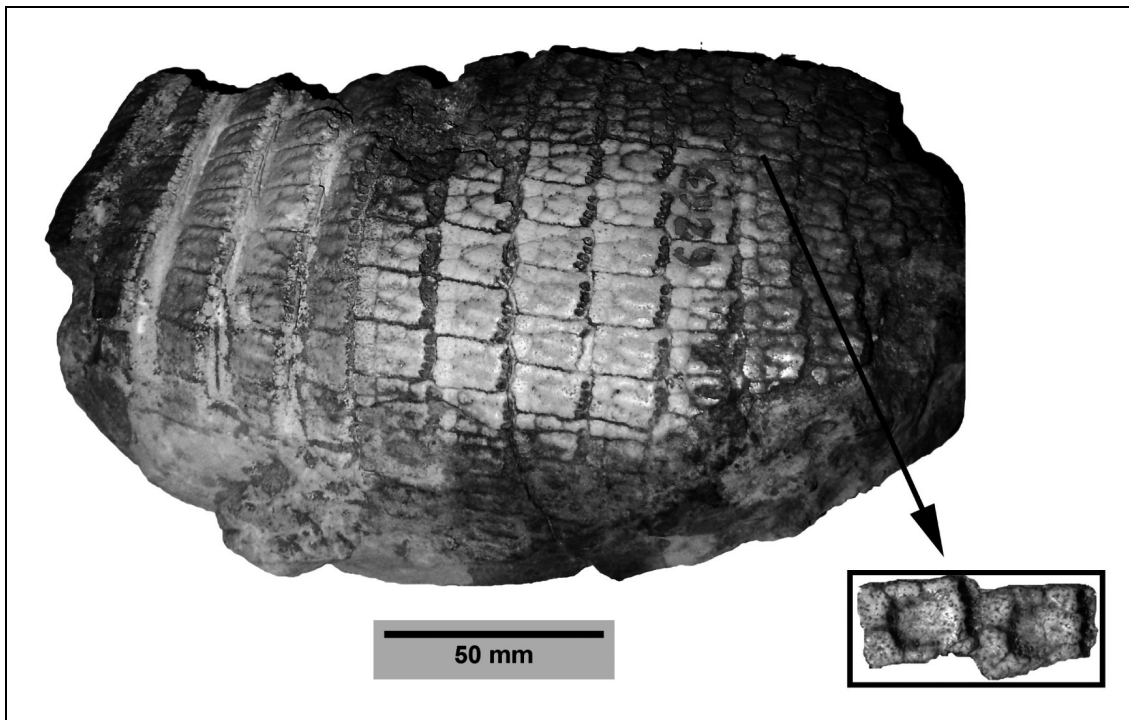


Fig. IV.40. Lectotipo de *Doellotatus chapadmalensis* MACN 6263.

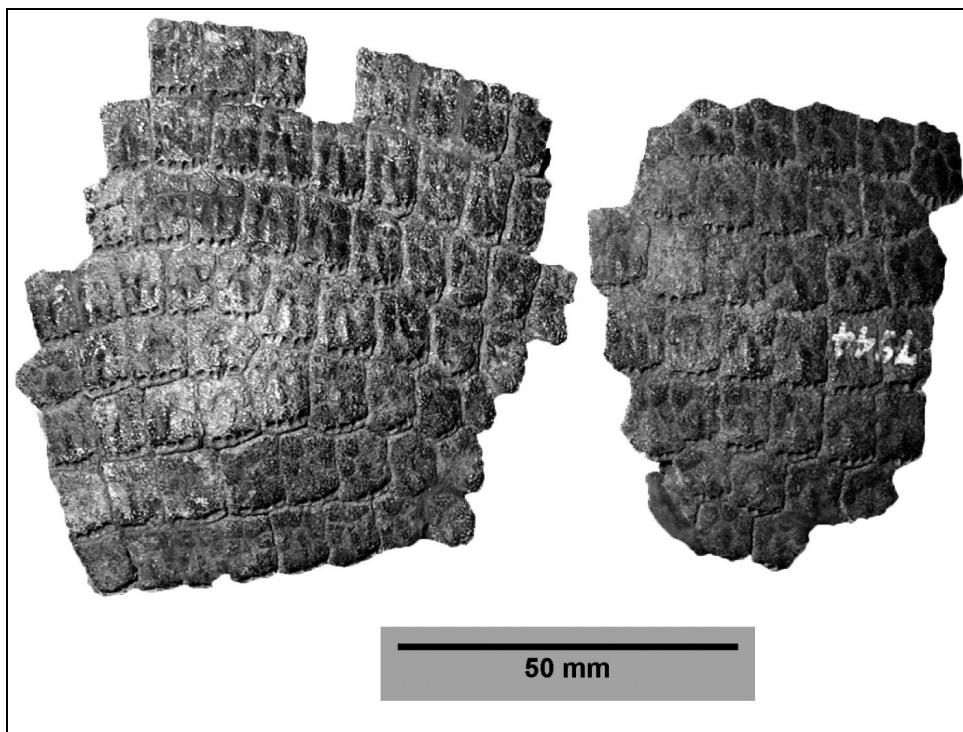


Fig. IV.41. Paralectotipo de *Doellotatus inornatus* MACN 7944.



Fig. IV.42. Holotipo de *Doellotatus praecursor* MACN 6356.

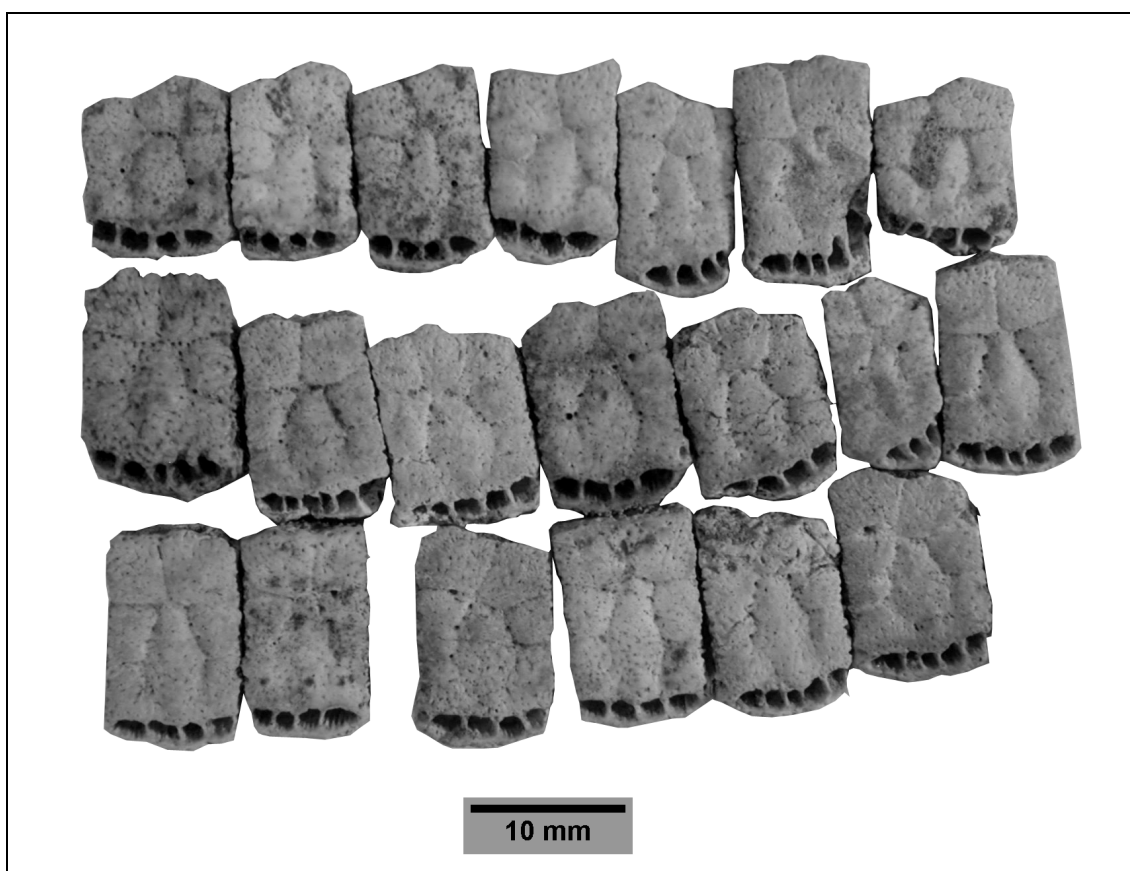


Fig. IV.43. Paralectotipo de *Doellotatus chapadmalensis* MACN 10021.
Propuesto en esta tesis como *Doellotatus* n. sp.

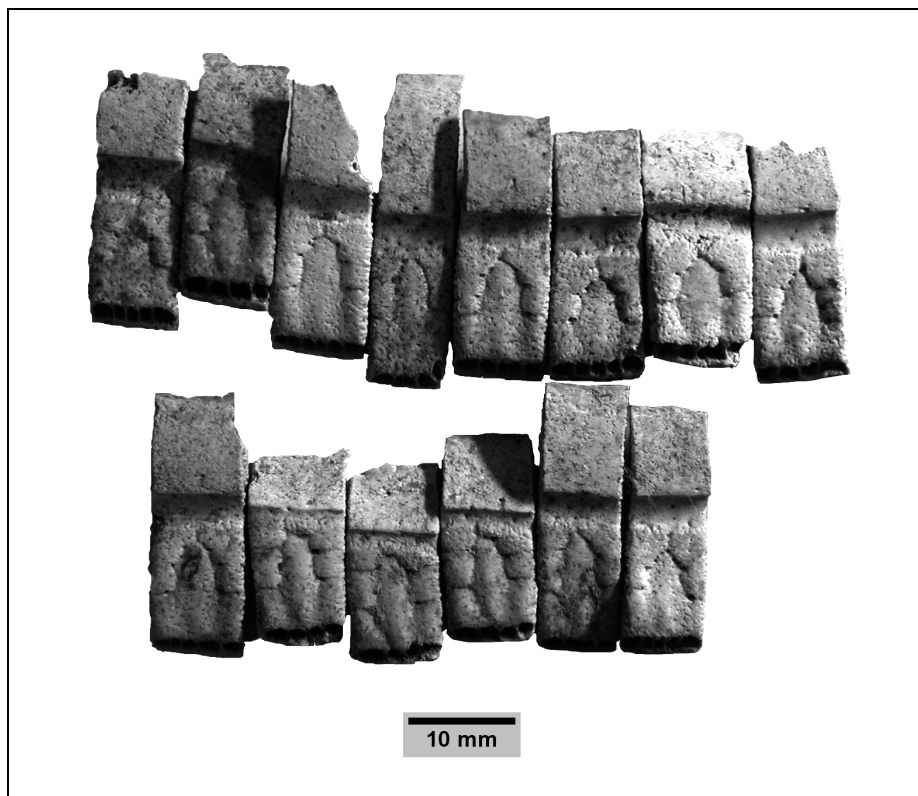


Fig. IV.44. Paralectotipo de *Doellotatus chapadmalensis* MACN 10021. Osteodermos móviles. Propuesta en esta tesis como *Doellotatus* n. sp.

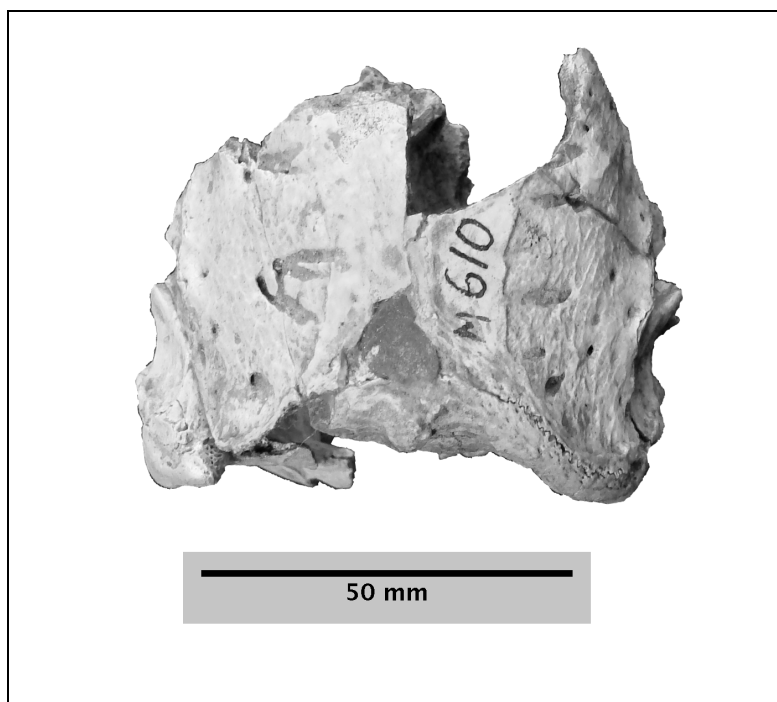


Fig. IV.45. Fragmento posterior de cráneo de *Ringueletia* n.sp. MMP 610.

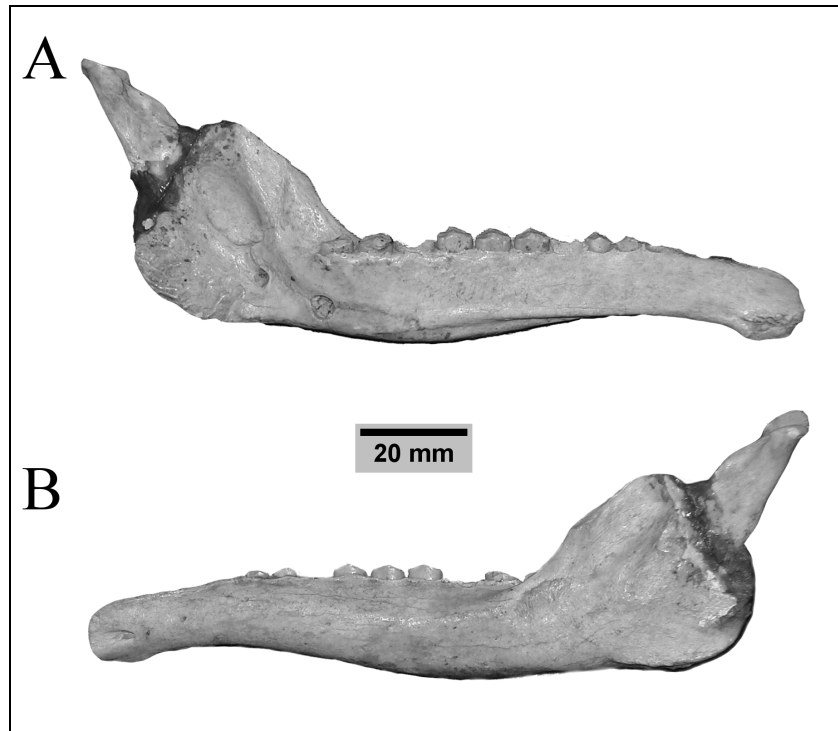


Fig. IV.46. Hemimandíbula izquierda de *Ringueletia n.sp.* MMP 610. A. Vista interna. B. Vista externa.

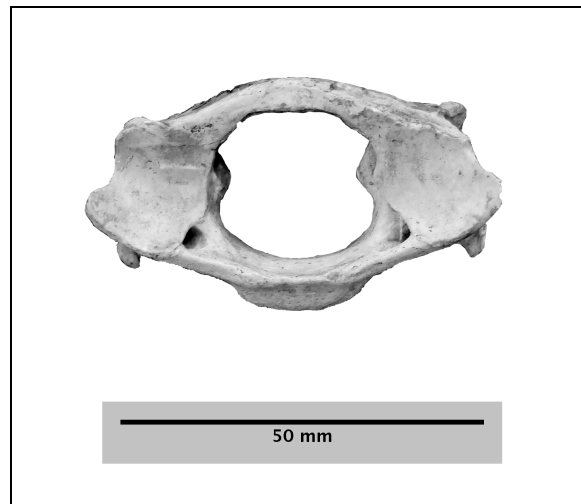


Fig. IV.47. Atlas de *Ringueletia n.sp.* MMP 610.

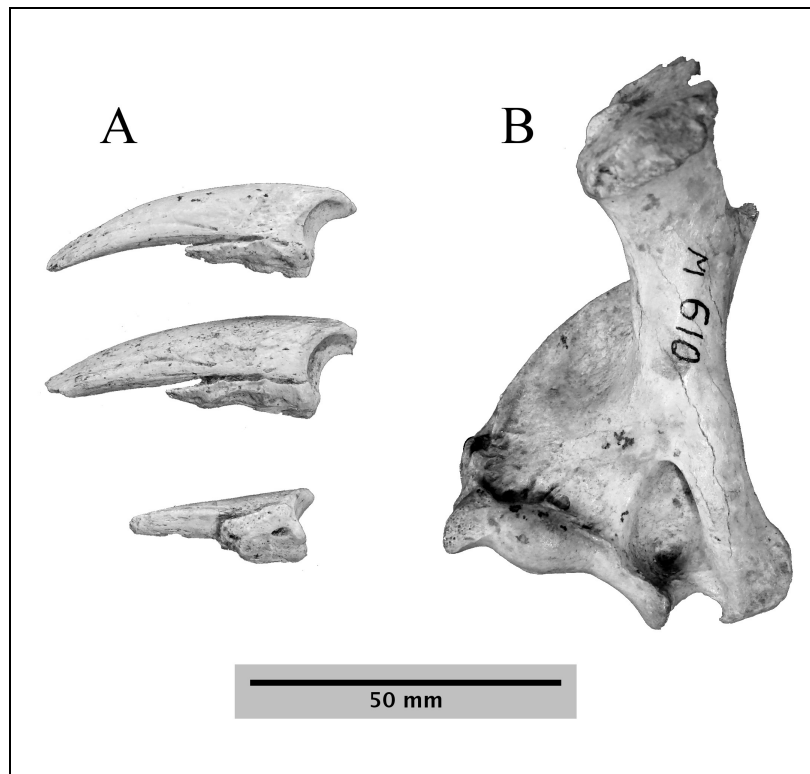


Fig. IV.48. Holotipo de *Ringuetia* n.sp. A. Falanges. B. Extremo distal de húmero derecho.

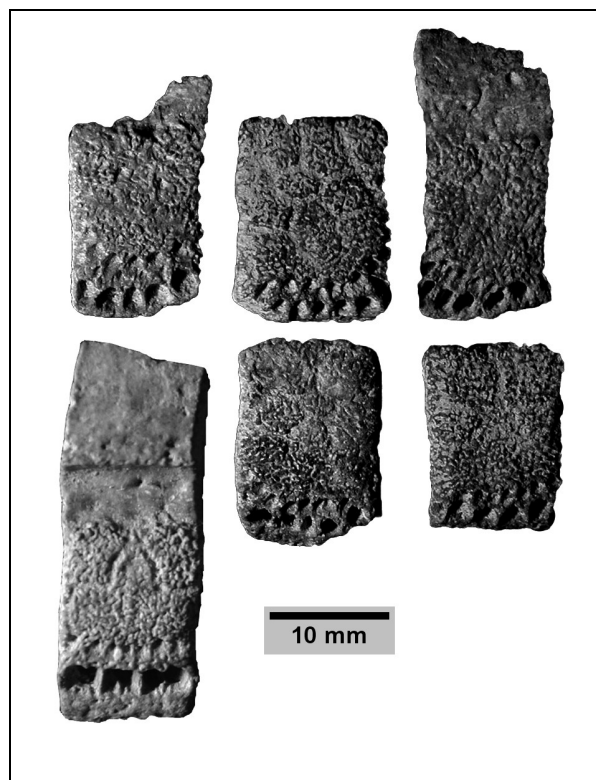


Fig. IV.49. Osteoderms del escudo pélvico de *Ringuetia simpsoni*.

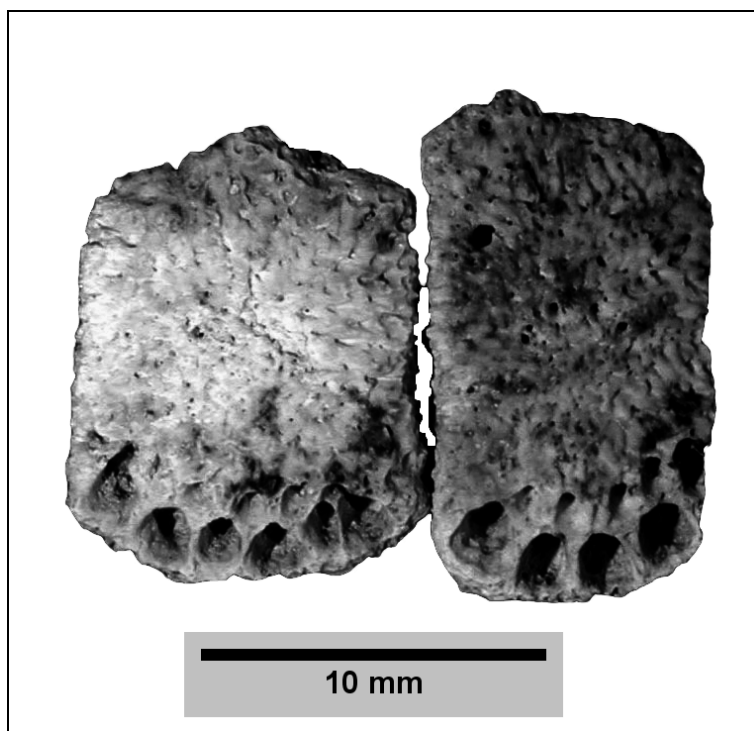


Fig. IV.50. Osteoderms del escudo pélvico de *Ringueletia* n.sp. MLP 52-X-4-59.

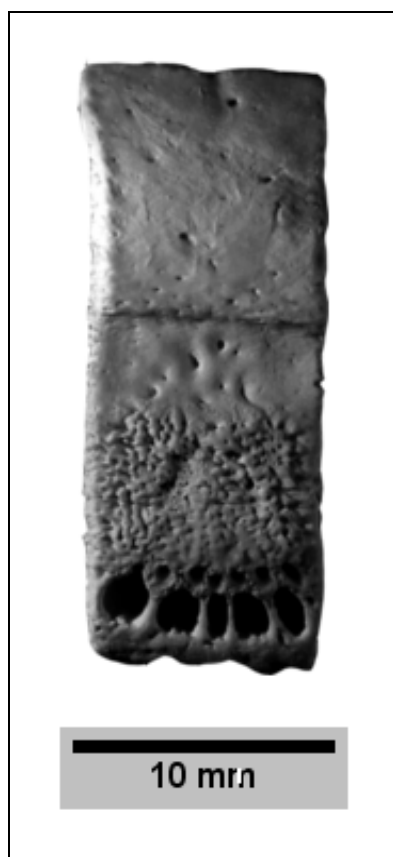


Fig. IV.51. Osteodermo móvil de *Ringueletia* n.sp. MLP 91-X-5-179.

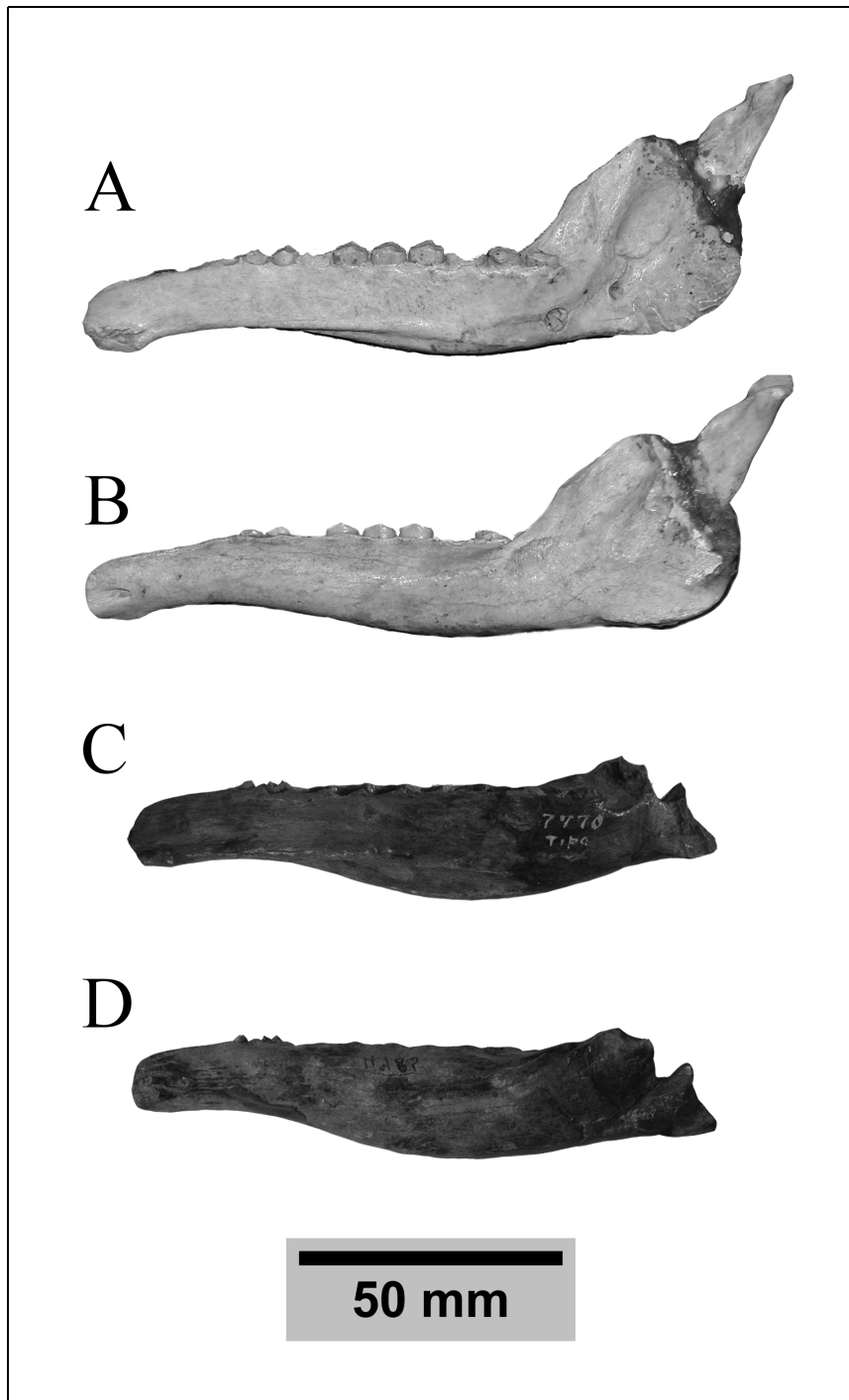


Fig. IV.52. A. Hemimandíbula de *Ringueletia* n.sp. vista interna. B. Hemimandíbula de *Ringueletia* n.sp. Vista externa. C. Holotipo de *Eutatus praepampaeus* vista interna. D. Holotipo de *Eutatus praepampaeus* vista externa. Todas con misma orientación.

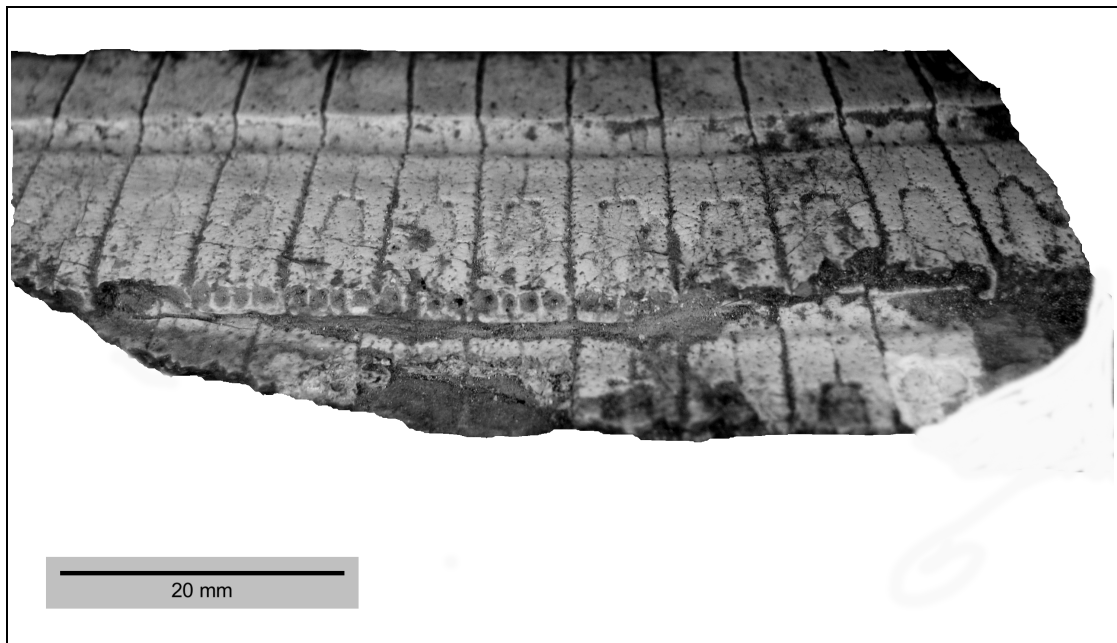


Fig. IV.53. Holotipo de Eutatini n.gen. n.sp. MLP 86-V-10-15. Osteodermos móviles.

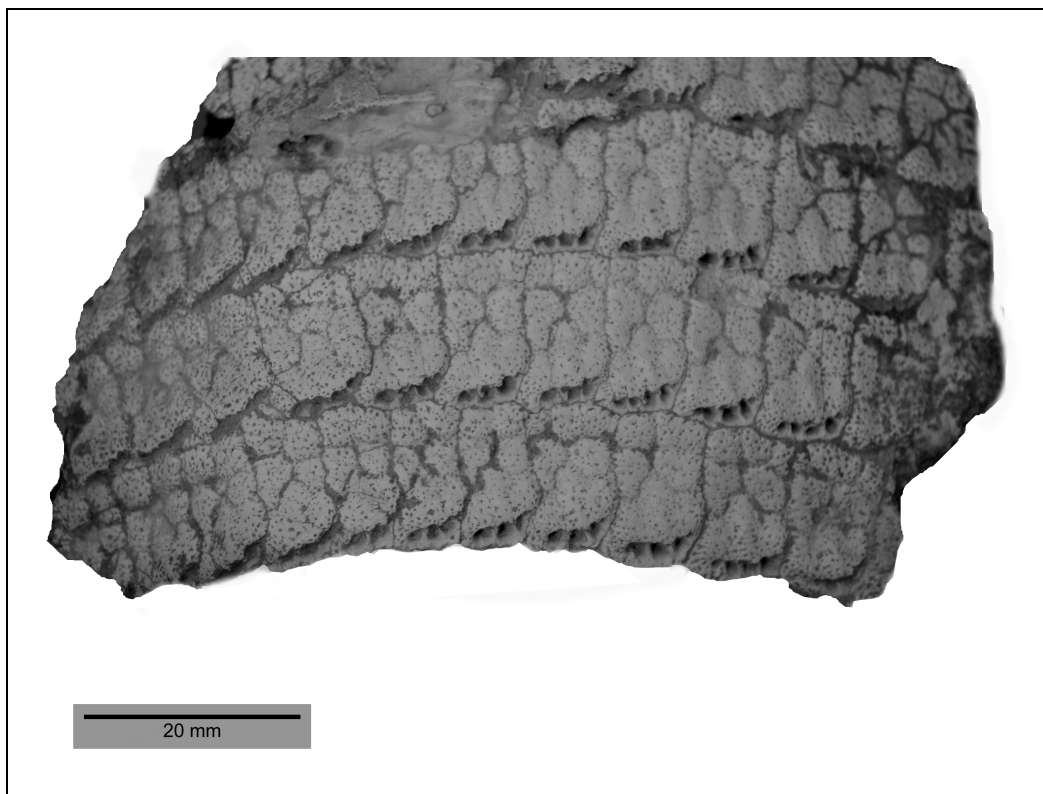


Fig. IV.54. Holotipo de Eutatini n.gen. n.sp. MLP 86-V-10-15. Osteodermos fijos.

Capítulo V. Paleohistología.

V. 1. Estudios histológicos y paleohistológicos de osteodermos de Dasypodidae

La presencia de osteodermos en distintos xenartros es una particularidad única entre los mamíferos. En el caso específico de los Cingulata los osteodermos aislados son los elementos que se preservan más frecuentemente en el registro fósil y sobre su morfología externa se han construido tradicionalmente la mayoría de los esquemas sistemáticos del grupo (e.g., Ameghino, 1897, 1902; Simpson, 1948; Scillato-Yané, 1980, 1982, 1986; Carlini y Scillato-Yané, 1996; Carlini et al., 2002a, b, c, 2004, 2005; Ciancio et al., 2005; Krmpotic y Scillato-Yané, 2004, Krmpotic et al., 2004, 2007a, 2009). En la década del 30, se realizan las primeras descripciones histológicas enfocadas al estudio de la morfología interna de esta singular estructura ósea (Cooper, 1930; Fernández, 1931). Este último autor efectúa los primeros estudios con osteodermos de la especie *Chaetopractus villosus*. En las siguientes décadas estos estudios fueron interrumpidos y se retomaron recientemente con los trabajos de Krmpotic et al. (2005, 2008) sobre *C. villosus*, así como de Hill (2006), Vickaryous y Hall (2006), Ciancio et al., (2007) sobre *Dasypus*.

Asimismo, Krmpotic et al. (2008), a partir de sus resultados y utilizando la información aportada por trabajos previos de Cooper (1930), Hill (2006) y Vickaryous y Hall (2006) sobre *Dasypus novemcinctus* (Dasypodidae,

Dasypodinae), y de Ciancio et al. (2007) sobre *Dasypus novemcinctus* y *Dasypus hybridus*, establecen las diferencias morfológicas que se observan entre las dos subfamilias más diversas de Dasypodidae (Euphractinae y Dasypodinae), las cuales filogenéticamente constituyen clados separados desde por lo menos hace unos 40 Ma atrás (v. Carlini et al. 2002 b, 2005).

El estudio histológico de los osteodermos de los Dasypodidae actuales permite profundizar, con un fundamento más completo, el análisis e interpretación de la morfología de los osteodermos de los dasipódidos fósiles (Krmptotic et al., 2005, 2008, 2009; Hill, 2006). El hecho de que ciertos tejidos blandos estén asociados con estructuras osteológicas definidas, ofrece una base sólida para la reconstrucción de los tejidos blandos en osteodermos de dasipódidos fósiles (Hill, 2004, 2006). De hecho, la orientación de las fibras de colágeno determina la orientación de los cristales de hidroxiapatita del tejido óseo (Scheyer y Sánchez-Villagra, 2007). Es justamente esta biomineralización (que se mantiene en el fósil) la que permite reconstruir la ubicación y características de los tejidos blandos asociados, que se han perdido durante el proceso de fosilización.

En el caso particular de la tribu Eutatini, se realizaron estudios paleohistológicos en varios ejemplares de los géneros de la tribu Eutatini: *Eutatus* (Krmptotic et al., 2007a,c, 2008, 2009), *Ringueletia* (Krmptotic et al., 2007b), *Sadypus* y *Meteutatus* (Ciancio y Carlini, 2007), *Doellotatus*, *Chasicotatus* y *Stenotatus*. Estos estudios permitieron reconocer el patrón morfológico interno de los osteodermos de los taxones citados, así como

establecer sus semejanzas y diferencias con los de otros taxones estudiados, sea de la propia tribu Eutatini como de otros grupos de Cingulata.

V.2. Caracterización histológica de los osteodermos de *Chaetophractus villosus*

Se realizaron estudios histológicos particularmente detallados de los osteodermos de *C. villosus*, un taxón de la tribu Euphractini. Los integrantes de esta tribu son los Dasypodidae vivientes más próximos a los Eutatini (Patterson y Pascual, 1968, Scillato-Yané, 1980, 1982, McKenna y Bell, 1997) por lo tanto, realizar un estudio histológico en *C. villosus* permite interpretar, de la manera más sólida posible, las estructuras óseas encontradas en los osteodermos de los eutatinos analizados.

Los osteodermos de *C. villosus* están constituidos por tejido óseo compacto, que en sección se disponen en tres zonas en sentido dorso-ventral (Fig. V.1). Las zonas dorsal (externa) y ventral (interna) son delgadas y presentan tejido óseo compacto regular, en el cual se pueden apreciar osteonas primarias y secundarias (Figs. V.2AB). En cambio, la zona media es más gruesa que las dos anteriores, ya que ocupa aproximadamente el 50% del grosor del osteoderma; presenta laminillas óseas dispuestas concéntricamente alrededor de grandes cavidades, y en varios sentidos en las zonas de confluencia entre ellas. En esas cavidades se alojan principalmente tejido adiposo, folículos pilosos, glándulas sudoríparas y glándulas sebáceas (Fig. V.1). Las glándulas sebáceas y sudoríparas se encuentran dentro de una

misma cavidad, la sebácea en posición dorsal y la sudorípara ventral (Fig. V.1 y V.3). Ambas desembocan en los forámenes de la cara expuesta del osteodermo por sendos conductos, pero a través de un único conducto óseo.

Hacia la parte posterior, se observan cavidades mayores que alojan los folículos pilosos (V.1 y V.4); éstas son de forma alargada y posición oblicua (proximoventral- posterodorsal). La porción proximal de estas cavidades llega en profundidad hasta el límite de la capa interna, y la más posterior se abre dorsalmente en el margen posterior del osteodermo, del cual emergen los pelos a través de cada uno de los forámenes pilíferos. Ocasionalmente, el folículo piloso está asociado con una glándula sebácea, y aún más raramente a una glándula sudorípara. Las cavidades en las cuales se alojan las glándulas están generalmente ubicadas anteriormente a las que alojan folículos pilosos; en cambio, las cavidades que no alojan glándulas ni folículos pilosos se encuentran ocupadas por tejido adiposo (Figs. V.1 y V.5). Todas las cavidades están conectadas por conductos transversales, los conductos de Volkman, los cuales alojan vasos y nervios (Fig. V.6). En la zona externa, se observan los conductos glandulares que desembocan en la superficie expuesta del osteodermo y también se advierten pequeños conductos por los que salen vasos y nervios hacia la superficie. En el espesor de esta zona, se encuentran delgadas haces de fibras de Sharpey, que se disponen en forma perpendicular al eje mayor del osteodermo.

En la zona interna se distinguen pequeños conductos por los cuales ingresan al osteodermo vasos y nervios (Fig.V.7) desde la dermis subyacente. Esta zona tiene mucho más colágeno que la externa, este se dispone en haces

gruesos de fibras de Sharpey que corren en sentido oblicuo al eje mayor del osteodermo.

Las áreas laterales de contacto entre osteodermos adyacentes poseen una superficie formada por numerosas proyecciones denticulares que se intercalan entre las de los osteodermos contiguos. Estas superficies están unidas entre sí por fibras de colágeno ancladas en ellos, que son más gruesas ventralmente. Además, en este punto es donde se disponen de forma más regular y semejante a la que poseen las fibras en el interior del osteodermo (fibras de Sharpey) (Fig.V.8).

V. 3. Morfología interna de distintos representantes de la tribu Eutatini

Como ya se mencionó previamente, a base de los estudio de osteodermos de dasipódidos actuales se pueden proponer homologías y realizar comparaciones e interpretaciones con las estructuras preservadas en los osteodermos de especies fósiles, permitiendo proponer hipótesis sobre los tejidos blandos que pudieron estar presentes en estos últimos (Fig.V.9).

En los osteodermos de los Eutatini se reconocen claramente las tres zonas descritas previamente en *C. villosus*; asimismo todos los géneros estudiados presentan un desarrollo importante de la zona media, la cual alcanza proporcionalmente su máximo espesor en los géneros *Ringueletia* y *Eutatus*. Entre los cingulados en los cuales se efectuaron estudios paleohistológicos, los que presentaron el mayor desarrollo de esta zona de

hueso trabecular fueron los gliptodontes en quienes la zona interna y externa son prácticamente indistinguibles (Fig. V.10).

Una zona media bien desarrollada está presente también en *C. villosus* (Euphractini), pero se encuentra pobremente desarrollada y sin cavidades para alojar tejido adiposo en los Dasypodinae, Vickaryous y Hall (2006), Hill (2006), Ciancio et al. (2007), y también evidenciado en los cortes llevados a cabo en esta tesis en osteodermos móviles y fijos de *Propaopus* y *Astegotherium* (Fig. V. 11AB y V.12). En este último género, se observa además, que los osteodermos móviles no poseen cavidades para alojar tejido adiposo en la tecla; en *Propaopus* y *Dasypus* en cambio, la tecla es la única región de los osteodermos que presenta una zona media de hueso trabecular (Fig. V. 11AB). Es importante señalar que las cavidades de ella son proporcionalmente de un tamaño menor que las homólogas de los géneros de eutatinos y euphractinos estudiados.

En los Eutatini se encuentran cavidades que se continúan en conductos que desembocan en los forámenes de la cara expuesta (Fig. V.9). Estas cavidades, de acuerdo a lo observado en los estudios histológicos en *C. villosus*, corresponderían a cisternas glandulares con sus respectivos conductos. Asimismo, es probable que hayan estado ocupadas por más de un tipo glandular, debido a que en repetidas ocasiones de una misma cisterna salen dos conductos. Esta disposición es muy semejante a la que observamos en *C. villosus*, donde las glándulas sudoríparas y sebáceas comparten una misma cavidad y desembocan por conductos separados, pero ambos conductos glandulares se unen en un único conducto óseo. Es importante

señalar que en representantes actuales se encontraron folículos pilosos asociados a dichas glándulas sólo en individuos adultos del género *Dasypus* (Cooper, 1930; Vickaryous y Hall, 2006 y Hill, 2006; Ciancio et al., 2007). Este último género muestra una estructura glandular muy distinta a la que presenta *C. villosus*. En *Dasypus* las cavidades glandulares tienen una morfología de saco irregular, con un conducto sumamente ancho. En *C. villosus*, en cambio, las cavidades glandulares son casi esféricas, con conductos óseos delgados y no hay folículos pilosos en estado postembrionario. Esta última morfología es la que presentan todos los géneros de Eutatini estudiados, por lo tanto, se infiere que no tenían folículos pilosos asociados a las cavidades glandulares y ,como ya se mencionó, que estas cámaras podrían haber estado ocupadas por glándulas sebáceas y sudoríparas juntas, con la única diferencia de presentar conductos óseos independientes o conjuntos.

Las cavidades de posición oblicua, comunicadas con los forámenes del margen posterior, en cambio, habrían estado ocupadas por folículos pilosos.

Las restantes cavidades sin salida al exterior se infiere que habrían alojado principalmente tejido adiposo. Por último las perforaciones que se observan tanto en la cara expuesta como en la cara ventral del osteodermo corresponderían a entrada y salida de haces neurovasculares, tal como se observa en *C. villosus*.

El hecho de que la estructura general de los osteodermos de los eutatinos sea muy similar a la que observamos en *C. villosus*, es coherente con la idea de que todos estos taxones se encuentran dentro de la subfamilia Euphractinae.

En los Eutatini se observa un mayor desarrollo del sistema pilífero que en los Euphractini, muy manifiesto en los géneros: *Eutatus* (Krmptotic et al., 2007 a,c, 2008, 2009), *Ringueletia* (Krmptotic et al., 2007b), *Sadypus* y *Meteutatus* (Ciancio y Carlini, 2007), *Doellotatus* y *Stenotatus*.

V.4. Morfología interna de los osteodermos de las distintas especies de *Eutatus*

Eutatus seguini

En esta especie los osteodermos móviles presentan las zonas interna y externa menos desarrolladas que *E. pacuali* y *E. n. sp.* La zona media presenta un espesor proporcionalmente mayor que las restantes especies del género. A diferencia de lo observado en los osteodermos móviles de *E. pascuali* y *E. n. sp.*, se evidenciaron cámaras glandulares bien desarrolladas, con un solo conducto y hasta dos cámaras glandulares por plano de desgaste. Los folículos pilosos se extienden anteriormente más allá de la mitad posterior de la zona ornamentada del osteoderma. Ocupan un volumen mayor que en las restantes especies del género, y su gran desarrollo produce que la cara ventral del osteoderma conforme una prominencia transversal (Fig. V.13).

Los osteodermos fijos presentan uno o dos conductos glandulares de la misma manera que *E. pascuali*, pero de mayor diámetro. Se han encontrado osteodermos con un máximo de tres niveles de cámaras glandulares (estas cámaras incluso pueden ser coalescentes y estar parcialmente fusionadas), las

cavidades para los folículos pilosos, ocupan proporcionalmente un volumen mayor que las presentes en *E. pascuali*, extendiéndose hacia delante más allá de la mitad posterior del osteodermo y determinando que la cara ventral del mismo conforme una prominencia transversal (de la misma manera que se describió en los osteodermos móviles) (Fig. V.14). Se llegaron a observar hasta cuatro folículos pilosos por plano de desgaste en esta especie (Fig. V.15).

En algunos ejemplares de *E. seguini* en la región de las figuras periféricas anteriores puede presentarse una hilera de forámenes de disposición transversal. En los cortes se observan que estos forámenes están comunicados con cavidades que posiblemente correspondan a cámaras glandulares. Resulta muy difícil tratar de especular a que tipo glandular podrían haber alojado, ya que hasta el momento no se han encontrado estructuras morfológicamente similares en osteodermos de individuos actuales (Fig. V.16).

Eutatus pascuali

En los osteodermos móviles de esta especie tanto la zona externa, como la interna, están bien desarrolladas. Se llegan a observar hasta dos folículos pilosos por plano longitudinal de desgaste. Dichos folículos pilosos se disponen anteriormente más allá de la mitad posterior de la zona ornamentada (de manera similar a las restantes especies del género), pero el volumen que ocupan los folículos pilosos es proporcionalmente menor que el de *E. seguini*. En los sucesivos planos de desgaste no se advirtieron cámaras glandulares (Fig. V.17).

Los osteodermos fijos muestran cisternas glandulares bien desarrolladas, dispuestas hasta en dos niveles, con conductos delgados en número de uno o dos, las cavidades para los folículos pilosos tienen una extensión limitada a la parte media-posterior del osteodermo y ocupan un volumen mucho menor que en *E. seguini* (Fig. V.18).

Eutatus n. sp.

Los osteodermos móviles de esta especie presentan una morfología interna caracterizada por la presencia de folículos pilosos bien desarrollados hasta tres por plano de desgaste. Dichos folículos, del mismo modo que sucede en *E. seguini* y *E. pascuali*, se disponen anteriormente más allá de la mitad posterior del osteodermo. No se evidencian cámaras glandulares (Fig. V. 19).

Los osteodermos fijos presentan una zona interna y externa de mayor espesor que las presentes en *E. seguini*. Poseen folículos pilosos que al igual que los presentes en *E. seguini* se extienden anteriormente más allá de la mitad posterior del osteodermo. Se observan hasta tres folículos pilosos superpuestos por plano de desgaste. No se observan cámaras glandulares en los sucesivos desgastes (Fig. V.20).

V.5. Morfología interna de los osteodermos de las distintas especies de *Chasicotatus*

Chasicotatus ameghinoi

La estructura interna de los osteodermos móviles se conoce sólo en esta especie, debido a que *Ch. n. sp. 1* y *Ch. peiranoi* poseen muy pocos osteodermos móviles completos y no fueron utilizados para cortes paleohistológicos, y a que los únicos restos de *Ch. n. sp. 2* que se conservan, son sólo osteodermos fijos.

Los osteodermos móviles de *Ch. ameghinoi* presentan una zona media poco desarrollada, menos que en las especies de *Doellotatus*, similar a *Stenotatus patagonicus* (Figs. V.21 y V.22). Las cavidades glandulares son sumamente pequeñas, menores que en las especies de *Doellotatus*, mucho menores que en *Stenotatus patagonicus*, nunca más de dos por plano de desgaste y con conductos delgados (Figs. V.21 y V.22A); las cavidades de los folículos pilosos (al igual que las cavidades glandulares) se encuentran en la mitad posterior de la parte ornamentada; la tecla posee una zona media provista de grandes cavidades para alojar tejido adiposo, y las capas externa e interna son gruesas.

Los osteodermos fijos de *Ch. ameghinoi* presentan cavidades glandulares de gran tamaño, mayores que las de *Ch. peiranoi*, pero menores que las de *Ch. n.sp. 1*, y mucho menores que en *Stenotatus patagonicus*; nunca más de dos por plano de desgaste y con conductos glandulares

delgados (Fig. V.22B y V.23). Las cavidades para los folículos pilosos están bien desarrolladas; la zona donde se alojan es de un espesor mayor que el del resto del osteodermo; se evidencia internamente que este aumento se debe a las grandes dimensiones de las cavidades que corresponden a los folículos pilosos y a un aumento en espesor de la capa externa.

Chasicotatus peiranoi

Los osteodermos fijos de *Ch. peiranoi*, presentan una zona interna y externa más desarrolladas que en *Ch. n. sp. 1*, similares a las de *Ch. ameghinoi* y una capa media más desarrollada que en las especies previamente mencionadas. Las cavidades glandulares son de un tamaño menor que en *Ch. ameghinoi* y mucho menor que en *Ch. n. sp. 1*, se encuentran dispuestas en la mitad superior del espesor de la capa media. En las zonas donde externamente se evidencia una segunda hilera de forámenes pilíferos, internamente se observa que ellos se encuentran divididos en todo su recorrido por un tabique óseo (Fig. V.24).

Chasicotatus n. sp 1

Internamente los osteodermos fijos, presentan las tres capas bien diferenciadas, siendo la interna y la externa más delgadas que en *Ch. ameghinoi* y *Ch. peiranoi*. Las cavidades glandulares son de gran tamaño,

mayores que las de *Ch. ameghinoi*; pueden incluso ocupar todo el espesor de la capa media llegando a contactar con la capa interna; existen hasta tres cavidades glandulares por corte (a diferencia de *Ch. ameghinoi* y *Ch. peiranoi* que sólo presentan dos); los conductos glandulares son más anchos que los de *Ch. ameghinoi* y *Ch. peiranoi* (Fig. V.25).

V.6. Morfología interna de los osteodermos de las distintas especies de *Doellotatus*

Doellotatus chapadmalensis

Los osteodermos móviles de esta especie se caracterizan por presentar un gran desarrollo glandular, se observaron hasta tres cámaras glandulares por plano de desgaste, con un conducto delgado cada una y en algunas se observa un doble conducto. Se encontraron hasta dos folículos pilosos superpuestos por plano de desgaste, los que se encuentran limitados a la mitad posterior de la zona ornamentada, al igual que *Doellotatus* n. sp., y a diferencia de la disposición de los folículos pilosos de las especies del género *Eutatus*. Las cámaras glandulares se disponen anteriormente y sobre los folículos pilosos (Fig. V.26).

Los osteodermos fijos presentan hasta tres cámaras glandulares por plano de desgaste las cuales pueden estar superpuestas a los folículos pilosos. Estas cámaras presentan uno o dos conductos al igual que las presentes en

Eutatus seguini, *Eutatus pascuali*, *Ringueletia* n. sp. y *Stenotatus patagonicus*.

En los sucesivos desgastes se evidenciaron hasta dos folículos pilosos superpuestos, siempre limitados a la mitad posterior del osteodermo.

Doellotatus n. sp.

Los osteodermos móviles de esta especie presentan internamente una zona media proporcionalmente más desarrollada que *D. chapadmalensis*, presentan hasta dos cavidades glandulares por plano de desgaste, siendo de este modo menos numerosas que en la especie anterior. Se observan hasta dos folículos pilosos superpuestos por plano de desgaste siempre limitados a la mitad posterior del osteodermo. Las cámaras glandulares se disponen anteriormente, o sobre los folículos pilosos (Fig. V.28).

Los osteodermos fijos de esta especie presentan internamente cámaras glandulares bien desarrolladas, menos numerosas y con un solo conducto. Se observan hasta tres folículos pilosos superpuestos y las cámaras glandulares se disponen anteriormente, o sobre los folículos pilosos (Fig. V.29).

V.7. Morfología interna de los osteodermos de *Ringueletia* n.sp.

Internamente sus osteodermos móviles presentan proporcionalmente una zona media más desarrolladas que la de *D. chapadmalensis*, *D.* n. sp. y *Chasicotatus ameghinoi* equivalente a la de las especies del género *Eutatus*.

Las cavidades glandulares son sumamente pequeñas, proporcionalmente menores que en todos los restantes eutatinos estudiados. Tiene una disposición sumamente superficial, un solo conducto y no se encuentra más de una cavidad por plano de desgaste. Los folículos pilosos se encuentran en un número máximo de dos por plano de desgaste, y se diferencian uno de otro por un tabique óseo bien conspicuo, delimitando el folículo piloso que abre en la hilera externa superior del que lo hace en la hilera externa inferior. Estos folículos se extienden anteriormente más allá de la mitad de la parte ornamentada al igual que en *Eutatus seguini* (Fig. V.30).

Los osteodermos fijos de esta especie presentan una zona media muy desarrollada, proporcionalmente similar al género *Eutatus* o incluso mayor (Fig. V. 31). Las cavidades glandulares son más pequeñas que en todos los restantes géneros, y pueden presentar uno o dos conductos y, al igual de lo que sucede en los osteodermos móviles, son sumamente superficiales. Presentan hasta tres folículos pilosos superpuestos por plano longitudinal de desgaste. Una particularidad de ésta especie es que, además de las cavidades glandulares típicas, presenta otras cavidades (posiblemente glandulares) también limitadas a la zona externa pero todavía más superficiales. Estas cavidades abren directamente sobre la cara expuesta, si bien se cree que podrían corresponder a cámaras glandulares no es posible especular que tipo de tejido glandular podrían haber alojado.

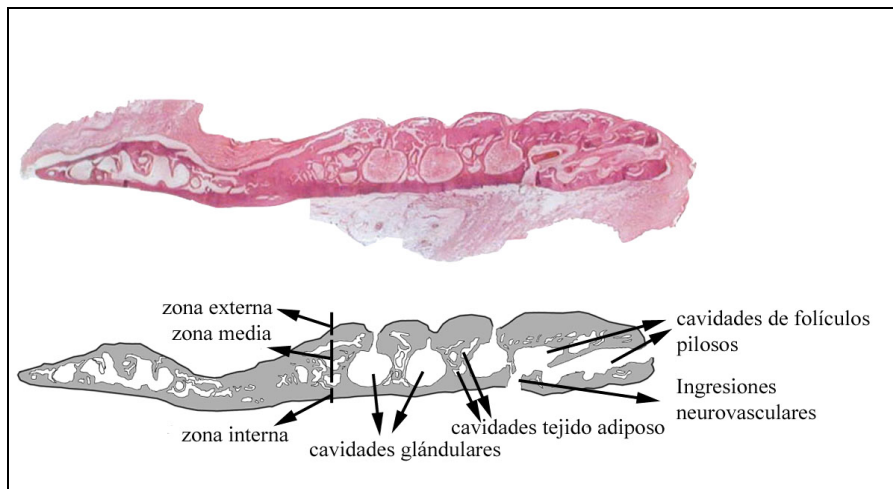


Fig. V.1. Sección longitudinal de un osteodermo móvil de *Chaetophractus villosus*.

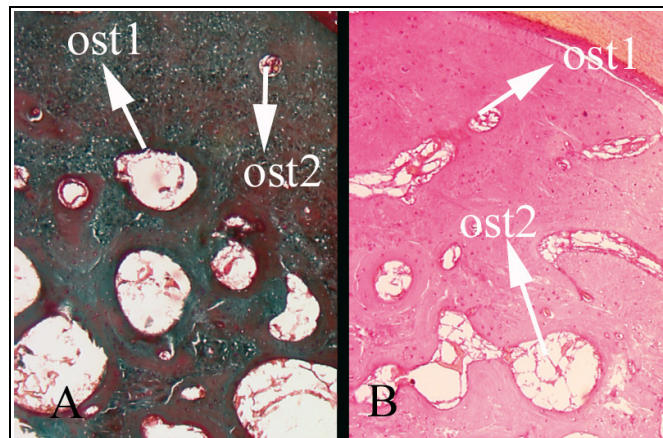


Fig. V.2. Detalle histológico de osteodermos del escudo pélvico de *Chaetophractus villosus* mostrando osteonas primarias y secundarias. A. Tricrómico 4x. B. H&E 4x, ost1, osteona primaria, ost2, osteona secundaria.

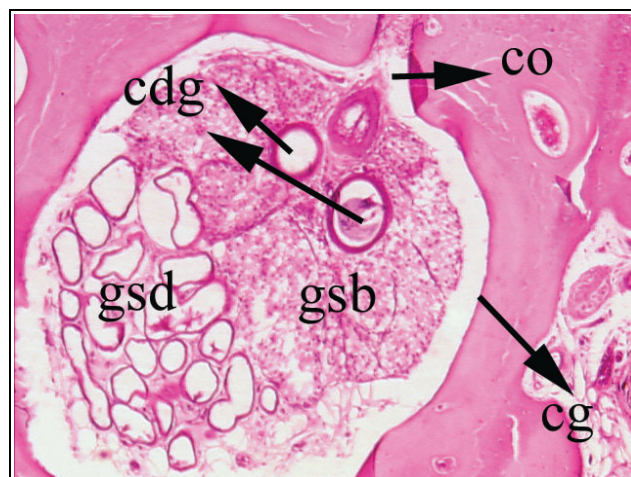


Fig. V.3. Detalle histológico de una cavidad glandular en un osteodermo móvil de *Chaetophractus villosus*, H&E 4x, cg, cavidad glandular, gsd, glándula sudorípara, gsb, glándula sebácea, cdg, conducto glandular, co, conducto óseo.

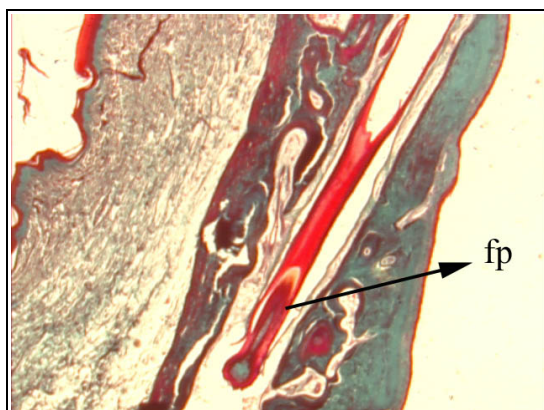


Fig. V.4. Detalle histológico de un folículo piloso de un osteodermo móvil de *Chaetophractus villosus*, tricrómico 1,25x, fp, folículo piloso.



Fig. V.5. Detalle histológico de un osteodermo móvil mostrando un cavidad adiposa llena de tejido adiposo, H&E 10x, ta, tejido adiposo.



Fig. V.6. Detalle histológico de la zona externa de un osteodermo del escudo pélvico de *Chaetophractus villosus* mostrando un canal de Volkman, H&E 4x, cv, conducto de Volkman.

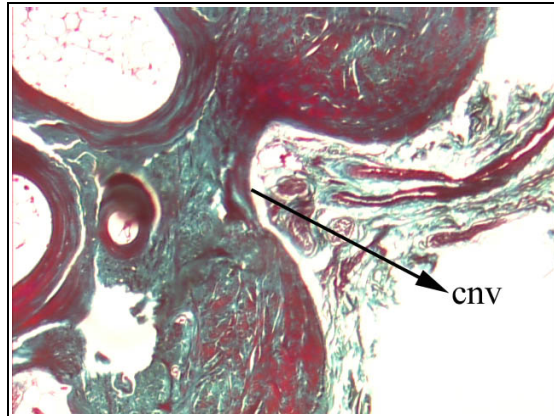


Fig. V.7. Detalle histológico de la zona interna de un osteodermo móvil de *Chaetophractus villosus*, mostrando una entrada neurovascular, tricromico 4x, cnv, conducto neurovascular.

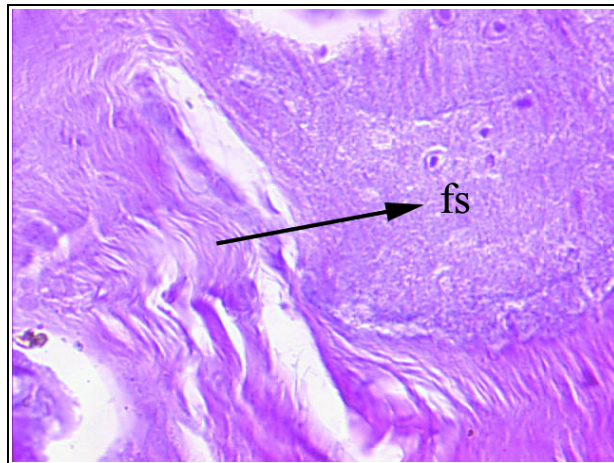


Fig. V.8. Detalle histológico mostrando fibras de sharpey entre dos osteodermos del escudo pélvico de *Chaetophractus villosus*, PAS 20x, fs, fibras de sharpey.

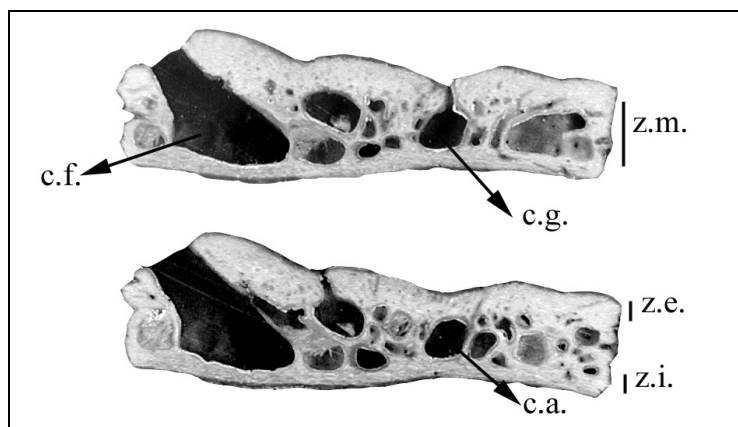


Fig. V.9. Estructura interna general de un osteodermo del escudo pélvico de un Eutatini, z.e., zona externa, z.m., zona media, z.i., zona interna, c.a., cavidad tejido adiposo, c.g., cavidad glandular, c.f., cavidad de folículo piloso.

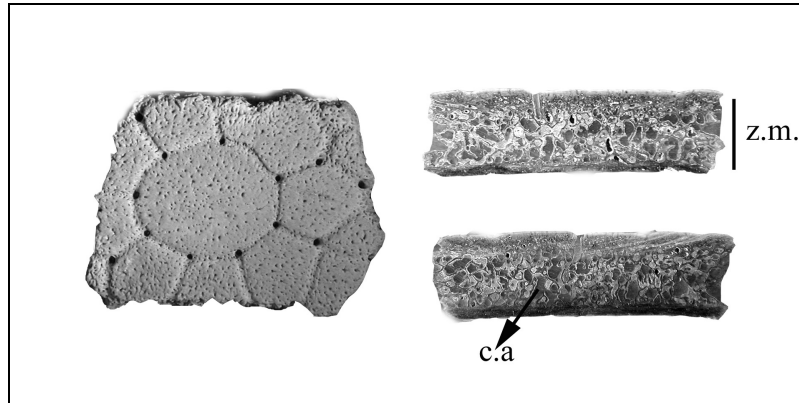


Fig. V.10. Osteodermo de *Propalaeohoplophorus* en vista externa y secciones longitudinales, z.m., zona media, c.a., cavidad de tejido adiposo.

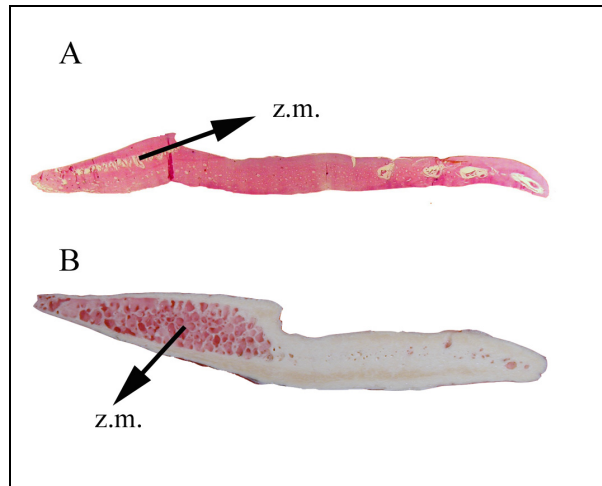


Fig. V.11. Secciones longitudinales de osteodermos móviles. A. *Dasyus novemcinctus* B. *Propraopus*, z.m., zona media.

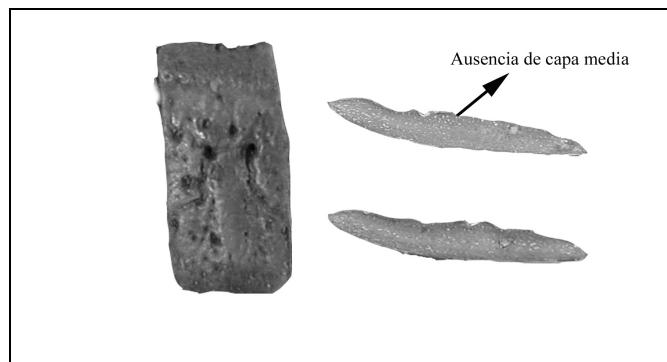


Fig. V.12. Vistas externa y secciones longitudinales de un osteodermo móvil de *Astegotherium*.

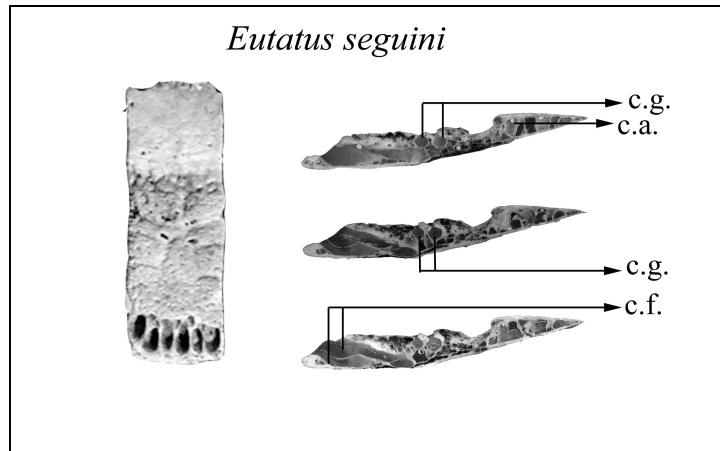


Fig. V.13. Vista externa y secciones longitudinales de un osteodermo móvil de *Eutatus seguini*, c.a., cavidad de tejido adiposo, c.g., cavidad glandular, c.f., cavidad folículo piloso.

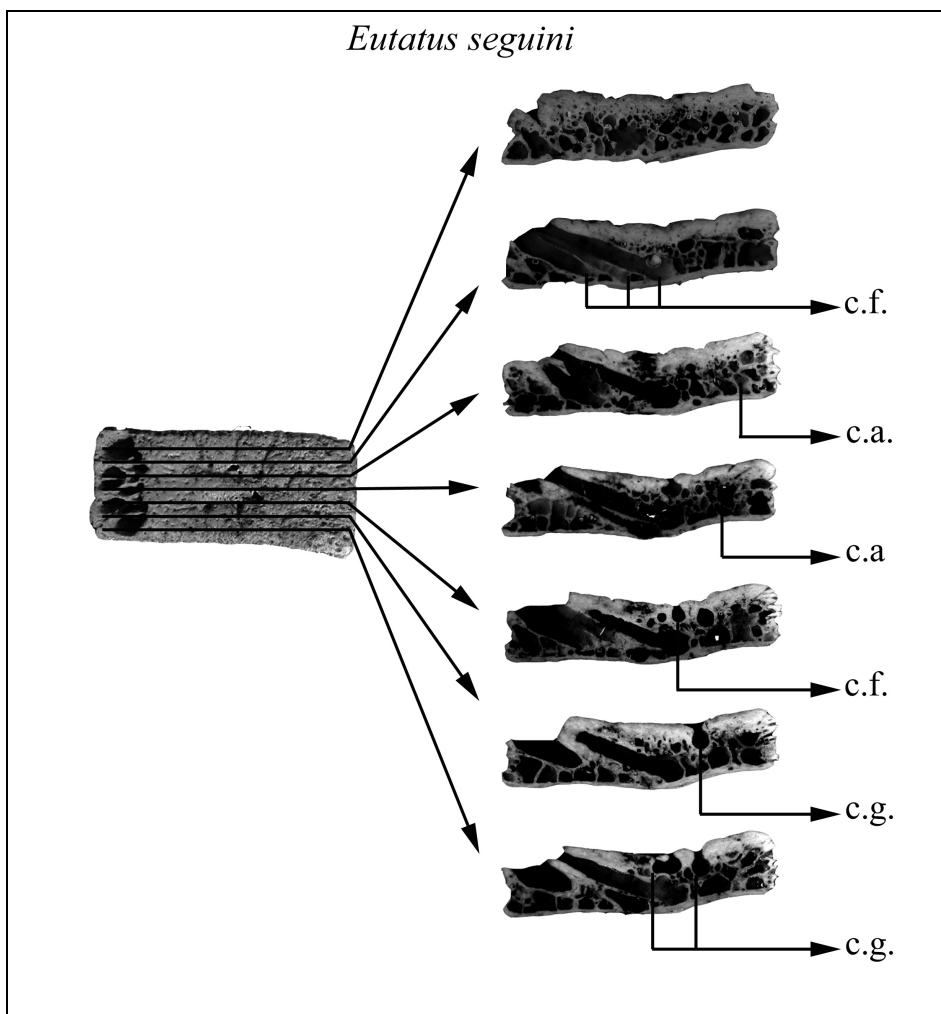


Fig. V.14. Vista externa y secciones longitudinales de un osteodermo fijo de *Eutatus seguini*, c.a., cavidad de tejido adiposo, c.g., cavidad glandular, c.f., cavidad folículo piloso.

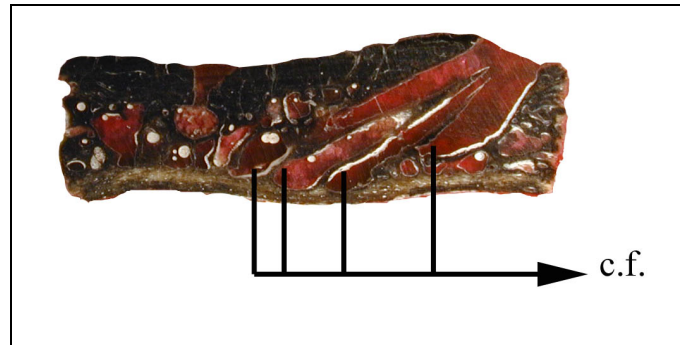


Fig. V.15. Sección longitudinal de un osteodermo del escudo pélvico de *Eutatus seguini*, c.f., cavidad folículo piloso.

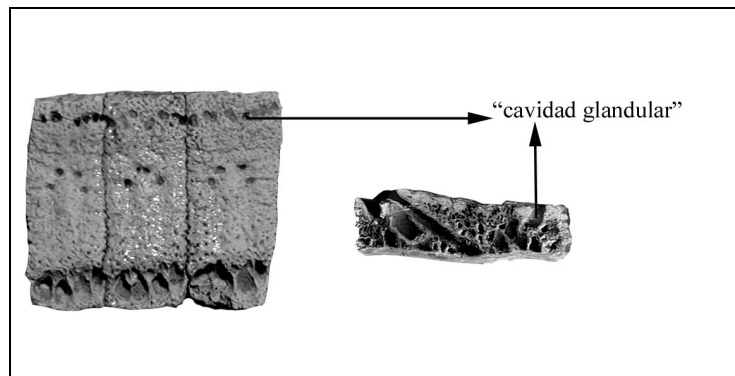


Fig. V.16. Vista externa y sección longitudinal de un osteodermo fijo de *Eutatus seguini*.

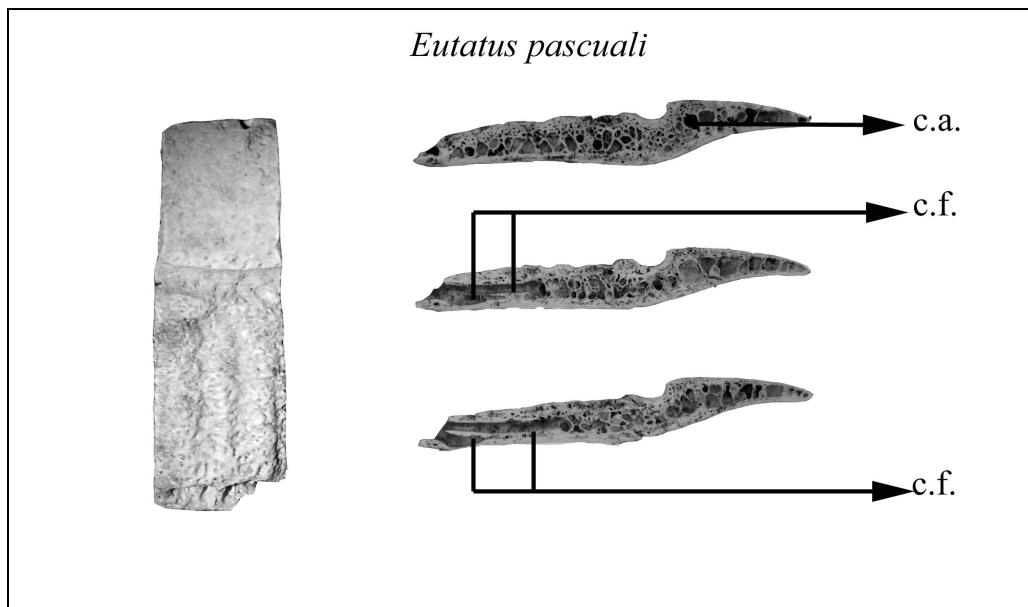


Fig. V.17. Vista externa y secciones longitudinales de un osteodermo móvil de *Eutatus pascuali*, c.a., cavidad tejido adiposo, c.f., cavidad folículo piloso.

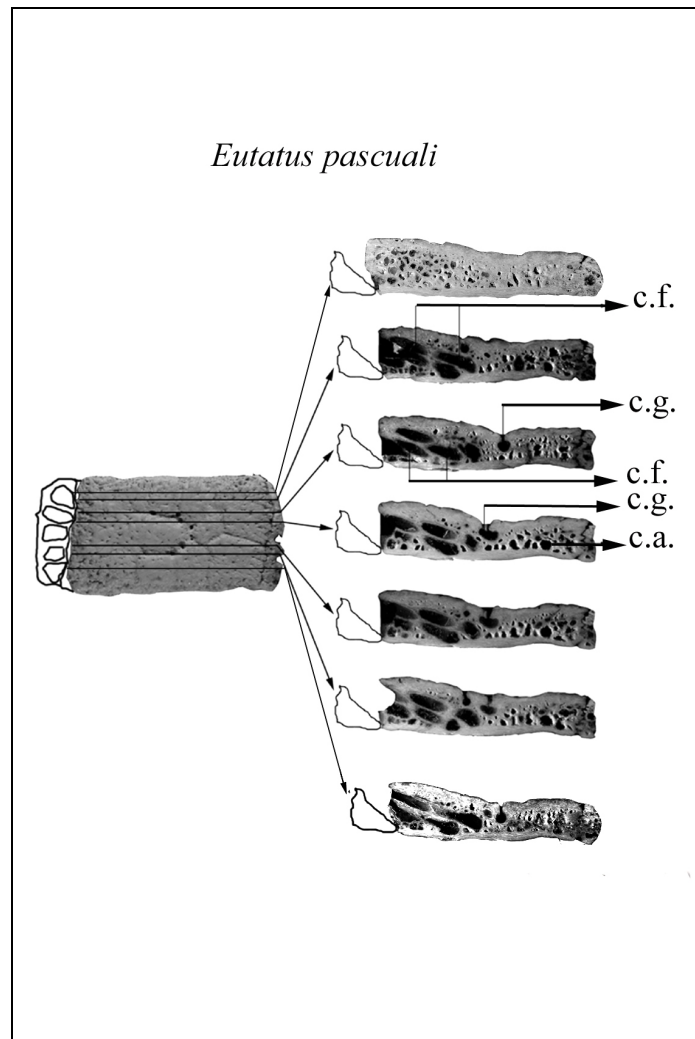


Fig. V.18. Vista externa y secciones longitudinales de un osteodermo fijo de *Eutatus pascuali*, c.a., cavidad tejido adiposo, c.g., cavidad glandular, c.f. cavidad folículo piloso.

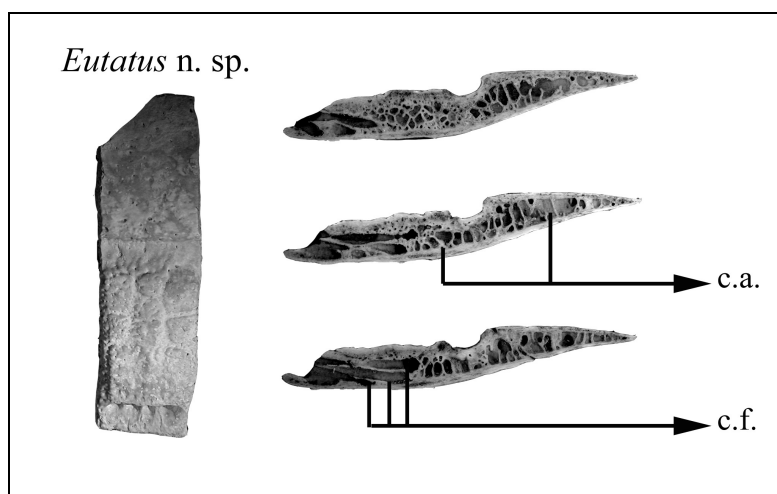


Fig. V.19. Vista externa y secciones longitudinales de un osteodermo fijo de *Eutatus n. sp.*, c.a., cavidad tejido adiposo, c.f. cavidad folículo piloso.

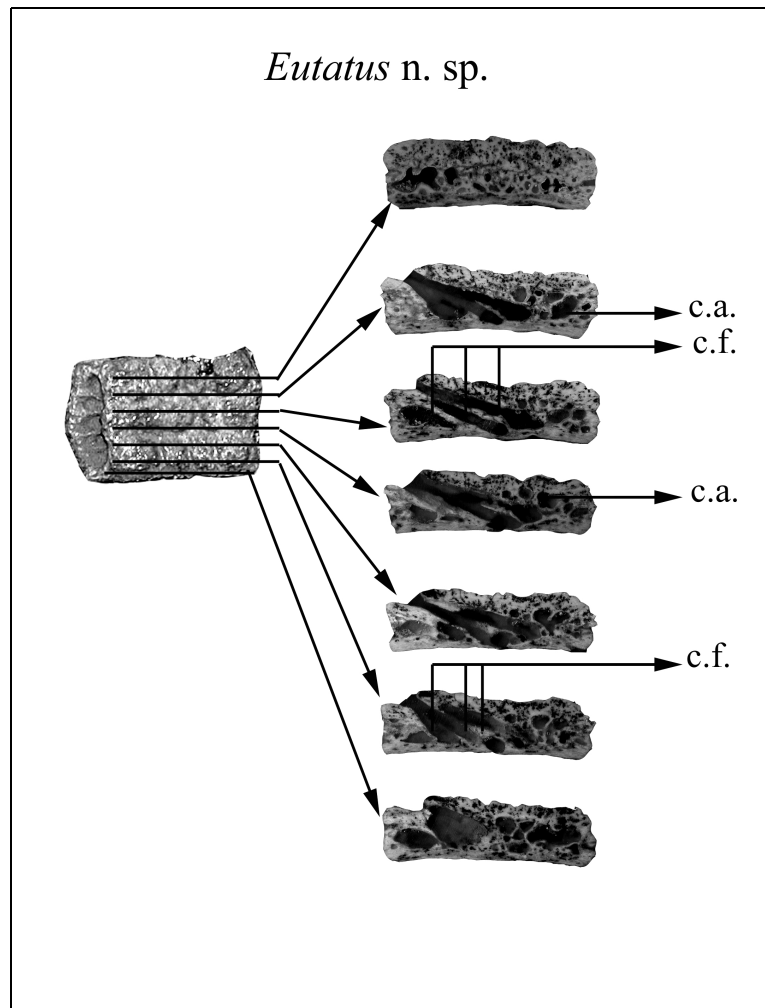


Fig. V.20. Vista externa y secciones longitudinales de un osteodermo fijo de *Eutatus n. sp.*, c.a., cavidad tejido adiposo, c.g., cavidad glandular, c.f. cavidad folículo piloso.

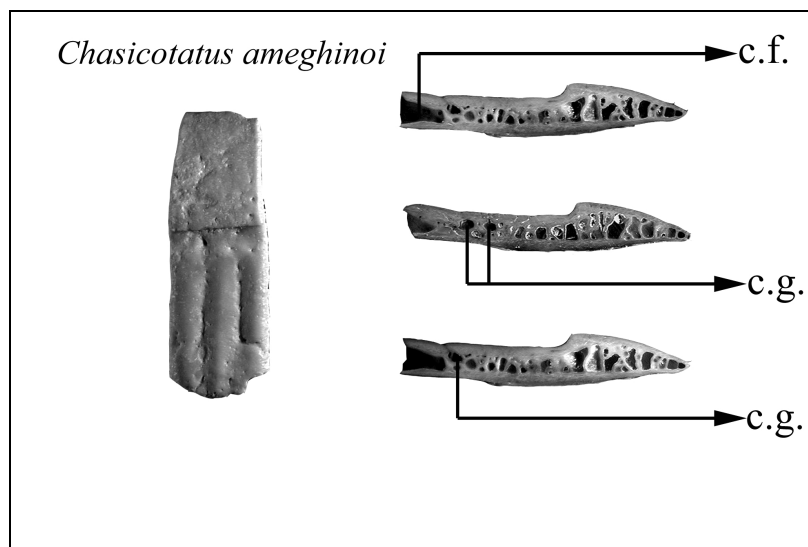


Fig. V.21. Vista externa y secciones longitudinales de un osteodermo móvil de *Chasicotatus ameghinoi*, c.g., cavidad glandular, c.f. cavidad folículo piloso.

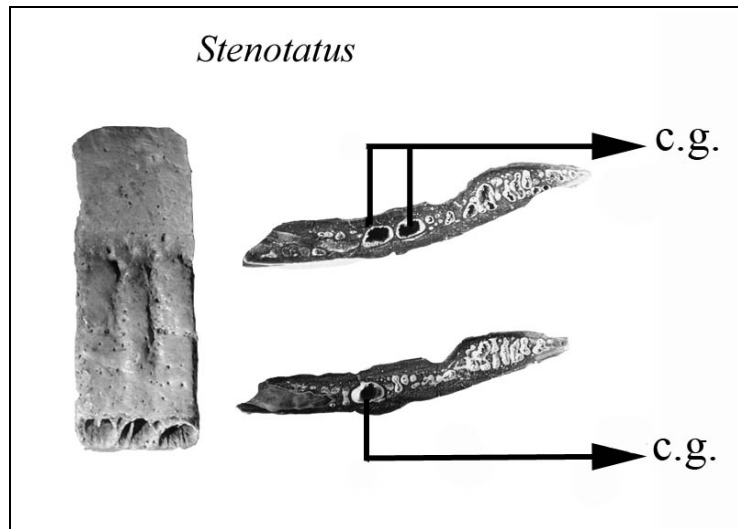


Fig. V.22A. Vista externa y secciones longitudinales de un osteodermo móvil de *Stenotatus*, c.g., cavidad glandular, c.f. cavidad folículo piloso.

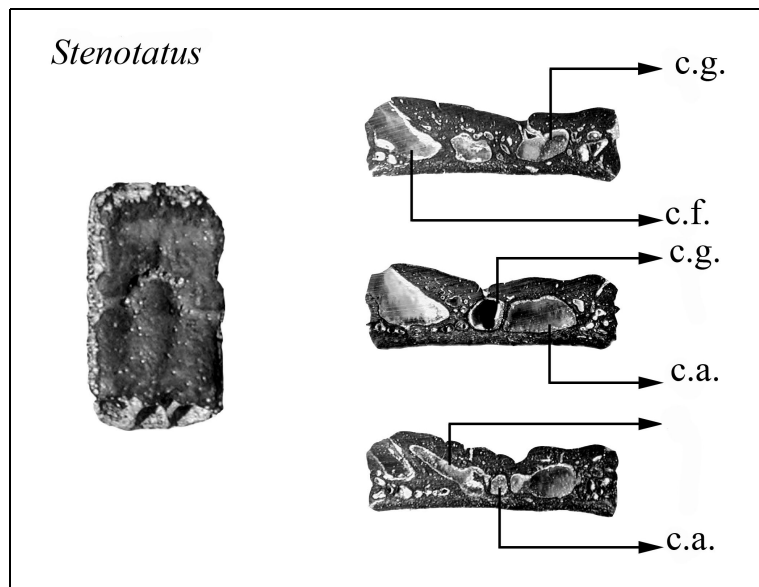


Fig. V.22B. Vista externa y secciones longitudinales de un osteodermo fijo de *Stenotatus*, c.a., cavidad tejido adiposo, c.g., cavidad glandular, c.f. cavidad folículo piloso.

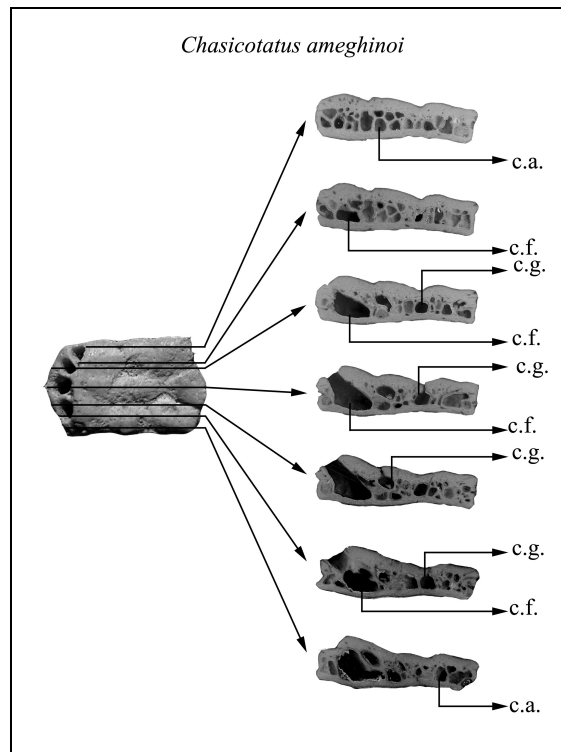


Fig. V.23. Vista externa y secciones longitudinales de un osteodermo fijo de *Chasicotatus ameghinoi*, c.a., cavidad tejido adiposo, c.g., cavidad glandular, c.f. cavidad folículo piloso.

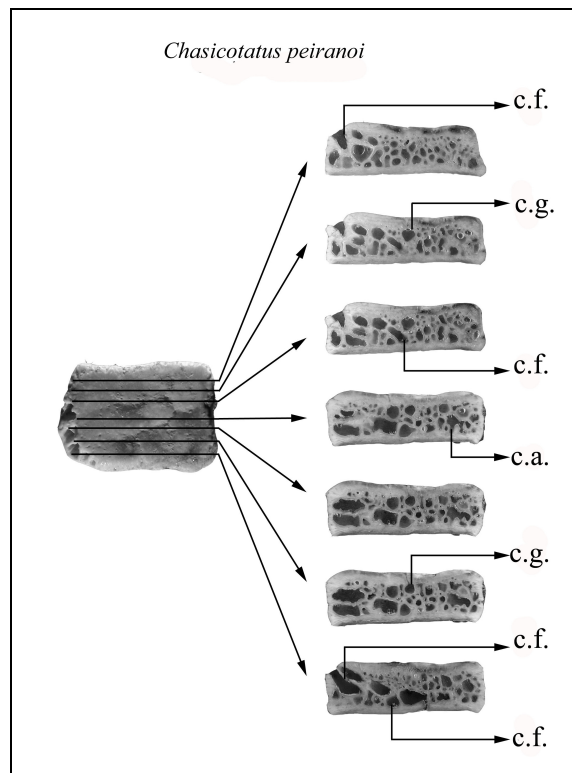


Fig. V.24. Vista externa y secciones longitudinales de un osteodermo fijo de *Chasicotatus peiranoi*, c.a., cavidad tejido adiposo, c.g., cavidad glandular, c.f. cavidad folículo piloso.

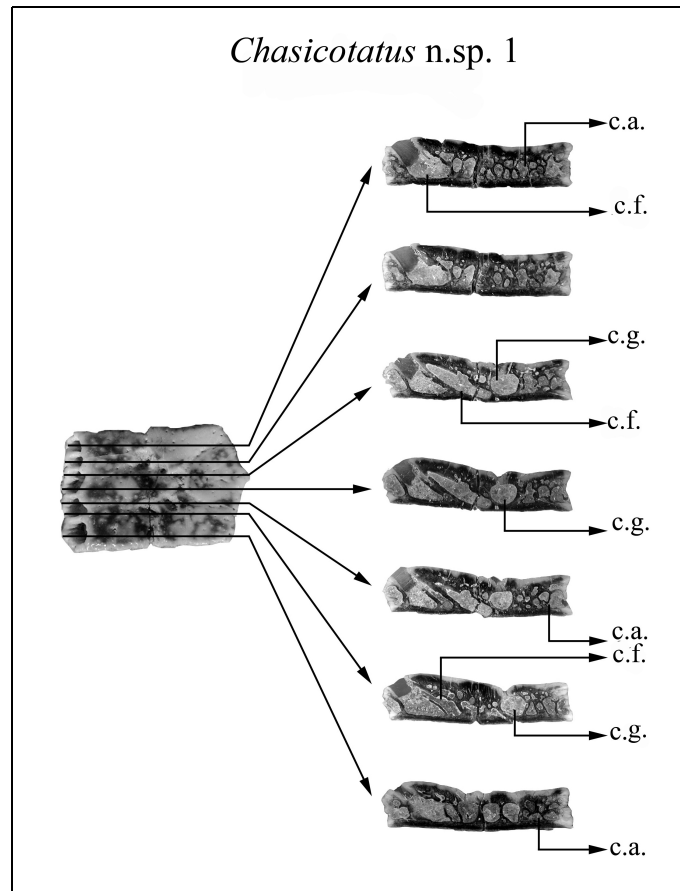


Fig. V.25. Vista externa y secciones longitudinales de un osteodermo fijo de *Chasicotatus n. sp. 1*, c.a., cavidad tejido adiposo, c.g., cavidad glandular, c.f. cavidad fólculo piloso.

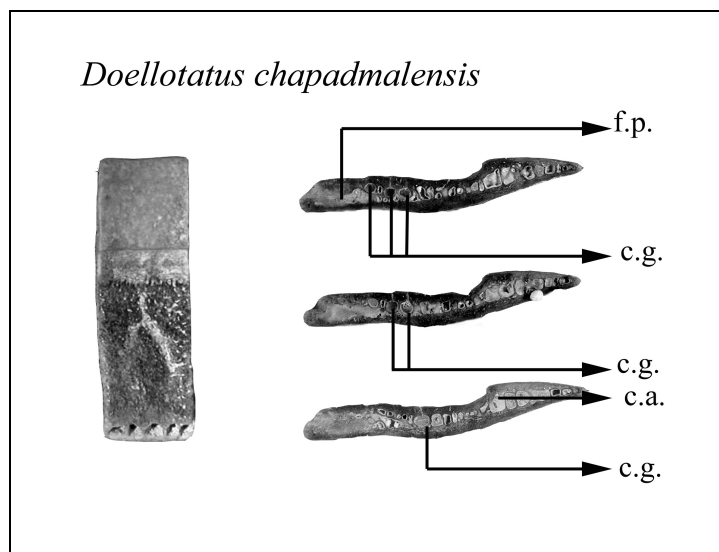


Fig. V.26. Vista externa y secciones longitudinales de un osteodermo móvil de *Doellotatus chapadmalensis*, c.a., cavidad tejido adiposo, c.g., cavidad glandular, c.f. cavidad fólculo piloso.

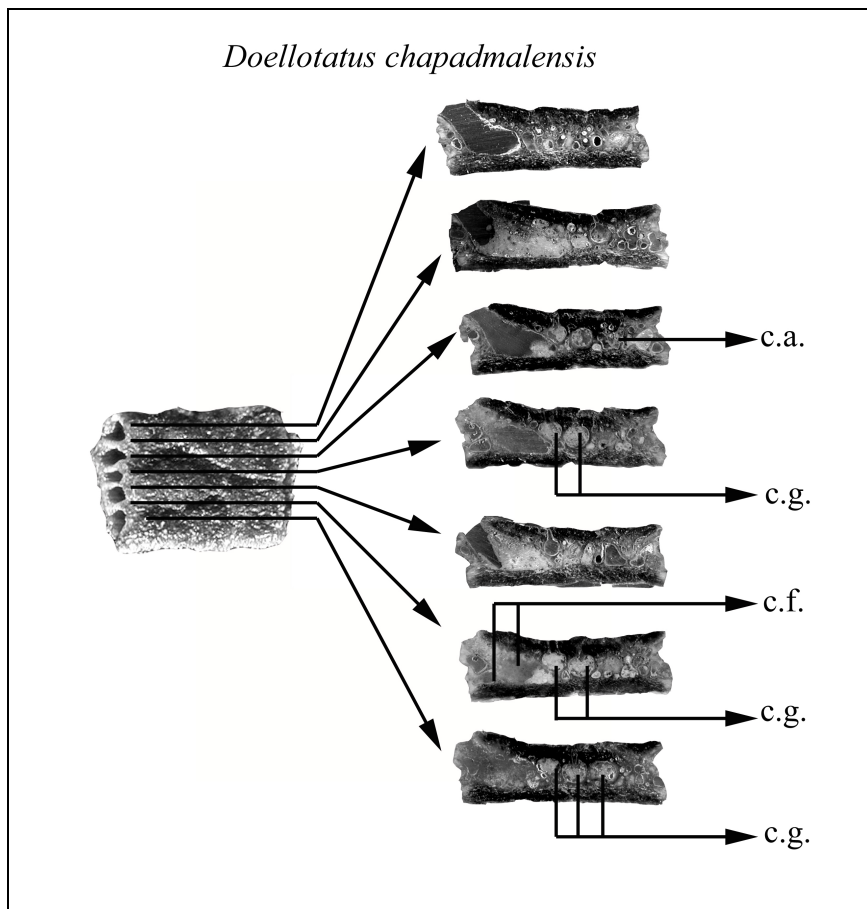


Fig. V.27. Vista externa y secciones longitudinales de un osteodermo fijo de *Doellotatus chapadmalensis*, c.a., cavidad tejido adiposo, c.g., cavidad glandular, c.f. cavidad folículo piloso.

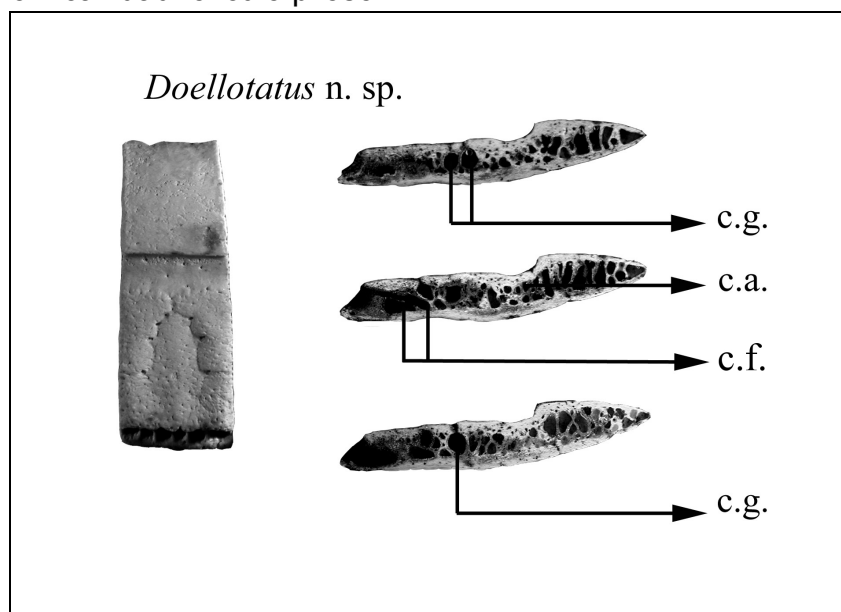


Fig. V.28. Vista externa y secciones longitudinales de un osteodermo móvil de *Doellotatus* sp., c.a., cavidad tejido adiposo, c.g., cavidad glandular.

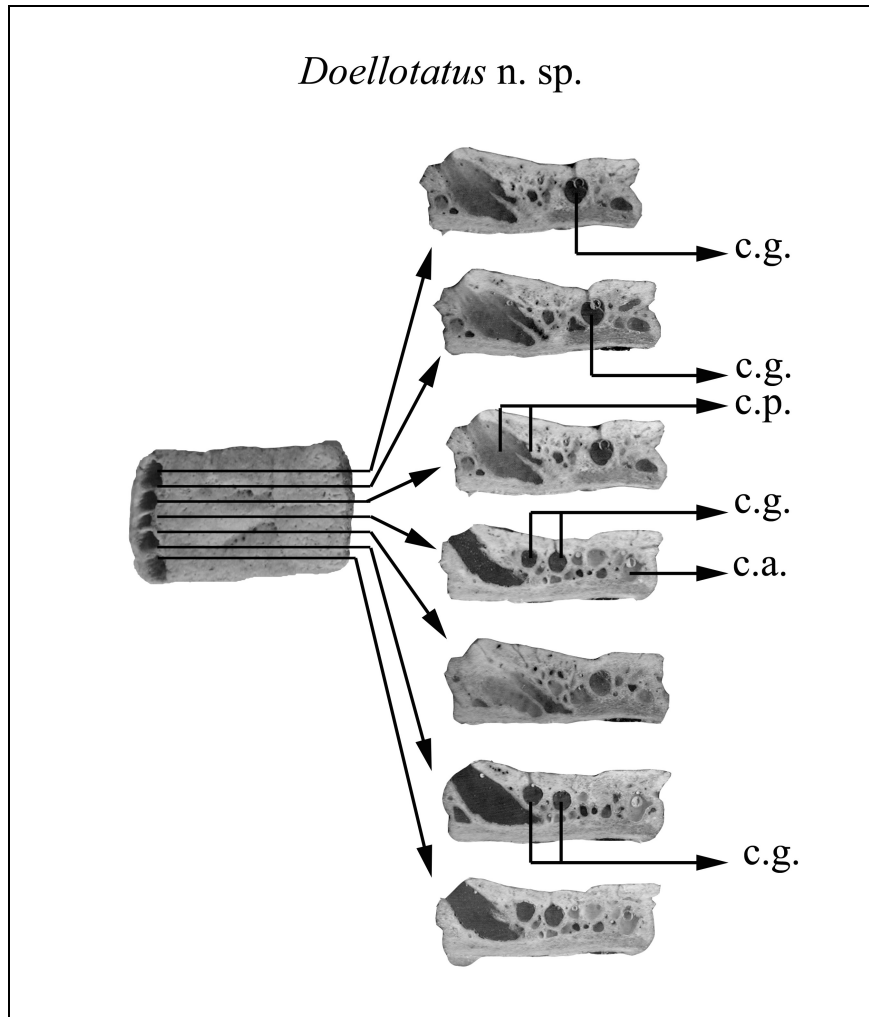


Fig. V.29. Vista externa y secciones longitudinales de un osteodermo fijo de *Doellotatus n. sp.*, c.a., cavidad tejido adiposo, c.g., cavidad glandular.

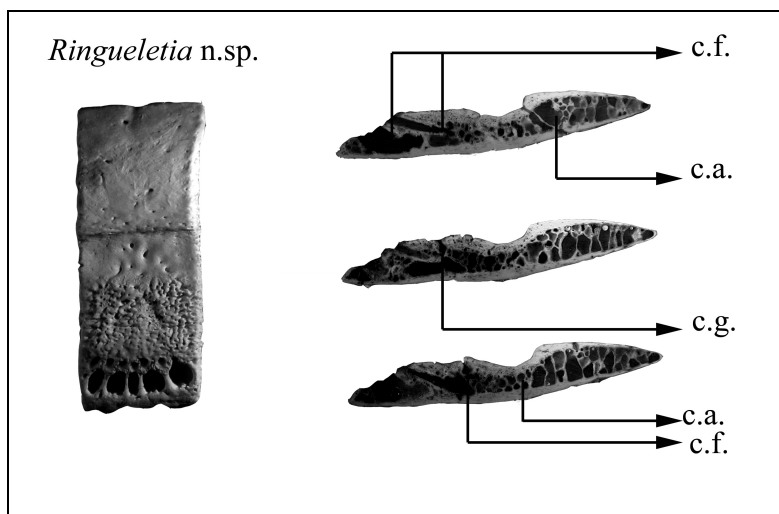


Fig. V.30. Vista externa y secciones longitudinales de un osteodermo fijo de *Ringueletia n. sp.*, c.a., cavidad tejido adiposo, c.g., cavidad glandular, c.f. cavidad folículo piloso.

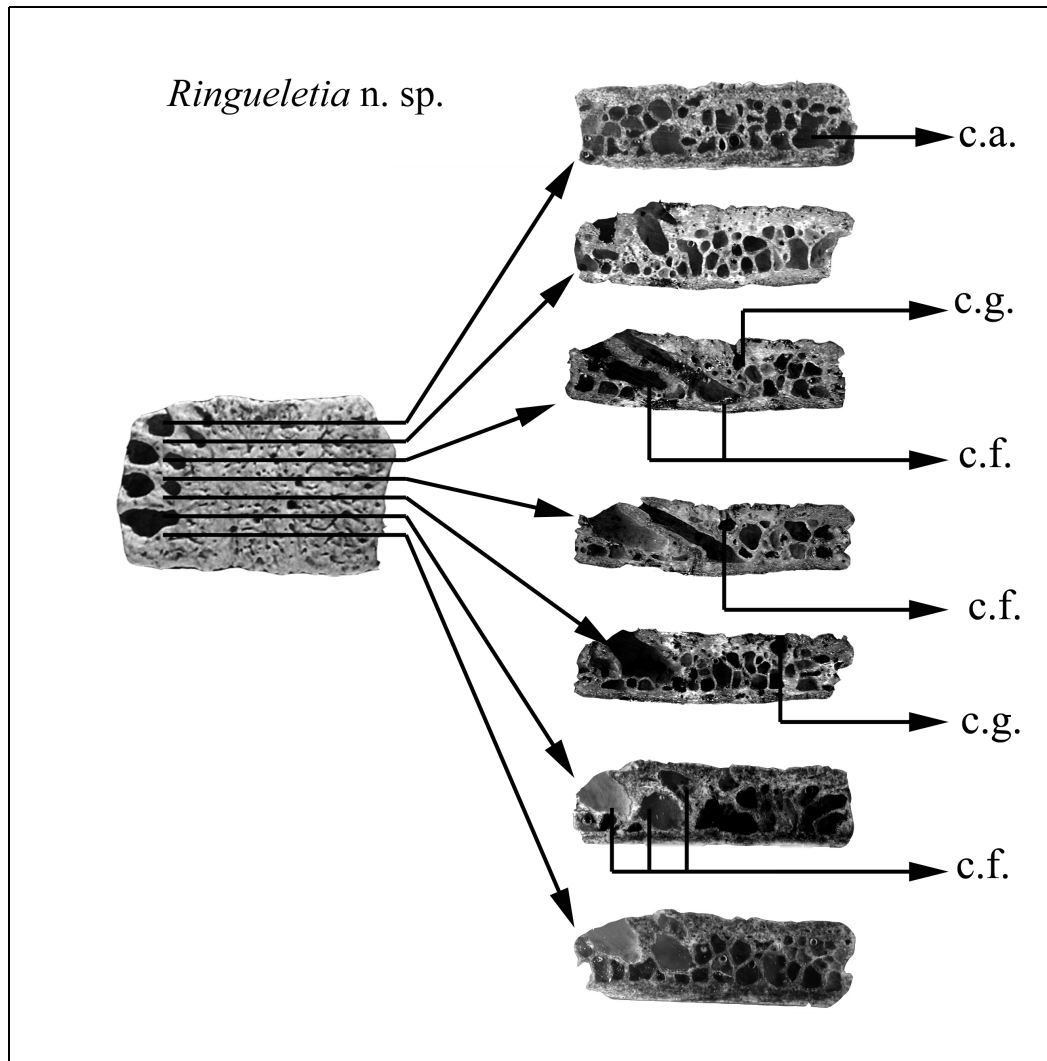


Fig. V.31. Vista externa y secciones longitudinales de un osteodermo fijo de *Ringueletia* n. sp., c.a., cavidad tejido adiposo, c.g., cavidad glandular, c.f. cavidad folículo piloso.

Capítulo VI. Contexto paleoclimático

VI.1. Cambios climáticos globales

En los últimos 65 Ma AP, el clima experimentó sucesivos cambios, variando desde condiciones cálidas (cuando los polos se encontraban libres de hielo), a mucho más frías y extremas (con masivas coberturas de hielo continental y casquetes polares) (Zachos et al., 2001a). La historia climática de la Tierra fue reconstruida en las últimas décadas de una manera más detallada, gracias al análisis de isótopos de oxígeno y de carbono (entre otros). La tectónica de placas y la geometría orbital terrestre son las fuerzas primarias que modelan los cambios climáticos en largos periodos de tiempo (Zachos et al., 2001a). El estudio de los δ de O^{18} reveló que las fluctuaciones climáticas se repiten a intervalos más o menos regulares coincidentes con cambios en la geometría orbital. Las variables astronómicas de precesión de los equinoccios, oblicuidad y excentricidad controlan la distribución latitudinal y estacional de la radiación solar (v. Berger, 1989; Woolfenden, 1996; Paillard, 2001; entre otros).

La combinación de estas variables orbitales produjeron intervalos de baja estacionalidad que favorecieron la expansión de las masas de hielo antárticas (Zachos et al., 2001b). Estos autores sugieren que la disminución en los valores de p CO_2 (como consecuencia del incremento de las tasas de meteorización), los cuales se mantuvieron en niveles cercanos a los actuales desde el comienzo del Mioceno, aumentaron la sensibilidad del sistema climático terrestre a las variaciones orbitales.

Durante el Neógeno el registro global de δ de O^{18} indica un óptimo climático para el Mioceno temprano a medio (17-15 Ma AP); luego se manifestó una progresiva tendencia hacia el reestablecimiento de condiciones frías y el establecimiento de los principales casquetes de hielo en la Antártida, aproximadamente 10 Ma AP (Zachos et al., 2001a). La glaciación definitiva del oeste Antártico tuvo lugar en el Mioceno temprano, siendo la apertura del pasaje de Drake uno de los factores que más influyó en ella (Rabassa et al., 2005). La consecuencia de esta nueva configuración geográfica fue el desarrollo y establecimiento de una Corriente Circumpolar Antártica en el Mioceno temprano, la cual aisló la Península Antártica de las corrientes templadas oceánicas de latitudes bajas, contribuyendo así al descenso de la temperatura de las aguas oceánicas de la Antártida (Rabassa et al., 2005), y por lo tanto, a la modelación climática general.

Durante el Mioceno tardío las áreas continentales se hicieron progresivamente más áridas, la elevación de cordones montañosos, como los Andes, habrían contribuido al incremento de aridez con la formación de desiertos (Barreda et al., 2007).

El Plioceno temprano estuvo marcado por una tendencia cálida hasta los 3,2 Ma AP, cuando el aumento en los valores de δO^{18} refleja el inicio de las extensas glaciaciones del Hemisferio Norte (GHN) (Zachos et al., 2001a). Durante el Plioceno, el desarrollo de una cobertura extensa de los hielos en el Ártico estuvo, seguramente, relacionado con la emergencia del istmo de Panamá y el consecuente cambio de circulación oceánica. Sin embargo, trabajos más recientes postulan que la emergencia del istmo de Panamá podría

ser una causa secundaria y no primaria en la formación de los hielos del Ártico. Las causas principales podrían ser la declinación de las concentraciones atmosféricas de CO₂ y fluctuaciones en los parámetros orbitales (Lunt et al., 2008).

Es importante destacar que antes de los 3 Ma AP las condiciones ambientales fueron siempre más cálidas que en los interglaciales del Pleistoceno tardío, de acuerdo con los registros isotópicos globales (Rabassa et al., 2005).

Desde el inicio del Pleistoceno hasta su culminación se produjeron extensas glaciaciones. Los ciclos glaciales-interglaciales produjeron drásticos cambios en el nivel del mar. De este modo, durante las épocas glaciales, las actuales plataformas marinas quedaron parcialmente expuestas, provocando un incremento en las temperaturas extremas y una disminución en las precipitaciones, o sea un corrimiento de la franja de continentalidad, debido a la pérdida del efecto moderador del mar (Tonni et al., 1999b). Los ciclos glaciales-interglaciales desde el comienzo del Plioceno tuvieron lugar al menos 150 veces, y sus efectos acumulativos aún son desconocidos (Rabassa et al., 2005). En particular, en los últimos 800 Ka AP se registraron aproximadamente 10 de estos ciclos (Zarate, 2002).

Hace unos 12,9 Ka AP un evento de enfriamiento significativo, conocido como Younger Dryas, precedió al comienzo del Holoceno e interrumpió el proceso de calentamiento durante la última deglaciación. Este evento habría sido causado por cambios en la circulación termohalina de las aguas profundas del Atlántico Norte (Broecker y Denton, 1990), que no sólo afectó al Hemisferio

Norte, sino que también fue registrado en el Hemisferio Sur (Heusser y Rabassa, 1987; Rabassa y Clapperton, 1990), provocando avances glaciales. Hacia el inicio del Younger Dryas, hace 12,9 Ka AP, la insolación estival en el Hemisferio Norte, según los análisis de Milankovitch, era mayor que la actual y continuó aumentando hasta llegar al máximo hace 11 Ka AP. Por lo tanto, en ese lapso no había un motivo astronómico para el nuevo avance de los glaciares, sino todo lo contrario.

Tras el ascenso brusco de las temperaturas que se produjo al final del Younger Dryas, finalizó el Pleistoceno y se entró en el último período interglacial del Cuaternario: el Holoceno. Este período cálido (el *hypsihermal*) tuvo su punto culminante entre los 6 Ka y los 7 Ka AP (Clapperton, 1993) existen variados indicadores de que las fajas climáticas migraron cientos de kilómetros hacia el sur durante esa época (Iriando, 1998).

VI.2. Cambios climáticos durante el Neógeno en el Sur de América del Sur

VI.2.1. Mioceno (medio-tardío)-Plioceno

En el Mioceno medio se produjeron transgresiones marinas, cuyo resultado se conoce de manera informal como “Mar paranaense”. Hacia el Mioceno tardío-Plioceno temprano (11-3 Ma), debido a la abrupta caída del nivel del mar (producto de las glaciaciones), las superficies inundadas fueron reemplazadas por extensas planicies. Estas planicies se extendieron en Argentina al norte de Patagonia, y alcanzaron la región central y norte del país, y

también abarcaron Uruguay (Pascual et al., 1996; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). La glaciación más antigua que se conoce en Patagonia tuvo lugar aproximadamente entre los 7 y los 5 Ma AP (Mioceno tardío) (Rabasa et al., 2005). En la llamada “Edad de las Planicies” (Pascual y Bondesio, 1982), la elevación de la cordillera constituyó la principal barrera para los vientos del Pacífico Sur cargados de humedad (Ortiz y Cladera, 2006 y bibliografía allí citada). El clima fue frío y estacionalmente más marcado que en el Mioceno medio, con una mayor variedad de subdivisión ambiental (Pascual et al., 1996).

En Patagonia, con respecto a la vegetación, uno de los cambios fisonómicos más significativos consistió en el progresivo reemplazo de las comunidades de bosque húmedo, que todavía se desarrollaban en algunos sectores de Patagonia extra-andina durante el Mioceno temprano, por las de un bosque xerófito, más bajo y abierto hacia el Mioceno tardío (Barreda et al., 2007). Para esta época, un cambio de fauna importante se asocia con el incremento de aridez a nivel global (Janis, 1993); la mayoría de los taxones relacionados a un clima subtropical se extinguieron, eran raros o faltaban en Patagonia (Ortiz y Cladera, 2006). El estudio del esmalte de dientes de herbívoros evidencia que las dietas exclusivas de plantas C_4 se registran entre los 6,5-9,9 Ma AP; este tipo de plantas se relaciona con ambientes de marcada estacionalidad y aridez, y con un descenso de los niveles de $p\text{CO}_2$ (Ortiz y Cladera, 2006). En América del Sur, el Plioceno se caracterizó por el desarrollo de la “Edad de Las Planicies” (Pascual y Bondesio, 1982; Pascual et al., 1996); el final de esta edad en el territorio de la actual República Argentina estuvo

correlacionado con la elevación de la Cordillera Central, el Sistema Orográfico Oriental y la elevación de la Mesopotamia (Ortiz y Cladera, 2006).

Para el Plioceno en Patagonia se registró una glaciación datada en 3,5-3,6 Ma (Rabassa et al., 2005).

Región Mesopotámica

La Mesopotamia durante el Mioceno medio estaba aislada del resto de la Argentina por el mar "Enterriense-Paranaense" y presentaba una vegetación afín a los bosques higrófilos brasileños (Barreda et al., 2007). Para el Mioceno tardío, en esta región, no se produjeron cambios muy marcados en la composición de la flora, sólo se observó un incremento en fabáceas, sapotáceas, malváceas y asteráceas (Barreda et al., 2007 y bibliografía allí citada), coincidentes con el cambio vinculado a la retracción del mar de la zona.

Región pampeana y Noroeste argentino

Región Pampeana

En la costa bonaerense, Cione y Tonni (1995a) opinan que la gran cantidad de cuevas de pequeños mamíferos en el Chapadmalalense superior, y en menor medida en el Barrancalobense, sugieren condiciones áridas.

En el Marplatense, según estos autores, no se encuentra evidencia faunística de clima árido y/o frío; en cambio, se verificarían condiciones de tipo chaqueño

(Tonni y Noriega, 1996) al menos hasta el límite entre el Sanandresense y el Ensenadense.

Para la Formación Cerro Azul (Provincia de La Pampa), el registro de la fauna indica ambientes de estepas o llanuras herbáceas, con climas cálidos de secos a más húmedos (e.g. *Paedotherium minor*), los roedores indican climas áridos a semiáridos y ambientes abiertos (e.g. Caviidae, Chinchillidae y algunos Echimyidae), y algunos xenartros condiciones climáticas relativamente cálidas (e.g. *Vetelia* y *Macroeuphractus*) (Montalvo et al., 2008 y bibliografía allí citada).

El estudio de cambios en la fauna de roedores de la Formación Cerro Azul indica condiciones de creciente aridez durante el Mioceno tardío (Verzi et al., 2008).

Noroeste

En los valles Calchaquíes el continuo ascenso andino, los cambios en la circulación oceánica y atmosférica, así como el vulcanismo local, contribuyeron al establecimiento de la vegetación xerófila desde el Mioceno medio; la presencia local de bosques higrófilos (Mioceno medio-Plioceno) estuvo relacionada con vientos del Atlántico que habrían condensado la humedad en el flanco oriental de los Andes (Barreda et al., 2007). Para la Formación El Morterito (Mioceno tardío), a base de un estudio sobre la paleoflora, Anzótegui et al. (2007) concluyen que las especies determinadas indican un clima cálido tropical a subtropical predominando ambientes secos y algunos más húmedos asociados a cursos de agua. Estos autores destacan, sin embargo, que no se encuentran

vertebrados asociados a ambientes secos en esta Formación. La Formación Chiquimil, en cambio, posee una abundante fauna de mamíferos relacionada a climas cálidos, secos e incluso desérticos (Anzótegui et al., 2007 y bibliografía allí citada).

VI.2.2. Pleistoceno

Los ciclos glaciales e interglaciales generaron variaciones significativas en las condiciones ambientales de las regiones Pampeana y Patagónica (Rabassa et al., 2005). Durante este lapso en Patagonia se registraron sucesivas glaciaciones. Se reconocen al menos siete glaciaciones entre los 2,16 – 1,43 Ma AP. La “Gran Glaciación Patagónica” (GGP), tuvo lugar entre los 1,168 y 1,016 Ma AP; luego de ella hubo entre 14 y 16 épocas geoclimáticas frías intercaladas, con sus correspondientes equivalentes cálidos (Rabassa et al., 2005). El Último Máximo Glacial comenzó hace 25 Ka AP y concluyó hace unos 16 Ka AP, más tarde sucedieron dos nuevos reavances glaciales durante el Tardiglacial (15 Ka AP- 10 Ka AP). Como se mencionó al principio de este capítulo, los ciclos glaciales-interglaciales afectaron el nivel del mar y por lo tanto la extensión continental. En la región pampeana y en la Patagonia, durante las épocas glaciales se duplicaron las áreas continentales emergentes, lo cual produjo una continentalización climática marcada (Rabassa et al., 2005).

En Tierra del Fuego, entre los 13 y 11 Ka AP, el registro de polen arbóreo prácticamente desaparece y se reemplaza por Gramíneas y *Empetrum*, las cuales indican el retorno a condiciones regionales frías. Estos episodios,

fríos conocidos como Glacial tardío I y Glacial tardío II, pueden ser comparables al Oldest Dryas y Younger Dryas (Rabassa et al., 2005).

Región Pampeana

En el Marplatense (particularmente en el Sanandresense tardío) y en los depósitos más tempranos del Ensenadense (Pleistoceno temprano) de la región pampeana, se registran varios géneros de mamíferos indicadores de clima frío y seco, al mismo tiempo que indicadores de condiciones climáticas cálidas y probablemente húmedas dejan de registrarse en el área (Cione y Tonni, 2001). Este evento es simultáneo con el establecimiento del avance glacial bien calibrado en el Sur de Argentina (Cione y Tonni, 2001 y bibliografía allí citada; Rabassa et al., 2005).

Las condiciones climáticas en el área pampeana durante el Pleistoceno temprano (Ensenadense) fueron relativamente húmedas y cálidas de acuerdo al registro de los mamíferos y a la litología analizada (Nabel et al., 2000). En el Ensenadense tardío se registran por última vez en la región pampeana los mamíferos indicadores de condiciones cálidas y húmedas (e.g. Tapiridae) (Cione y Tonni, 2001; Cione et al., 2007), relacionados a pulsos cálidos dentro de la tendencia general de enfriamiento y aridización. Durante dichos pulsos, parte de la fauna típicamente Brasileña, podría entrar en la región Pampeana. Sin embargo otros autores señalan que la presencia de *Tapirus*, típico representante brasileño, seguramente se deba a algún pulso cálido, que

según la mayoría de los autores no habría durado mas de 10 ka (Soibelzon 2005, 2008; Soibelzon et al., 2006; 2008a,b).

Después del evento Jaramillo (entre 1.0 y 0,78 Ma AP), desde el Ensenadense tardío al Lujanense los yacimientos incluyen mamíferos indicadores de condiciones frías y áridas, con la excepción de aquéllos que sugieren un pulso cálido y probablemente húmedo en el Bonaerense (Cione y Tonni, 2001; Verzi et al., 2004a).

La sedimentación de loess al comienzo del Chron Brunhes (0,78 Ma AP), con la marcada inmadurez de los minerales, abundantes plagioclasas no alteradas, vidrio volcánico, glóbulos de carbonato y calcretes, así como la fauna de mamíferos, sugieren condiciones climáticas frías y secas (Nabel et al., 2000).

Asimismo, como se mencionó previamente, el Bonaerense (Pleistoceno medio) comenzó probablemente con un evento cálido fundamentado en evidencia faunística en relación a los roedores caviomorfos. En la Biozona de *Ctenomys kraglievichi*, se registra un Echimyidae cercanamente relacionado con los vivientes *Clyomys* y un ejemplar de la familia Dasyproctidae, la especie *Plesiaguti totoi* (Vucetich y Verzi, 2002). Estos caviomorfos indican ambientes cálidos, aunque no más húmedos que los presentes actualmente, correspondientes a un periodo interglacial aproximadamente a los 0,4 Ma (Verzi et al., 2004a). Recientemente también se registran restos del género *Noctilio* (Chiroptera) para el Pleistoceno medio en la costa bonaerense, soportando también la hipótesis de un pulso cálido sugerida por los micromamíferos de los mismo niveles (Merino et al., 2007).

El Lujanense (130 Ka AP, Pleistoceno tardío) comenzó con condiciones interglaciales cálidas y húmedas correspondiente al interglacial de la base del Lujanense (estadio isotópico 5e). Estas condiciones son reconocidas en el sudeste de la Provincia de Buenos Aires a través del registro de un conjunto faunístico de elementos brasílicos (Pardiñas et al., 1996).

Para el Lujanense tardío, se registran mamíferos indicadores de clima árido y/o frío en los afloramientos del Miembro Guerrero (Tonni et al., 1999b y bibliografía allí citada), cuyos depósitos abarcarían el periodo de 21-10 Ka AP. Los taxones reconocidos sugieren condiciones áridas durante toda su depositación (Tonni et al., 2003) y la presencia de fauna patagónica indica temperaturas más bajas que las presentes hoy en día (Tonni et al., 1999b).

Iriondo y García (1993), a base de la sedimentología, proponen que condiciones climáticas, similares a las que se encuentran actualmente en la mitad norte de Patagonia, se extendieron 750 km más al Norte que en la actualidad, durante el Pleistoceno tardío y hasta los 8,5 Ka AP (Holoceno temprano). Así, este evento árido y frío previo a los 10 Ka coincide al menos con el evento Younger Dryas (Tonni, et al., 2003; Rabasa et al., 2005). A su vez, estudios palinológicos también indican la presencia de comunidades de plantas adaptadas a condiciones ambientales áridas durante el Pleistoceno tardío (Quattrocchio y Borromei, 1998). Entre los 11 Ka y 13 Ka AP, la presencia de muestras estériles de polen podría tener relación con una marcada continentalidad como consecuencia de un nivel más bajo del mar (Quattrocchio y Borromei, 1998). Antes de los 10,5 Ka AP, en otro estudio fundamentado en el análisis de muestras polen, Prieto et al. (1996), interpretan

que el clima fue subhúmedo a seco con precipitaciones 100 mm menores que las actuales en la región pampeana. Iriando (1999) sostiene que entre los 14 Ka y los 8,5 Ka AP la región pampeana habría tenido un clima árido con predominancia de los vientos del SO. Prieto (2000), a base del estudio de polen fósil, sostiene que la transición entre el Último Máximo Glacial y el Holoceno estuvo caracterizada por un cambio de condiciones climáticas subhúmedas a húmedas; las estepas secas fueron reemplazadas por distintos pastizales más húmedos.

Uruguay

Iriarte (2006) realiza un estudio paleoclimático a base de restos de polen y fitolitos de la localidad de India Muerta en el sudeste de Uruguay.

Temporalmente su estudio abarca la parte terminal del Pleistoceno tardío y el Holoceno, lapso en el cual, el autor reconoce distintas condiciones climáticas.

Según Iriarte (2006) el Pleistoceno tardío y Holoceno más temprano (14,85 Ka AP- 10 Ka AP) estuvieron caracterizados por condiciones climáticas frías y la presencia dominante de pastizales C₃; estas condiciones prevalecieron hasta que se inició el clima más cálido y húmedo predominante en el Holoceno, aproximadamente a los 9,45 Ka AP.

Capítulo VII. Filogenia

VII.1. Estudios sistemáticos y filogenéticos previos en los cuales se incluyen representante de la Tribu Eutatini

Cómo se mencionara en el capítulo I, desde que Bordas (1933) funda la Subfamilia Eutatinae, más tarde reconocida como Tribu Eutatini por Simpson (1945), todos los autores posteriores aceptan dicha agrupación como una entidad natural. De este modo, Hoffstetter (1958) describe caracteres craneanos (vinculados con una alimentación herbívora) y caracteres de la coraza para sustentar esta Tribu. Posteriormente Scillato-Yané (1982) reconoce la tribu Eutatini por caracteres craneanos, postcraneanos y de la coraza. Asimismo, Patterson y Pascual (1968) ubican la tribu Eutatini junto con la tribu Euphractini dentro de la Subfamilia Euphractinae, esquema que mantienen Scillato-Yané (1980, 1982) y McKenna y Bell (1997), entre otros.

El primer autor que realiza un análisis cladístico para el orden Cingulata es Engelmann en 1985. De acuerdo a sus resultados, los eutatinos se ubican junto con los pampaterios y gliptodontes en un grupo llamado Glyptodonta y todos los restantes armadillos en otro grupo que denomina Dasypoda (Fig. VII.1). Englemann (1985) sostiene que los Glyptodonta pueden caracterizarse por la presencia de una isla de dentina compacta más resistente que la dentina que la rodea; en cambio los Dasypoda se encuentran caracterizados por dientes de sección oval simple.

Engelmann (1985) cuando interpreta las relaciones sostenidas por su cladograma, manifiesta que dentro de los Glyptodonta los pampaterios son el grupo hermano de otro grupo que incluye a los gliptodontes y eutatinos, denominado por este autor como Glyptodontoidea. Dentro de esta propuesta, los Eutatini están más cercanamente relacionados a los gliptodontes que los pampaterios. El clado Glyptodontoidea está sustentado a base de caracteres cráneo-dentarios: rama mandibular ascendente inclinada anteriormente, elevación del eje craneal en relación al paladar, elevación del cóndilo mandibular (relativamente alto con respecto a la hilera dentaria), promontorium del petroso triangular y angosto, capa externa de dentina compacta más resistente que el resto de la dentina que compone el diente. Dentro de los Glyptodontoidea, *Proeutatus* y *Eutatus* constituyen un clado monofilético denominado Eutatini. Este último clado está sostenido por tres sinapomorfías: contorno craneal cuadrangular en vista dorsal, hocico elongado y tubular y premaxilar elongado. Engelmann (1985) señala que el grupo hermano de los Eutatini, los gliptodontes, comparten las siguientes características: caparazón continuo y globular, dentición trilobulada en al menos los dientes más posteriores, surco óseo delimitando el curso del nervio óptico en la pared lateral del cráneo y un rostro muy corto. El otro gran clado que reconoce este autor es Dasypoda, el cual se subdivide en los clados que denomina Dasypodidae y Euphracta. El clado Dasypodidae está sostenido por las siguientes sinapomorfías: hueso lagrimal expandido anteriormente y de forma triangular, dientes inferiores en número de nueve o menos, proceso ventral del yugal reducido, ausencia de dientes premaxilares, hocico más angosto en su parte

anterior, foramen óptico cerrado por la fisura esfenorbital, dientes de corona baja, caparazón alto “globular”, comportamiento de enrollamiento como postura defensiva.

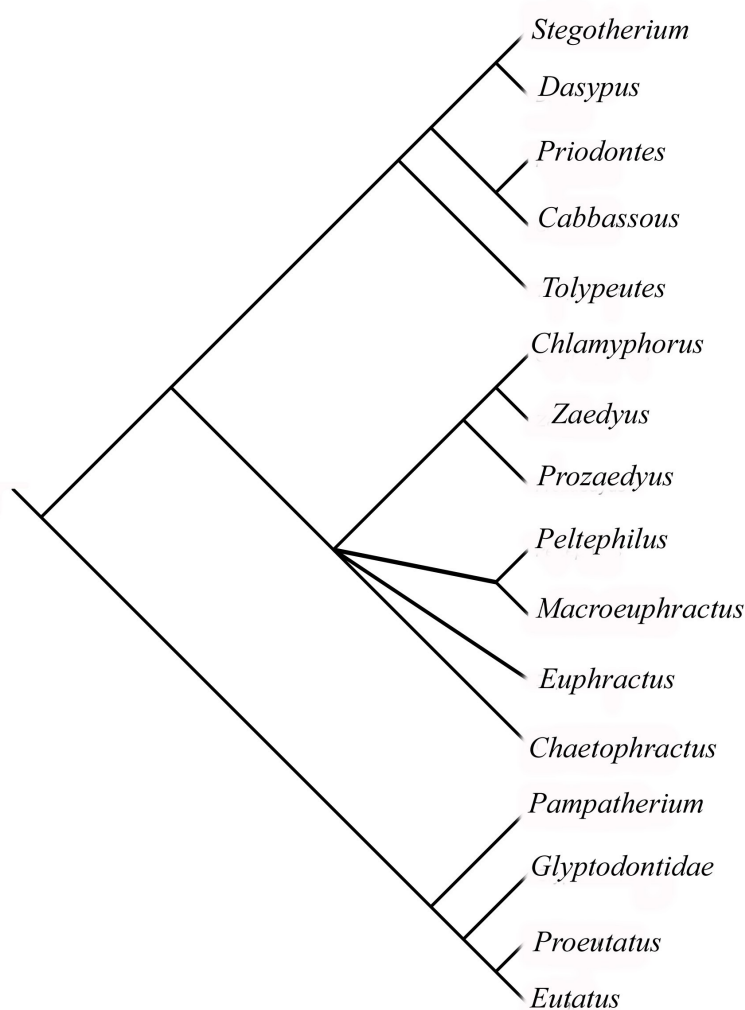


Fig. VII.1. Cladograma filogenético propuesto por Engelmann, (1985,

Fig. 2)

Asimismo Engelmann (1985) manifiesta que los Euphracta constituyen un grupo uniforme morfológicamente, pero que muchas de sus similitudes

probablemente deben ser consideradas primitivas para los cingulados.

Reconoce una única característica común para todo el grupo: presencia de una bula timpánica con una configuración característica.

Vizcaíno y Bargo (1998) consideran que la inclusión de los Eutatini dentro de los Glyptodonta (junto con los pampaterios y gliptodontes) es posible, pero que se deben establecer sinapomorfias menos ambiguas al respecto. Ellos señalan, por ejemplo, que uno de los caracteres que utiliza Engelmann (1985), rama mandibular ascendente inclinada anteriormente, para vincular los eutatinos con los gliptodontes, está presente en *Proeutatus* pero no en *Eutatus*. Del mismo modo, otros dos caracteres utilizados para relacionar más estrechamente a los eutatinos con los gliptodontes están presentes también en los pampaterios (elevación del eje craneal en relación al paladar, elevación del cóndilo mandibular con respecto a la hilera dentaria). Sin embargo, observan que la presencia de una capa externa de dentina compacta es un carácter útil para sostener la monofilia de los eutatinos y los gliptodontes, pero insisten en que esta última hipótesis debe someterse a estudios más detallados. Por otra parte remarcan que la presencia de forámenes pilíferos de gran tamaño en los osteodermos de la coraza dorsal (carácter que tradicionalmente se utilizó para reconocer la tribu Eutatini, Hoffstetter, 1958; Scillato-Yané, 1980, 1982) no está presente en ningún otro grupo de armadillos. A base del análisis del aparato masticatorio, Vizcaíno y Bargo (1998) distinguen un grupo morfológico compuesto por *Stenotatus*, *Doellotatus*, *Ringueletia* y *Eutatus*, separando por otro lado a *Proeutatus* como otro grupo. Sugieren que esta separación

morfológica puede estar reflejando una dicotomía temprana dentro del clado bien definido de los Eutatini, para el cual sostienen un origen común.

Más allá de lo discutible o no de los resultados de Engelmann (1985), se realizaron muy pocos estudios posteriores sobre la filogenia de los Dasypodidae, en los cuales se abarquen géneros actuales y fósiles. Recién en 1996, Carlini y Scillato-Yané realizaron un estudio filogenético a base de caracteres morfológicos de la coraza y de los osteodermos que la conforman, en el cual incluyeron taxones fósiles y actuales. Éste último estudio sin embargo no va a ser discutido en esta Tesis ya que no comprende géneros de eutatinos.

Recientemente, Gaudin y Wible (2006) realizan un estudio filogenético a base de 163 caracteres morfológicos del cráneo y de la dentición de armadillos vivientes y extinguidos, pampaterios y gliptodontes (Fig. VII.2). Dentro del cladograma que refleja los resultados de este análisis, los Eutatini representados por *Proeutatus*, *Doellotatus* y *Eutatus*, no son monofiléticos.

En el cladograma (Fig. VII.2) se reconoce un Nodo 6: Euphracta en el cual se agrupan *Euphractus*, *Chaetophractus*, *Zaedyus* y *Chlamyphorus* como un grupo monofilético; estos euphractinos están separados de *Tolypeutes* por dos géneros extinguidos *Eutatus* y *Prozaedyus*. Los Euphracta representan el grupo hermano del clado corona de los cingulados extintos. Este último incluye a *Paleuphractus*, *Proeuphractus* y *Macroeuphractus*, entre otros, que tradicionalmente han sido relacionados con los euphractini vivientes.

Asimismo, *Eutatus* resulta ser grupo hermano del clado que incluye los Euphracta y del grupo corona de cingulados extintos.

Para Gaudin y Wible (2006), *Doellotatus* es parte de una tricotomía sin resolver que involucra además a *Proeuphractus* (nodo E) y al clado corona. En el caso particular de *Doellotatus* esto se explica porque la especie que utilizaron Gaudin y Wible (2006) para dicho estudio, "*Doellotatus*" *prominens*, en realidad no pertenece a este género sino a *Paraeuphractus* (Tribu Euphractini), como ya lo postulara Scillato-Yané (1975).

En el nodo 7 se ubica *Proeutatus* como taxón hermano del grupo monofilético que incluye los gliptodontes y los pampaterios. La existencia de un ancestro común para *Proeutatus* y el grupo que abarca los gliptodontes y pampaterios esta soportada por ocho sinapomorfías. Éstas comprenden un par de características dentarias: desgaste biselado en los dientes anteriores y plano en los dientes posteriores, y dientes con núcleo de osteodentina resistente. Entre las restantes sinapomorfías se encuentran cinco reversiones, a saber: longitud de la hilera dentaria abarcando del 30 al 35 de la LCM, promotorium del petrosal dorsal al basicráneo, foramen estilomastoideo anteromedial o medial a la punta del proceso paraoccipital, ectotimpánico laxamente unido al escamoso y proceso paraoccipital libre con su ancho máximo en el plano anteroposterior.

Gaudin y Wible (2006) manifiestan asimismo que los resultados reflejados en su cladograma muestran grandes similitudes entre los armadillos considerados Euphractini y Eutatini, lo cual hace dificultoso ordenarlos filogenéticamente. Cuando estos autores justifican la posición de su "*Doellotatus*" en el cladograma, hacen referencia a que no todos los Eutatini poseen los caracteres dentarios que tradicionalmente se usaron como

diagnosticos para la tribu. De este modo en el cráneo que ellos atribuyen (erróneamente) al género *Doellotatus* no reconocen principalmente las tres capas de dentina ni la presencia de algunos molariformes orientados ligeramente oblicuos.

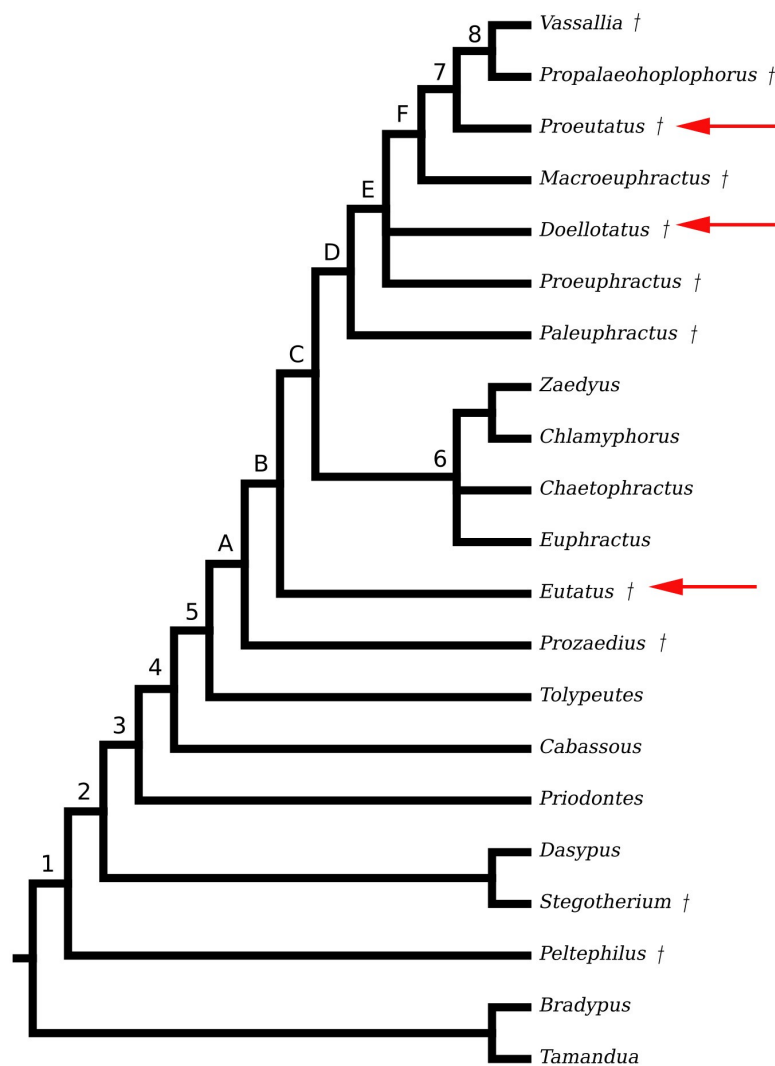


Fig. VII.2. Cladograma filogenético propuesto por Gaudin y Wible (2006). Modificado de Gaudin y Wible (2006, Fig. 6.1).

Abrantes y Bergqvist (2006) realizan un estudio filogenético en el cual incluyen 28 especies de Dasypodidae. Estas autoras utilizan 113 caracteres de cráneo, postcráneo y coraza. Como grupo externo escogen dos gliptodontes (*Glyptodon clavipes* y *Panochthus tuberculatus*). Como resultado de su análisis obtienen seis cladogramas. Dentro de su árbol de consenso (Fig. VII.3), los Eutatini incluidos (*Eutatus* y *Proeutatus*), conforman un grupo monofilético. Según Abrantes y Bergqvist (2006) éste último clado conformaría una familia aparte. Es destacable asimismo que ellas consideran a los Eutatini relacionados más estrechamente a los Dasypodidae que a los Glyptodontidae. De este modo, en su trabajo los Eutatini se ubican en una nueva familia, la cual resulta ser el grupo hermano de los "Dasypodidae" (que según esta propuesta abarcaría los géneros *Dasypus*, *Propraopus*, *Stegotherium*, *Pampatherium*, *Tolypeutes*, *Priodontes* y *Cabassous*).

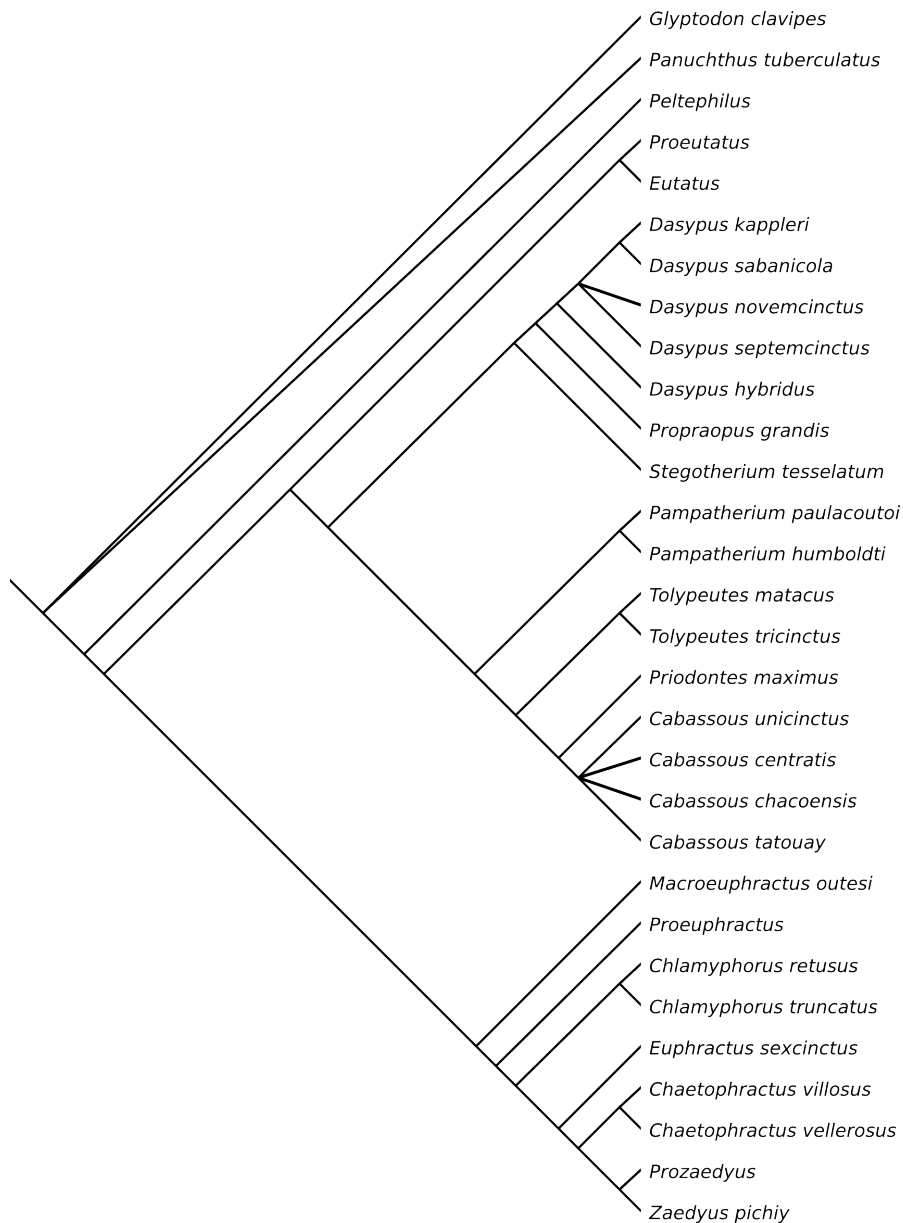


Fig. VII. 3. Cladograma filogenético propuesto por Abrantes y Bergqvist, (2006,

Fig. 1).

VII.2. Análisis filogenético

Para realizar este análisis se eligieron 11 géneros de cingulados como “ingroup” y al género *Bradypus* (Tardigrada) como grupo externo (“outgroup”),

por ser el taxón hermano más cercano a los cingulata (Engelmann, 1985; Gaudin, 1995; McKenna y Bell, 1997). Dentro del “ingroup” se incluyeron dos gliptodontes (*Glyptodon* y *Propalaeohoplophorus*) y nueve géneros de dasipódidos (*Dasypus*, *Utaetus*, *Chaetophractus*, *Stenotatus*, *Proeutatus*, *Chasicotatus*, *Doellotatus*, *Ringueletia* y *Eutatus*). Los materiales que se utilizaron se enumeran al final de este capítulo.

Además de los materiales listados, se usaron descripciones y láminas de los siguientes trabajos: Gervais (1873), Scott (1903-1904), Bordas (1933), Patterson et al., (1989), Naples (1982), Gaudin y Wible (2006); Soibelzon et al. (2006).

Se seleccionaron 78 caracteres de los cuales 17 están relacionados con la coraza y los osteodermos que la conforman, tanto de morfología externa, como de la interna. Asimismo se eligieron 61 caracteres cráneo-dentarios. Todos los caracteres cráneo-dentarios se obtuvieron del estudio de Gaudin y Wible (2006). Algunos fueron recodificados para abarcar los taxones presentes en este trabajo y otros se modificaron según criterios propios. De todos los caracteres cráneo-dentarios que utilizan Gaudin y Wible (2006) se eligieron aquellos de regiones conservadas en la mayoría de los taxones estudiados con el fin de tratar de disminuir en gran medida la cantidad de datos faltantes.

De esta forma, la matriz quedó constituida por 78 caracteres de los cuales 41 son binarios y 37 son multiestado. Asimismo de los 78 caracteres, ocho son polimórficos para determinados taxa. Todos los caracteres fueron trabajados con el mismo peso y sin ordenar los estados. Dentro de la matriz los

caracteres no comparables se mencionan con la letra n, los caracteres faltantes con ?. Los polimórficos se señalan con letras A (0,1) y B (2,3).

VII.2.1. Los caracteres utilizados y sus respectivos estados de caracteres son los siguientes:

Carácter 1: superficie expuesta de los osteodermos del escudete cefálico.

Codificación

- a) lisa: 0 (Fig. VII.4AB).
- b) ornamentada: 1 (Fig. VII.4C).

Carácter 2: bandas nucales.

Codificación

- a) sin bandas nucales presentes: 0 (Fig. VII.5A).
- b) hasta tres bandas nucales: 1 (Fig. VII.5B).
- c) tres o más bandas nucales: 2 (Fig. VII.5C).

Se denominan bandas nucales a aquellas bandas móviles que se encuentran entre el escudete cefálico y el escudo o pseudoescudo escapular.

Carácter 3: regiones de la coraza dorsal.

Codificación

- a) coraza dorsal conformada por un pseudoescudo escapular muy rudimentario (hasta tres hileras marginales transversales), bandas móviles y escudo
-

pélvico: 0 (Fig. VII.6A).

b) coraza dorsal conformada por un pseudoescudo escapular rudimentario (más de tres hileras marginales transversales), bandas móviles y un escudo

pélvico: 1 (Fig. VII.6B).

c) coraza dorsal conformada por un escudo escapular de bandas transversales completas, bandas móviles y un escudo pélvico: 2 (Fig. VII.6C).

d) coraza dorsal compuesta sólo por osteodermos fijos conformado un único escudo: 3 (Fig. VII.6D).

Carácter 4: márgenes de la coraza dorsal:

Codificación

a) lisos: 0 (Fig. VII.6C).

b) con márgenes aserrados: 1 (Fig. VII.6B).

c) con reborde de placas bien ornamentadas pero no aserradas: 2 (Fig. VII.6D).

Carácter 5: forma del surco que delimita la figura central de las placas móviles.

Codificación

a) surco en forma de “V” ocupando toda la parte expuesta de la porción ornamentada del osteodermo: 0 (Fig. VII.7A).

b) surco en forma de “U” o ligeramente lageniforme: 1 (Fig. VII.7B).

c) limitada por dos líneas paralelas: 2 (Fig. VII.7C).

Carácter 6: zona estriada proximal entre la tecla y la región ornamentada de los osteodermos móviles.

Codificación

a) ausente: 0 (Fig. VII.8A).

b) presente: 1 (Fig. VII.8B).

Carácter 7: tamaño relativo de los forámenes pilíferos de los osteodermos móviles.

Codificación

a) como finas y numerosas puntuaciones (cada foramen corresponde a la salida de un único pelo): 0 (Fig. VII.9A)

b) forámenes pilíferos de grandes dimensiones seguramente correspondientes a la salida de varios pelos (diámetro de dos forámenes equivalente a diámetro transversal de la figura central): 1 (Fig. VII.9B)

Carácter 8: extensión proximal de las cavidades de los folículos pilosos en los osteodermos móviles.

Codificación

a) extremos proximales de las cavidades para alojar folículos pilosos extendidos hasta el tercio posterior de la porción ornamentada: 0 (Fig. VII.10AB).

b) limitados a la mitad posterior de la porción ornamentada: 1 (Fig. VII.10C).

c) extendidos anteriormente más allá de la mitad posterior de la porción ornamentada: 2 (Fig. VII.10D).

Carácter 9: disposición interna de los folículos pilosos de los osteodermos móviles.

Codificación

a) hasta 1 o 2 superpuestos por plano longitudinal de desgaste: 0 (Fig. VII.10 ABC).

b) hasta tres: 1 (Fig. VII.10D).

Carácter 10: forma de la figura central de los osteodermos fijos.

Codificación

a) lageniforme ocupando toda la superficie expuesta hasta el final del osteodermo: 0 (Fig. VII.11A).

b) figura lageniforme extendida hasta los forámenes pilíferos: 1 (Fig. VII.11B).

c) aguzada en ambos extremos: 2 (Fig. VII.11C).

d) no aguzada, con su extremo proximal en forma de U: 3 (Fig. VII.11D).

e) En forma oval rodeada de figuras periféricas, excluida del borde posterior: 4 (Fig. VII.11E).

Carácter 11: forámenes de la cara expuesta de los osteodermos fijos ubicados en el surco que separa la figura central de las periféricas.

Codificación

a) presentes en la intersección de los surcos que separan las figuras periféricas entre sí con el surco de la figura central y limitados a la mitad anterior del surco: 0 (Fig. VII.12A).

b) presentes en toda la parte anterior del surco que separa la figura central de las periféricas en la parte anterior y no limitados a la intersección: 1 (Fig. VII.12B).

VII.12B).

c) presentes en todo el surco: 2 (Fig. VII.12C).

d) figura central oval con forámenes de la cara expuesta en la intersección del surco que la rodea con los surcos que separan las figuras periféricas: 3 (Fig. VII.12D).

VII.12D).

Carácter 12: tamaño de los forámenes pilíferos de los osteodermos fijos.

Codificación

a) presentes como finas puntuaciones: 0 (Fig. VII.12A).

b) forámenes pilíferos de grandes dimensiones (dos forámenes pilíferos equivalen al diámetro transversal de la figura central): 1 (Fig. VII.12C).

Carácter 13: disposición transversal externa de los forámenes pilíferos.

Codificación

a) dispuestos en una hilera: 0 (Fig. VII.13AB).

b) en dos hileras: 1 (Fig. VII.13CD).

Carácter 14: disposición del hueso compacto y trabecular en los osteodermos fijos.

Codificación

a) sin desarrollo de capa media de hueso trabecular: 0 (Fig. VII.14A).

b) con presencia de capa media de hueso trabecular desarrollada ocupando hasta la mitad del espesor del osteodermo: 1 (Fig. VII.14B).

d) con presencia de una capa media de hueso trabecular muy desarrollada ocupando más de dos tercios del espesor del osteodermo: 2 (Fig. VII.14C).

En cortes longitudinales (histológicos o paleohistológicos) de los osteodermos fijos se reconocen tres zonas bien diferenciadas. Las zonas externa e interna están compuestas por tejido óseo compacto y la media puede estar compuesta por tejido óseo compacto o trabecular, delimitando grandes cavidades. Se eligió medir este carácter en las zonas de desgaste más externas del osteodermo evitando las zonas donde se encuentran muy desarrollados los folículos pilosos y las cámaras glandulares.

Carácter 15: morfología de las cámaras glandulares relacionadas con los forámenes de la cara expuesta de los osteodermos fijos.

Codificación

a) cámaras glandulares de contorno tubular o en forma de saco irregular de boca ancha: 0 (Fig. VII.15A).

b) cámaras glandulares de contorno circular con un único conducto delgado: 1 (Fig. VII.15B).

c) cámaras glandulares de contorno circular con uno y/o dos conductos delgados: 2 (Fig. VII.15C).

d) cámara glandular tubular con un único conducto bien delgado: 3 (Fig. VII.15C).

Carácter 16: ubicación de las cavidades para los folículos pilosos.

Codificación

- a) ubicadas en el tercio posterior del osteodermos: 0 (Fig. VII.16A).
- b) ubicadas hasta la mitad posterior del osteodermo: 1 (Fig. VII.16BC).
- c) ubicadas anteriormente más allá de la mitad posterior del osteodermo: 2 (Fig. VII.16D).

Carácter 17: disposición interna de los folículos pilosos.

Codificación

- a) uno o dos superpuestos por plano de desgaste: 0 (Fig. VII.17A).
- b) hasta tres superpuestos por plano de desgaste: 1 (Fig. VII.17B).
- c) más de tres superpuestos por plano de desgaste: 2 (Fig. VII.17C).

Carácter 18: número de dientes superiores.

Codificación

- a) nueve: 0 (Fig. VII.18A).
- b) ocho: 1 (Fig. VII.18B).
- c) seis: 2 (Fig. VII.18C).
- d) cinco: 3 (Fig. VII.18D).

Carácter 19: número de dientes inferiores.

Codificación

- a) nueve o diez: 0 (Fig. VII.19AB).
 - b) ocho: 1 (Fig. VII. 19C).
-

b) cinco: 2 (Fig. VII.19D).

c) cuatro: 3 (Fig. VII.19E).

Carácter 20: dientes premaxilares.

Codificación

a) presentes: 0 (Fig. VII.20A).

b) ausentes: 1 (Fig. VII.20B).

Carácter 21: desgaste dentario.

Codificación

a) superficie oclusal biselada anteroposteriormente en todos los dientes o salvo el primero y/o el último: 0 (Fig. VII.21A).

b) porción anterior de la hilera dentaria exhibiendo un desgaste biselado y dientes posteriores con desgaste plano: 1 (Fig. VII.21B).

c) superficie oclusal con desgaste plano en todos los dientes: 2 (Fig. VII. 21C).

Carácter 22: histología de la región central del diente.

Codificación

a) centro del diente compuesto de ortodentina modificada: 0 (Fig. VII.20A)

b) centro del diente compuesto por un núcleo elevado de osteodentina: 1 (Fig. VII.20B).

Carácter 23: orientación del diámetro del eje anteroposterior de los dientes en relación con el eje anteroposterior de la serie dentaria.

Codificación

- a) todos los dientes con su diámetro máximo anteroposterior orientados paralelamente al eje longitudinal de la serie dentaria: 0 (Fig. VII.22A).
- b) dientes posteriores orientados oblicuamente al eje longitudinal de la serie dentaria: 1 (Fig. VII.22B).
- c) dientes anteriores en posición oblicua en relación al eje longitudinal de la serie dentaria: 2 (Fig. VII.22C).
- d) todos los dientes oblicuos al eje de la serie dentaria: 3 (Fig. VII.22D).

Carácter 24: forma de los dientes de la serie inferior.

Codificación

- a) todos los dientes con sección transversal oval: 0 (Fig. VII.22A).
- b) dientes anteriores comprimidos labiolingualmente y dientes posteriores con su diámetros próximos: 1 (Fig. VII.22F).
- c) dientes anteriores ovales y posteriores ligeramente bilobulados: 2 (Fig. VII.22B).
- d) dientes anteriores y posteriores pueden ser ligeramente bilobulados con dientes ovales intercalados: 3 (Fig. VII. 22D).
- g) dientes anteriores ovales o bilobulados y dientes posteriores trilobulados o todos trilobulados: 4 (Fig. VII.22CE).

Carácter 25: longitud de la serie dentaria inferior.

Codificación

a) ocupando más de la mitad del total de la longitud de la mandíbula: 0 (Fig. VII.23AB).

b) ocupando menos de la mitad del total de la longitud de la mandíbula: 1 (Fig. VII.23C).

Carácter 26: longitud de la parte edéntula de la rama mandibular.

Codificación

a) prácticamente ausente: 0 (Fig. VII.23A).

b) reducida a la mitad de la longitud de la sínfisis mandibular o menos: 1 (Fig. VII. 23B).

c) amplia, mayor o igual a la longitud de la sínfisis mandibular: 2 (Fig. VII.23C).

Carácter 27: posición relativa de la parte más posterior de la sínfisis mandibular al foramen mentoniano más anterior.

Codificación

a) posterior: 0 (Fig. VII.24).

b) anterior: 1.

Carácter 28: límite anterior de la serie dentaria inferior en relación al límite posterior de la sínfisis.

Codificación

a) posterior a la sínfisis mandibular: 0 (Fig. VII.25A).

b) al menos dos dientes inferiores dorsales a la sínfisis mandibular: 1 (Fig. VII.25B).

Carácter 29: altura de la rama horizontal mandibular.

Codificación

- a) baja, altura máxima de la rama horizontal, menor al 10% de la máxima longitud mandibular: 0 (Fig. VII.26A).
- b) altura moderada, altura máxima de la rama horizontal mayor o igual al 10% y menor al 20% de la máxima longitud mandibular: 1 (Fig. VII.26B).
- c) alta, altura máxima de la rama horizontal mayor al 20% de la máxima longitud mandibular: 2 (Fig. VII.26C).

Carácter 30: posición del último diente inferior en relación al borde anterior de la rama mandibular ascendente.

Codificación:

- a) visible, colocado bien anterior a ella: 0 (Fig. VII.27A).
- b) parcialmente oculto en vista lateral: 1 (Fig. VII.27B).
- c) totalmente oculto en vista lateral: 2 (Fig. VII.27C).

Carácter 31: forma del proceso coronoideo.

Codificación

- a) alargado con los bordes anterior y posterior ligeramente paralelos uno con otro: 0 (Fig. VII.28A).
 - b) alargado con los bordes anterior y posterior fuertemente divergentes ventralmente: 1 (Fig. VII.28B).
-

Carácter 32: distancia relativa entre los procesos coronoideo, condilar y angular de la mandíbula.

Codificación

- a) cóndilo más cerca al angular que al coronoideo: 0 (Fig. VII.29A).
- b) los tres casi equidistantes: 1 (Fig. VII.29B).
- c) cóndilo más cerca del coronoideo que del angular: 2 (Fig. VII.29C).

Carácter 33: elevación del cóndilo mandibular sobre la serie dentaria.

Codificación

- a) menor que dos veces la altura de la rama mandibular horizontal, medida a nivel del último diente (parte media del alvéolo dentario): 0 (Fig. VII.30AB).
- b) distancia vertical del cóndilo a la serie dentaria más que dos veces la altura de la rama mandibular horizontal: 1 (Fig. VII.30C).

Carácter 34: forma del cóndilo mandibular en vista dorsal.

Codificación

- a) angosto, el diámetro anteroposterior mayor que una vez y media el diámetro transversal: 0 (Fig. VII.31A).
- c) ancho, diámetro anteroposterior menor que una vez y media el diámetro transversal: 1 (Fig. VII.31C).

Carácter 35: orientación de la carilla articular del cóndilo mandibular en vista lateral.

Codificación

- a) mira posterodorsalmente: 0 (Fig. VII.31A).
- b) dorsalmente: 1 (Fig. VII.31B).
- c) anterodorsalmente: 2 (Fig. VII.31C).

Carácter 36: borde ventral del proceso angular.

Codificación

- a) ventral al borde inferior de la rama horizontal: 0 (Fig. VII.32A).
- b) dorsal al borde inferior de la rama horizontal: 1 (Fig. VII.32B).

Carácter 37: posición del foramen mandibular.

Codificación

- a) menos que la longitud de dos dientes (definido aquí como el diámetro máximo anteroposterior del diente más grande) detrás del último molariforme: 0 (Fig. VII.33A).
- b) más de cinco longitudes dentarias detrás del último molariforme: 1 (Fig. VII.33B).

Carácter 38: orientación del hocico en vista lateral.

Codificación:

- a) horizontal: 0 (Fig. VII.34A).
- b) curvado hacia abajo: 1 (Fig. VII.34B).

Carácter 39: longitud del rostro por delante del margen orbital anterior.

- a) mayor o igual al 60%: 0 (Fig. VII.35A).
-

b) mayor o igual al 40% y menor al 60%: 1 (Fig. VII.35B).

c) corto, menor al 40% de la LCM: 2 (Fig. VII.35C).

Carácter 40: longitud del hueso nasal.

Codificación

a) mayor que el 35% de la LCM: 0 (Fig. VII.36A).

b) mayor o igual que el 25% y menor que el 35% de la LCM: 1 (Fig. VII.36B).

c) corto, menor que el 25% de la LCM: 0 (Fig. VII.36C).

Carácter 41: longitud de la sutura premaxilar- nasal.

Codificación

a) elongada, mayor al 12% de la longitud cóndilo basal del cráneo: 0 (Fig. VII.37A).

b) corta, menor al 10% de la longitud cóndilo basal del cráneo: 1 (Fig. VII.37B).

Carácter 42: muesca bien definida sobre el borde antero-ventral del premaxilar.

Codificación

a) ausente: 0 (Fig. VII.38A).

b) presente: 1 (Fig. VII.38B).

Carácter 43: forma de las narinas.

Codificación

a) ancho mayor que la altura: 0 (Fig. VII.39A).

b) altura mayor que el ancho: 1 (Fig. VII.39B).

Carácter 44: inclinación de la abertura nasal externa en vista lateral.

Codificación

a) anteroventral: 0 (Fig. VII.40A).

b) anterior: 1 (Fig. VII.40B).

Carácter 45: borde anterior del nasal en vista dorsal.

Codificación

a) con distintivos procesos mediales y laterales separados por una escotadura: 0 (Fig. VII.41A).

b) sin procesos distintivos, típicamente formando una curva convexa uniforme: 1 (Fig. VII.41B).

Carácter 46: posición del foramen infraorbitario relativo al proceso cigomático del maxilar.

Codificación

a) anterior a dicho proceso, no visible en vista ventral: 0.

b) lateral, visible en vista ventral: 1 (Fig. VII.42).

Carácter 47: forma de la porción facial expuesta del lagrimal.

Codificación

a) triangular: 0 (Fig. VII.43A).

b) cuadrangular: 1 (Fig. VII.43B).

Carácter 48: longitud de la serie dentaria superior.

Codificación

- a) corta, menor al 30% de la LCM: 0 (Fig. VII.44A).
- b) mayor o igual al 30% y menor al 35%: 1 (Fig. VII.44B).
- c) mayor o igual al 35% y menor al 40% del LCM: 2 (Fig. VII.44C).
- d) elongada mayor o igual al 40%: 3 (Fig. VII.44D).

Carácter 49: tamaño del foramen incisivo.

Codificación

- a) grande, diámetro máximo igual o mayor que la mitad de la longitud anteroposterior del premaxilar medida en la línea media: 0 (Fig. VII.45A).
- b) pequeño, diámetro máximo menor que la mitad de la longitud anteroposterior del premaxilar: 1 (Fig. VII.45B).

Carácter 50: participación del maxilar en el margen posterolateral del foramen incisivo.

Codificación

- a) maxilar presente: 0 (Fig. VII.45A).
- b) ausente, foramen incisivo completamente o casi completamente rodeado por el premaxilar: 1 (Fig. VII.45B).

Carácter 51: forma de la sutura palatal maxilar/premaxilar en vista ventral.

Codificación

- a) forma de “u” o “v” con el extremo mesial dirigido posteriormente: 0 (Fig. VII.46A).
- b) forma de “v” con el extremo mesial dirigido hacia adelante: 1 (Fig. VII.46B).
- c) forma de “w” con el ápice mesial dirigido hacia adelante: 2 (Fig. VII.46C).

Carácter 52: forma de la sutura palatino-maxilar.

Codificación

- a) rectangular con esquinas anterolaterales angulares: 0 (Fig. VII.46A).
- b) en forma de “U” con bordes anterolaterales redondeados: 1 (Fig. VII.46C).
- c) en forma de “M” con el ápice medio dirigido posteriormente y ángulos anterolaterales redondeados: 2 (Fig. VII.46D).

Carácter 53: extensión anterior del proceso horizontal del palatino en relación a la raíz anterior del arco cigomático.

Codificación

- a) posterior o al mismo nivel del borde posterior de la raíz cigomática: 0 (Fig. VII.47A).
- b) anterior al borde posterior de la raíz cigomática: 1 (Fig. VII.47B).

Carácter 54: extensión posterior del paladar en relación a la serie dentaria.

Codificación

- a) al nivel del último molar o no extendido posteriormente detrás de la serie dentaria por más de un diámetro anteroposterior del diente más grande: 0 (Fig. VII.48A).
-

b) extendido posteriormente detrás de la serie dentaria por más de un diámetro anteroposterior del diente más grande: 1 (Fig. VII.48B).

Carácter 55: exposición pterigoidea sobre el borde posterior del paladar duro.

Codificación

a) ausente: 0 (Fig. VII.48A).

b) presente: 1 (Fig. VII.48B).

Carácter 56: ancho máximo del cráneo a la altura de los arcos cigomáticos.

Codificación

a) ancho, mayor al 45% de la LCM: 0 (Fig. VII.49A).

b) angosto, menor al 45% de la LCM: 1 (Fig. VII.49B).

Carácter 57: ancho del mínimo interorbital.

Codificación

a) mayor o igual al 20%, y menor al 25%: 0 (Fig. VII.50A).

b) mayor o igual al 25%, y menor al 30%: 1 (Fig. VII.50B).

c) mayor o igual al 30% de la LCM: 2 (Fig. VII. 50C).

Carácter 58: proceso ventral del arco cigomático.

Codificación

a) ausente: 0 (Fig. VII.51A).

b) presente como una proyección sobre el arco cigomático en la sutura yugal/maxilar: 1 (Fig. VII.51B).

c) presente como un elongado proceso comprimido anteroposteriormente en la mitad anterior del yugal: 2 (Fig. VII.51C).

d) presente como una proceso elongado comprimido mediolateralmente sobre la mitad posterior del yugal: 3 (Fig. VII.51D).

Carácter 59: forma de la sutura yugal/escamoso.

Codificación

a) sutura orientada oblicuamente en relación al eje longitudinal del cráneo: 0 (Fig. VII.52A).

b) sutura horizontal con respecto al eje longitudinal del cráneo; puede tener forma de L con el componente lateral más largo: 1 (Fig. VII.52B).

c) sutura ausente, cigoma incompleto: 2 (Fig. VII.52C).

Carácter 60: orientación de la raíz posterior del cigoma.

Codificación

a) dirigido anteriormente a anterolateralmente: 0 (Fig. VII.53A).

b) lateralmente: 1 (Fig. VII.53B).

Carácter 61: posición de las líneas del temporal.

Codificación

a) reunidas en la línea media dorsal formando una cresta sagital: 0 (Fig. VII.54A).

b) líneas aproximadas a la línea media dorsal, pero no se reúnen en la línea media para formar una cresta sagital: 1 (Fig. VII.54B).

c) no se aproximan en la línea media: 2 (Fig. VII.54C).

Carácter 62: forámenes vasculares múltiples sobre la superficie dorsal del frontal alrededor de la línea media.

Codificación

a) presente: 0 (Fig. VII.55A).

b) ausente: 1 (Fig. VII.55B).

Carácter 63: forámenes vasculares situados en la región posterolateral del frontal (dentro de la fosa temporal).

Codificación

a) presentes: 0 (Fig. VII.56A).

b) ausentes: 1 (Fig. VII.56B).

Carácter 64: número de forámenes para la rami temporalis en la fosa temporal del parietal (cerca de la sutura parietal/escamoso).

Codificación

a) 5 o menos: 0 (Fig. VII.56B).

b) más de 5: 1 (Fig. VII.56A).

Carácter 65: exposición del supraoccipital en el techo del cráneo.

Codificación

a) presente: 0 (Fig. VII.57A).

b) ausente: 1 (Fig. VII.57B).

Carácter 66: forma de la cresta nucal en vista dorsal.

Codificación

a) sin extensiones posteriores laterales a la línea media, aproximadamente en forma de "C": 0 (Fig. VII.58A).

b) en forma de "W" con extensiones posteriores situadas lateralmente a la línea media: 1 (Fig. VII.58B).

Carácter 67: longitud de la región postglenoidea del cráneo.

Codificación

a) mayor al 25% de la LCM: 0 (Fig. VII.59A).

b) reducida, mayor al 20% de la LCM, menor al 25%: 1 (Fig. VII.59B).

c) mayor o igual al 15%, menor al 20% de la LCM: 2 (Fig. VII.59C).

Carácter 68: forma de la fosa glenoidea.

Codificación

a) concava: 0 (Fig. VII.60A).

b) aplanada: 1 (Fig. VII.60B).

c) convexa: 2 (Fig. VII.60CD).

Carácter 69: ancho máximo de la fosa glenoidea en relación a su longitud anteroposterior.

-
- a) fosa glenoidea larga y estrecha, relación ancho/largo menor a 1: 0 (Fig. VII.60AB).
 - b) relación ancho/largo igual a 1, menor a 1.5: 1 (Fig. VII.60C).
 - b) fosa glenoidea amplia y corta, relación ancho/largo mayor a 1.5: 2 (Fig. VII.60D).

Carácter 70: inclinación de la línea media del occipital en vista lateral.

Codificación:

- a) anterodorsal: 0 (Fig. VII.61A).
- b) aproximadamente vertical: 1 (Fig. VII.61B).
- c) posterodorsal: 2 (Fig. VII.61C).

Carácter 71: superficie lateral del ectotimpánico.

Codificación

- a) no osificada, meato auditivo externo presente: 0 (Fig. VII.62A).
- b) forma un meato auditivo externo incompleto: 1 (Fig. VII.62B).
- c) forma un meato auditivo externo completo, pero corto: 2 (Fig. VII.62C).
- d) forma un meato auditivo externo completo, tubular y elongado: 3 (Fig. VII.62D).

Carácter 72: fosas o tubérculos para el rectus capitis/ longus capitis sobre el basioccipital.

Codificación

- a) ausentes: 0 (Fig. VII.63A).
-

b) ligeramente desarrollados: 1 (Fig. VII.63B).

c) bien desarrollados: 2 (Fig. VII.63C).

Carácter 73: proceso paracondilar del exoccipital.

Codificación

a) ausente: 0.

c) presente: 1 (Fig. VII.64).

Carácter 74: forma del cóndilo occipital en vista ventral.

Codificación

a) ligeramente triangular, angosto: 0 (Fig. VII.65A).

b) ligeramente rectangular: 1 (Fig. VII.65B).

Carácter 75: muesca lateral del cóndilo occipital.

Codificación

a) ausente: 0 (Fig. VII.66A).

b) presente: 1 (Fig. VII.66BC).

Carácter 76: forma del occipucio.

Codificación

a) la altura máxima es ligeramente equivalente o mayor que el ancho máximo:

0 (Fig. VII.67A).

b) moderadamente ancho, el ancho máximo es igual o mayor a 1.25 veces la altura máxima: 1 (Fig. VII.67B).

c) bajo y ancho: el ancho máximo es igual o mayor a 1.5 veces la altura máxima: 2 (Fig. VII.67C).

Carácter 77: ancho del foramen magnum.

Codificación

a) angosto, ancho máximo menor o igual que la mitad del ancho máximo del occipucio: 0 (Fig. VII.67A).

b) amplio, ancho máximo mayor que la mitad del ancho máximo del occipucio: 1 (Fig. VII.67BC).

Carácter 78: exposición occipital del escamoso.

a) ausente: 0

b) presente: 1 (Fig. VII.67C).

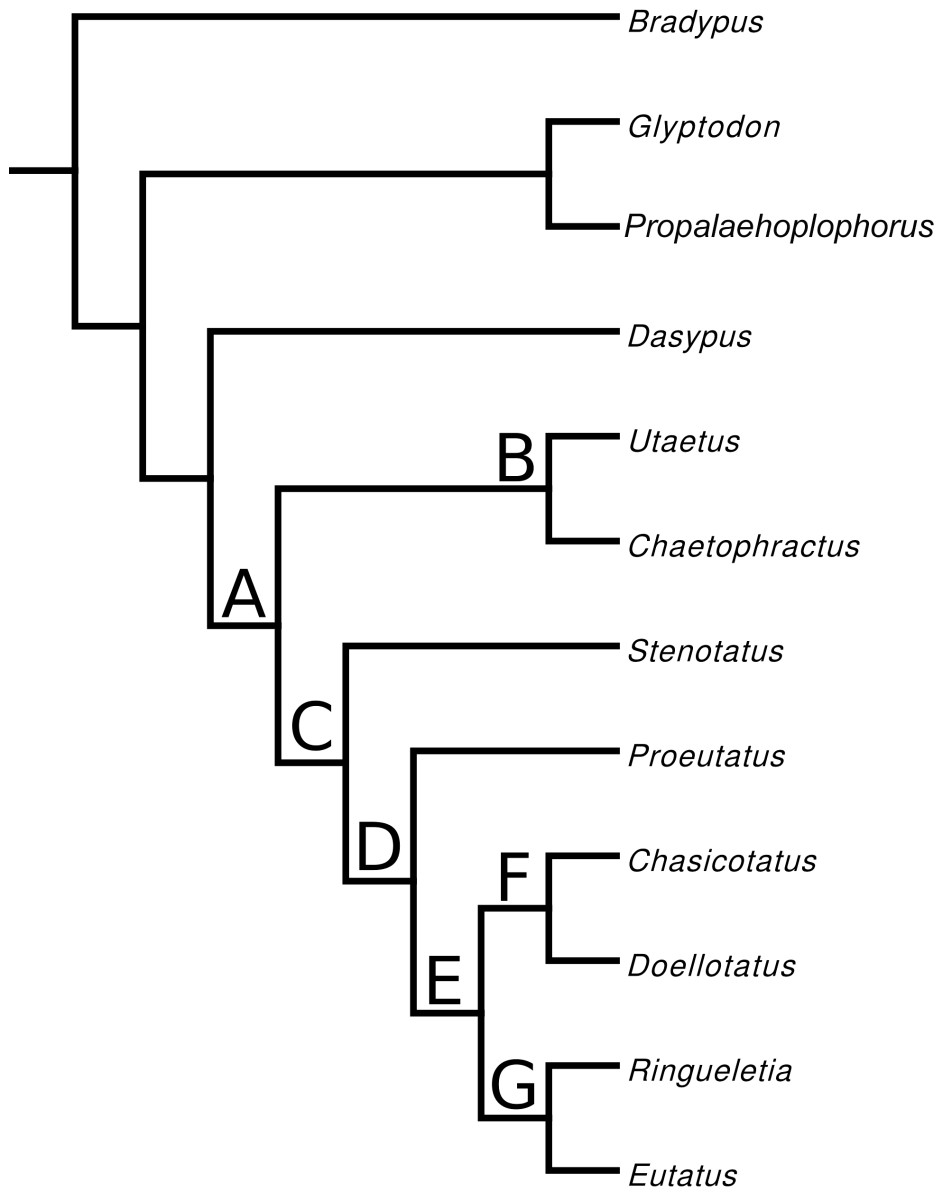
VII.2.2. Procedimiento

La matriz de datos fue analizada con el programa TNT (Tree analysis using New Technology), versión 1.0 (Goloboff, 2000); se realizó una búsqueda exacta bajo pesos iguales, la regla de colapsamiento utilizada fue la de “minimun length”.

VII.2.3. Resultados

De este análisis se obtuvo un único árbol de 165 pasos. Con un Índice de consistencia (CI) de 0,75 y un índice de retención (RI) de 0,71.

En cladograma obtenido los Eutatini constituyen un grupo monofilético, con los Euphractini como grupo hermano y diferenciados de los gliptodontes con los cuales, por lo menos en parte, habían sido asociados.



Nodo A: Subfamilia Euphractinae

Los Eutatini conforman un clado dentro de los Dasypodidae y se agrupan junto con los Euphractini dentro de la familia Euphractinae, esta hipótesis fue sostenida previamente por Patterson y Pascual (1968); Scillato-Yané (1980, 1982); McKenna y Bell (1997). En el cladograma de este análisis los Euphractinae están sostenidos por las siguientes sinapomorfías:

1. Presencia de hasta tres bandas nucales 2 (1).
2. Hocico curvado hacia abajo 38 (1).
3. Sutura premaxilar nasal elongada 41 (0).
4. Lagrimal cuadrangular 47 (1).
5. Relación de la fosa glenoidea largo/ ancho igual a 1, menor a 1.5: 69 (1).
6. Inclinación de la línea media occipital en vista lateral aproximadamente vertical 70 (1).
7. Fosas o tubérculos para el rectus capitis, sobre el basioccipital, bien desarrollados: 72 (2).

Nodo B: Tribu Euphractini

Los dos integrantes de la tribu Euphractini incluidos en este análisis conforman un clado sustentado por la siguiente sinapomorfía.

1. Parte edéntula mandibular prácticamente ausente: 26 (0).

Nodo C: Tribu Eutatini

Según este análisis los Eutatini son monofiléticos, las sinapomorfías que sustentan este clado son:

1. Escudo escapular rudimentario: 3 (1).
2. Forámenes pilíferos de grandes dimensiones en los osteodermos de las distintas regiones de la coraza (móviles y fijos): 7 (1); 12 (1).
3. Forámenes de la cara expuesta de los osteodermos fijos, no limitados a la intersección de los surcos que delimitan la figura central de las periféricas, sino dispuestos en el surco que delimita la figura central: 11 (1).
4. Folículos pilosos dispuestos internamente extendiéndose hasta la mitad posterior del osteodermo: 16 (1).
5. Centro del diente compuesto por un núcleo elevado de osteodentina: 22 (1).

Nodo D: Este clado que agrupa a *Proeutatus*, *Chasicotatus*, *Doellotatus*, *Eutatus* y *Ringueletia* se establece por una única sinapomorfía:

1. Surco que delimita la figura en forma de “U” o ligeramente lageniforme: 5 (1).

Nodo E: Este clado conformado por los Eutatini del Neógeno tardío se sustenta por dos sinapomorfías:

1. Folículos pilosos dispuestos superpuestos hasta tres por plano de desgaste: 17 (1).
 2. Superficie lateral del ectotimpánico formando un meato auditivo externo incompleto: 71 (1).
-

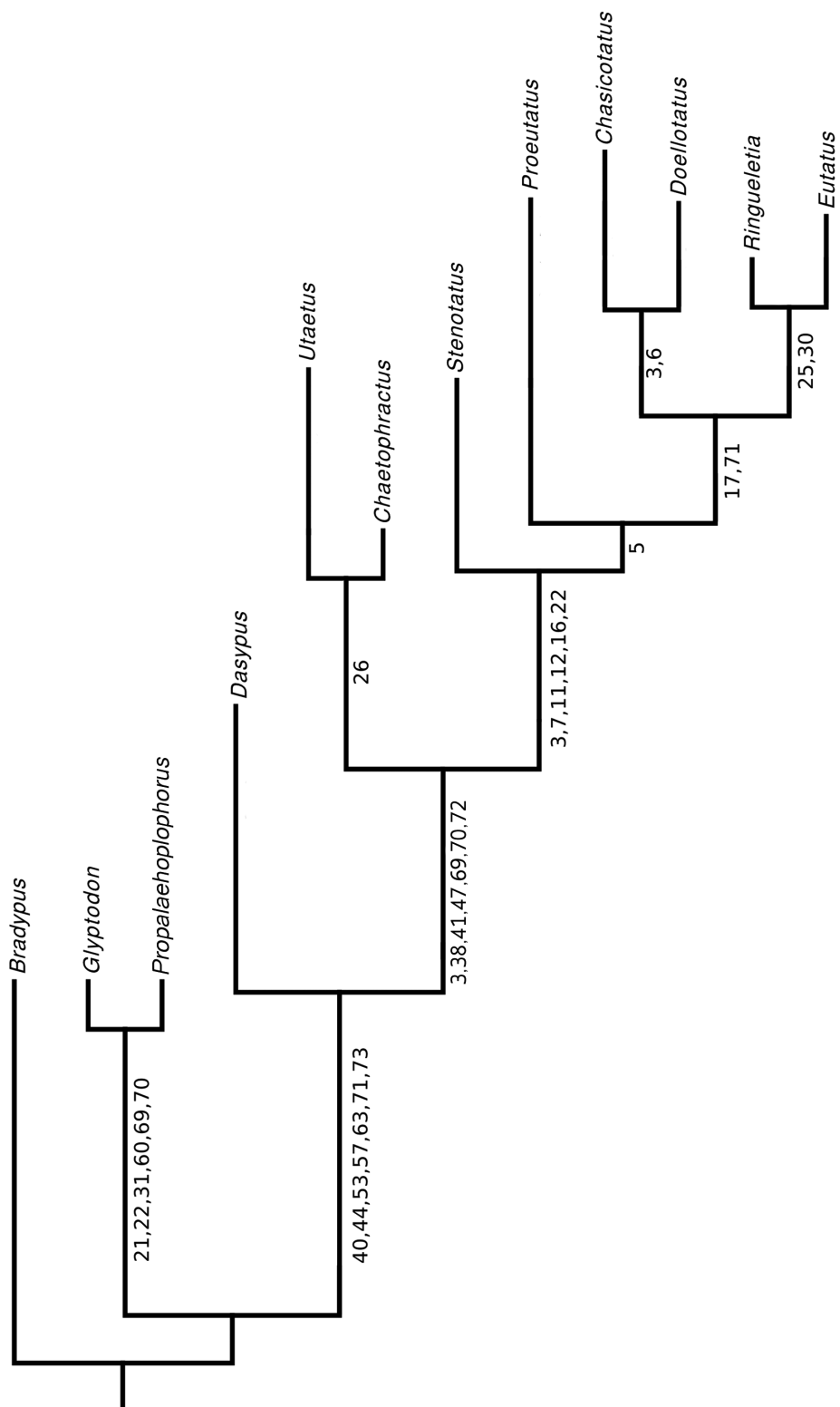
Hay que destacar que esta última sinapomorfía no está presente en *Chasicotatus* ya que no se conoce restos craneanos de esta especie.

Nodo F: Este clado queda sustentado por dos sinapomorfías.

1. Seudoescudo escapular sumamente rudimentario: 3 (0).
2. Zona entre la tecla y la porción ornamentada lisa: 6 (0).

Nodo G: El clado conformado por *Eutatus* y *Ringueletia* está sostenido por dos sinapomorfías.

1. Serie dentaria inferior que ocupa menos de la mitad del total de la longitud de la mandíbula: 25 (1)
 2. Último diente de la mandíbula totalmente oculto detrás de la rama mandibular: 30 (2).
-



Materiales

Bradypus: MLP-DCPV S/N. PIMUZ AV 2698.

Propalaeohoplophorus: MLP: 1615, S/N.

Proeutatus: FMNH: P-13197, P-13199. MLP: 71-X-10-24, 90-XI-29-4.

Eutatus: AMNH-11231. MLP: 69-IX-5-3, 00-VII-5-1. MMCIPAS: 2901-3068.

MMP S-171.

Doellotatus: MACN: 7944, 7945, 7946. MLP: 91-III-1-44, 52-IX-27-9.

Chasicotatus: MLP: 76-VI-12-11, 76-VI-12-38.

Ringueletia: MLP: 52-X-1-47, MMP: 610-M; MACN: 7625.

Stenotatus: YPM PV: 15863, MLP: 92-XI-18-25.

Chaetophractus: MLP-CF: 1352, 1462. Cortes histológicos depositados en la Colección de Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata.

Utaetus: MLP: 5426, AMNH 28668.

Dasypus: MLP-CF: 75. Cortes histológicos depositados en la Colección de Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata.

Glyptodon: MMP: 3985; MCA: 2015; MLP: Sala de exposición del Museo de La Plata.

	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	
<i>Bradypus</i>	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	3	1	0	0	3	3	1	1	0	1	2	B	0	
<i>Propalaeohoplophorus</i>	1	0	3	2	n	n	n	n	n	4	3	n	n	2	3	n	n	1	1	1	2	1	2	4	0	1	0	1	2	2	1	
<i>Proeutatus</i>	0	?	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	?	1	0	0	0	0	1	1	1	2	0	2	0	0	1	0	0	
<i>Eutatus</i>	1	2	1	1	1	1	1	2	1	3	1	1	0	1	2	B	2	0	0	1	0	1	0	0	1	2	0	0	1	2	0	
<i>Doellotatus</i>	0	?	0	1	1	0	1	1	A	3	B	1	0	1	2	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	
<i>Ringueletia</i>	?	?	?	?	1	1	1	2	0	3	1	1	1	1	2	2	1	?	0	?	0	1	0	0	1	2	0	0	1	2	0	
<i>Stenotatus</i>	0	?	1	1	2	1	1	2	0	3	1	1	0	1	2	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	?	0	?	1	?	
<i>Chasicotatus</i>	?	1	0	1	2	0	1	1	0	2	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Dasybus</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	
<i>Chaetophractus</i>	1	1	2	1	2	1	0	0	0	3	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Utaetus</i>	0	?	?	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	?	0	?	?	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>Glyptodon</i>	1	0	3	2	?	?	?	?	?	4	3	?	?	2	3	?	?	1	1	1	2	1	2	4	0	1	0	1	2	2	1	

	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62
<i>Bradypus</i>	2	1	A	0	0	0	0	2	2	?	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	2	0	2	1
<i>Propalaeohoplophorus</i>	2	1	1	2	1	0	0	2	2	1	0	0	1	1	1	1	3	1	1	2	?	0	0	?	0	2	2	1	1	0	?
<i>Proeutatus</i>	2	1	1	2	1	0	0	1	0	0	?	0	0	1	0	1	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Eutatus</i>	2	1	1	2	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1
<i>Doellotatus</i>	2	1	1	2	1	0	1	0	0	?	1	0	0	1	1	?	1	1	1	1	2	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1
<i>Ringueletia</i>	2	1	1	2	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?
<i>Stenotatus</i>	2	?	?	2	1	0	1	?	?	?	?	0	0	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?
<i>Chasicotatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Dasypus</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	A	0	0	0	1	1
<i>Chaetophractus</i>	2	1	1	2	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	3	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0
<i>Utaetus</i>	1	0	1	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0
<i>Glyptodon</i>	2	1	1	2	1	0	0	2	2	1	0	0	1	1	0	0	3	0	0	?	?	0	0	1	0	2	2	1	1	0	1

	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78
<i>Bradypus</i>	1	0	0	0	0	0	0	2	2	1	1	0	0	2	1	0
<i>Propalaeohoplophorus</i>	1	1	1	1	1	2	2	0	?	1	1	1	1	1	1	1
<i>Proeutatus</i>	0	1	1	1	2	2	1	0	0	2	0	1	1	1	1	1
<i>Eutatus</i>	0	1	1	1	2	2	1	1	1	2	0	1	1	1	1	0
<i>Doellotatus</i>	0	1	1	1	2	2	1	1	1	2	0	1	1	1	1	0
<i>Ringueletia</i>	?	1	1	1	?	?	?	1	?	?	?	1	1	1	1	0
<i>Stenotatus</i>	0	1	1	1	?	?	?	1	?	?	?	1	1	?	?	?
<i>Chasicotatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Dasyypus</i>	0	0	1	A	2	1	0	2	0	A	0	1	1	0	0	0
<i>Chaetophractus</i>	0	1	1	1	1	2	1	1	3	2	0	1	1	1	1	1
<i>Utaetus</i>	?	1	?	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Glyptodon</i>	1	1	0	1	1	2	2	0	2	1	1	1	0	2	1	1

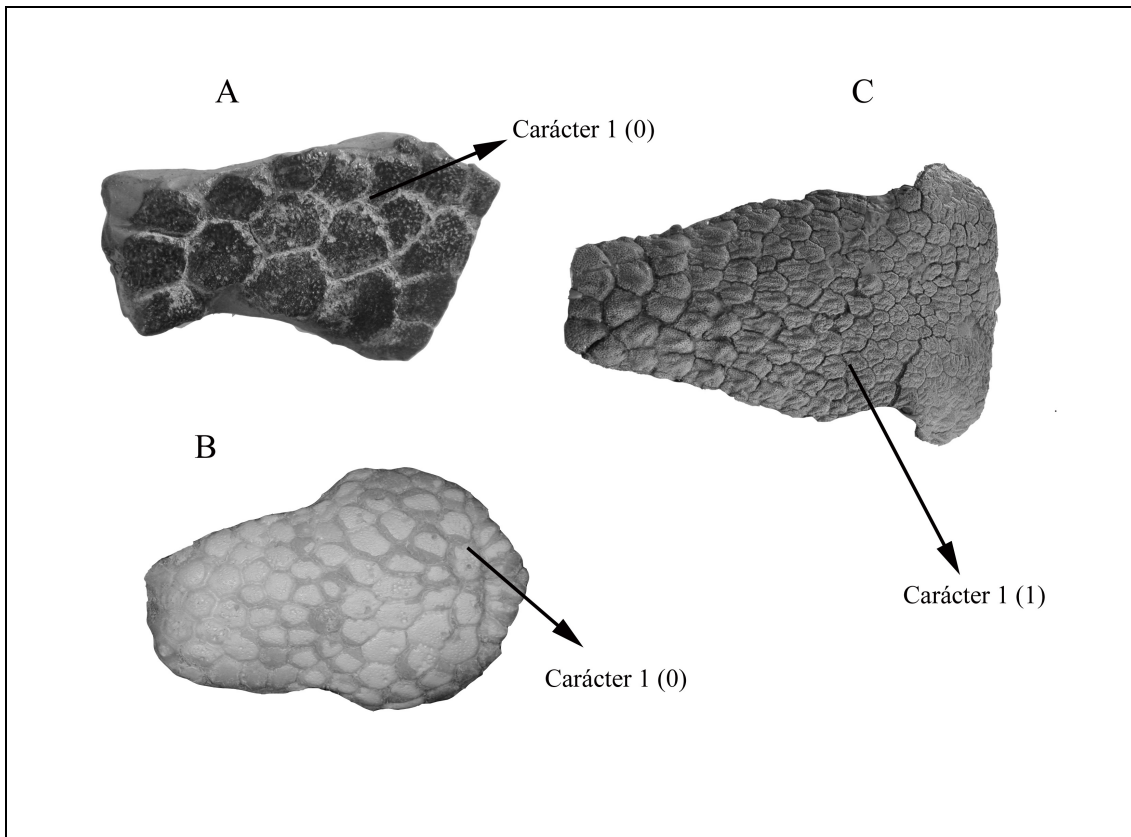


Fig. VII.4. Escudete cefálico. A. *Doellotatus*. B. *Dasytus*. C. *Eutatus*.

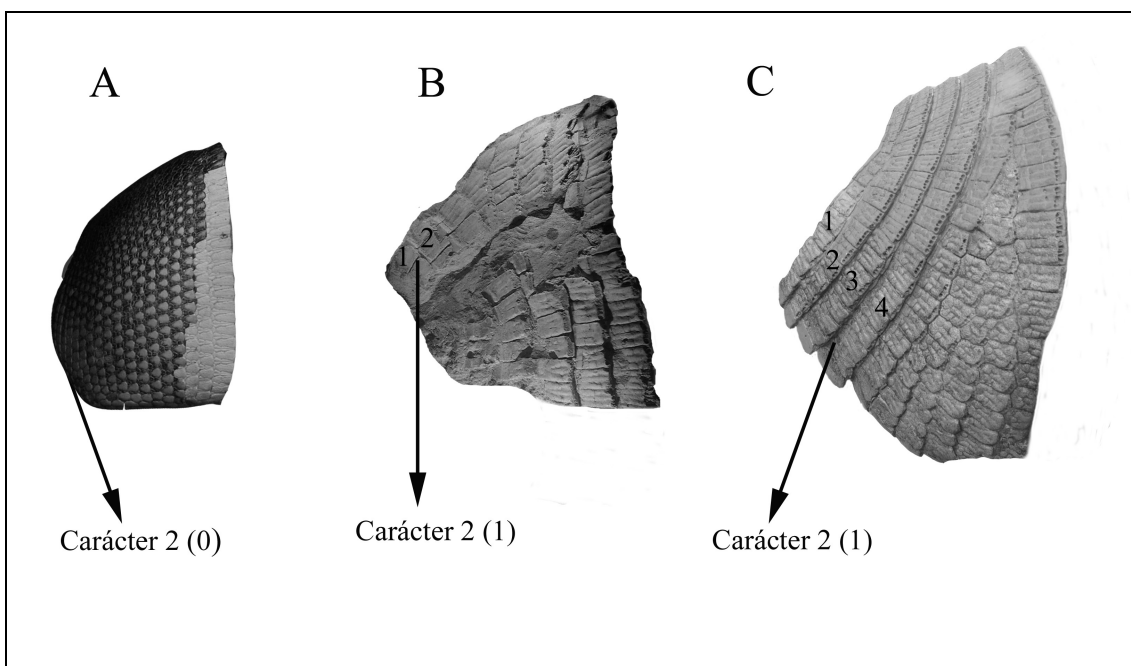


Fig. VII.5. Bandas nucales. A. *Dasytus*. B. *Chasicotatus*. C. *Eutatus*.

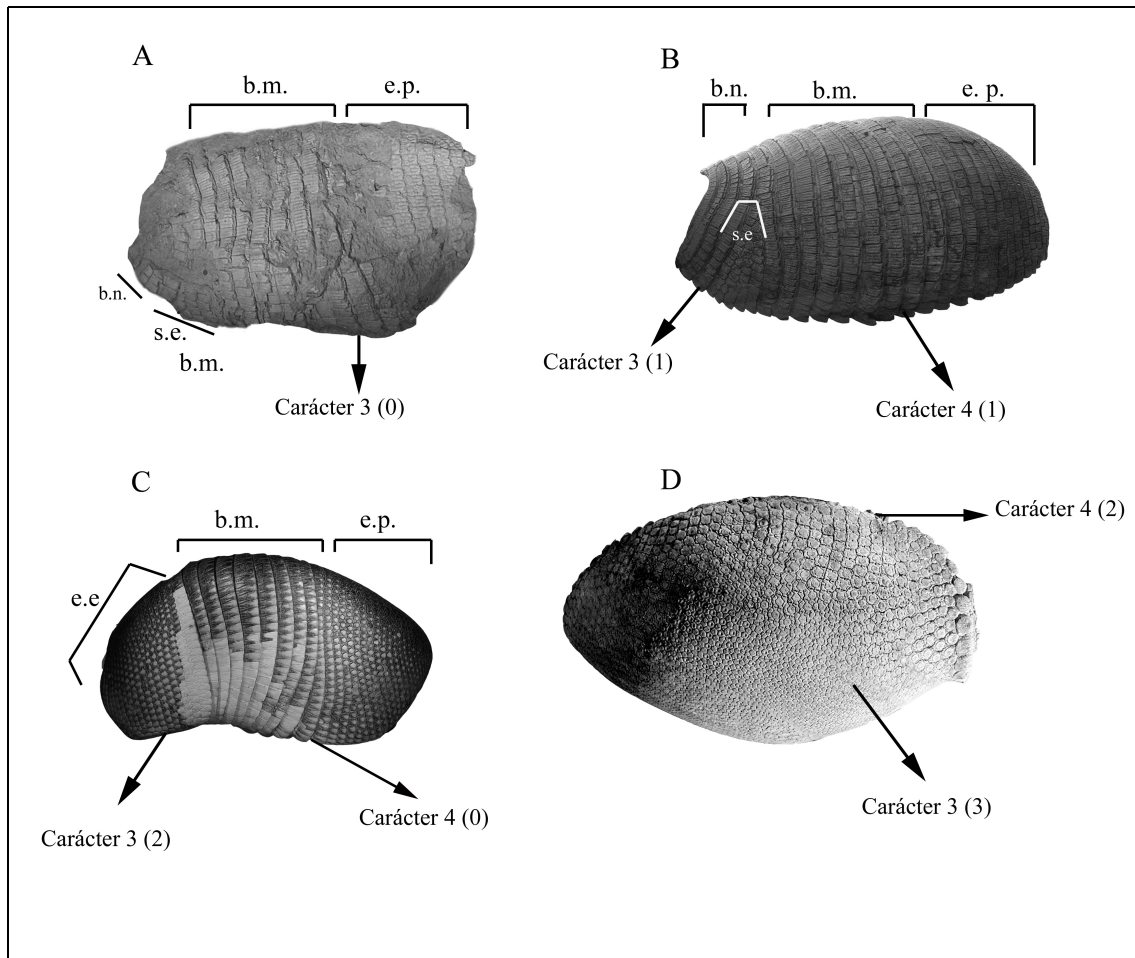


Fig. VII.6. Distintas regiones de la coraza dorsal y sus márgenes. A. *Chasicotatus*. B. *Eutatus*. C. *Dasypus*. D. *Glyptodon*. b.m., bandas móviles; b.n., bandas nucales; e.e. escudo escapular; e.p., escudo pélvico. s.e., pseudoescudoescapular.

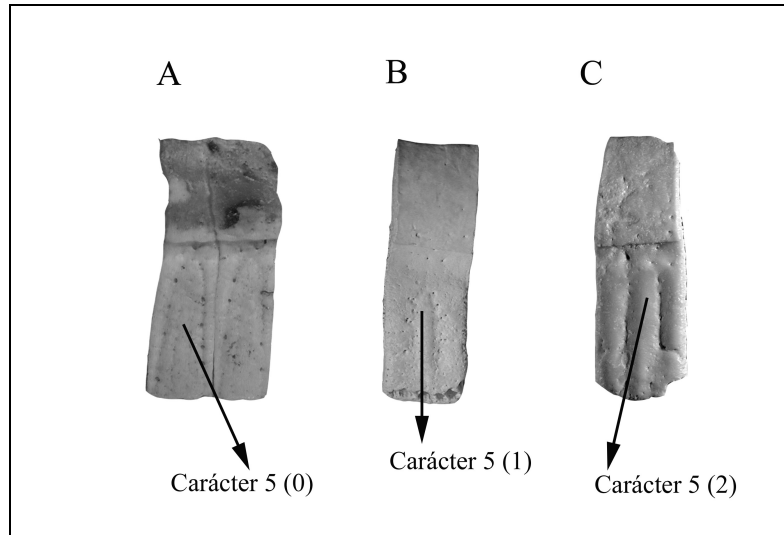


Fig. VII.7. Osteoderms móviles. A. *Dasyus*. B. *Doellotatus*. C. *Chasicotatus*.

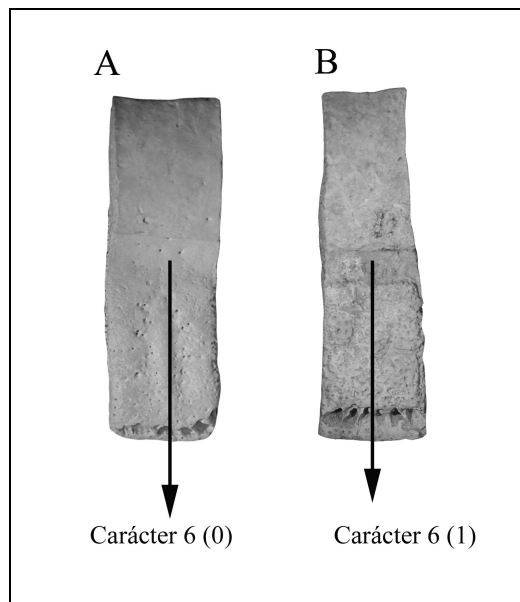


Fig. VII. 8. Osteoderms móviles. A. *Doellotatus*. B. *Eutatus*.

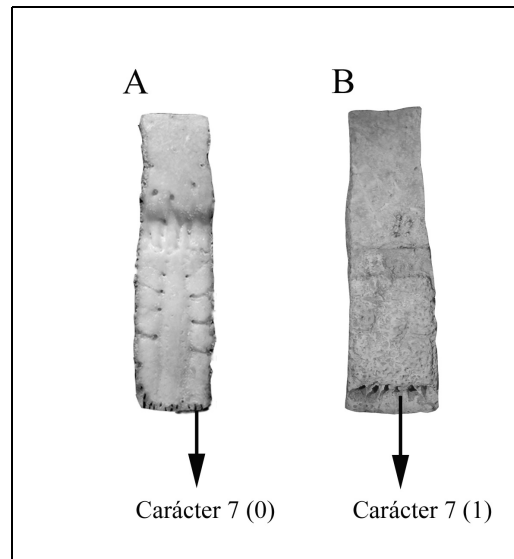


Fig. VII. 9. Osteoderms móviles. A. *Chaetophractus*. B. *Eutatus*

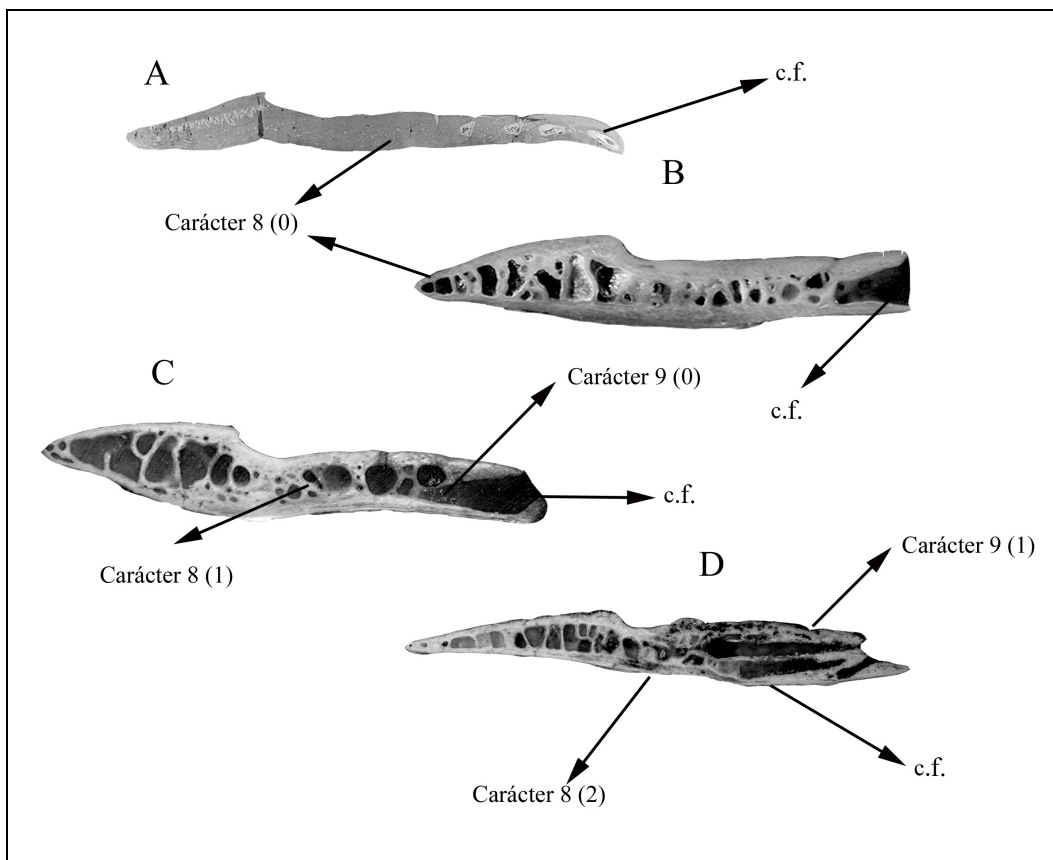


Fig. VII.10. Cortes histológicos y paleohistológicos . A *Dasypus*. B *Chasicotatus*. C *Doellotatus*. D *Eutatus*. c.f., cavidad folículo piloso.

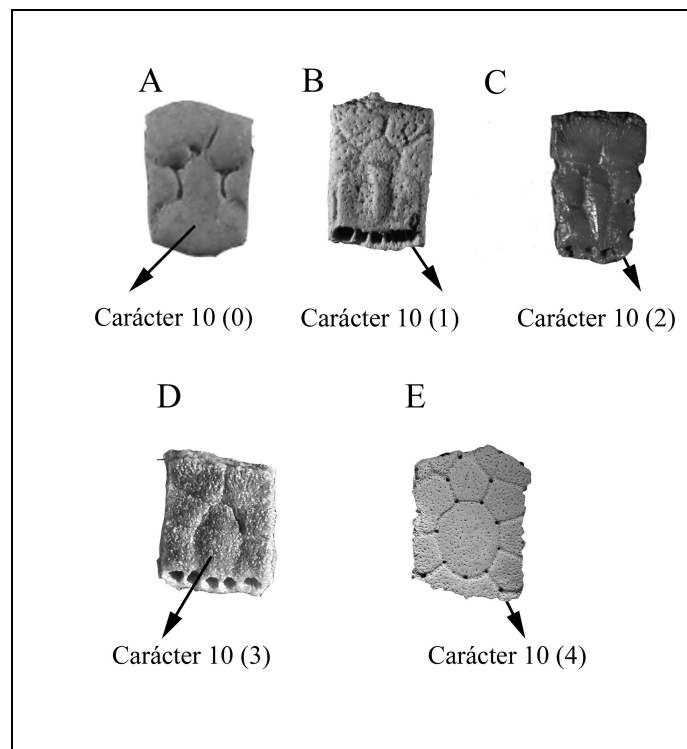


Fig. VII.11. Osteoderms fijos. A. *Utaetus*. B. *Proeutatus*. C. *Chasicotatus*. D. *Doellotatus*. E. *Propalaehoplophorus*.

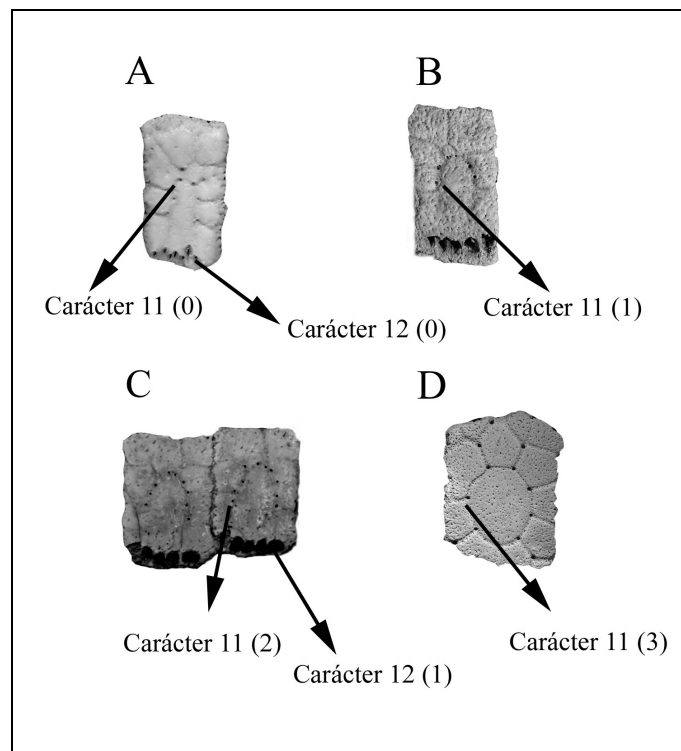


Fig. VII.12. Osteoderms fijos. A. *Chaetophractus*. B. *Eutatus*. C. *Doellotatus*. D. *Propalaehoplophorus*.

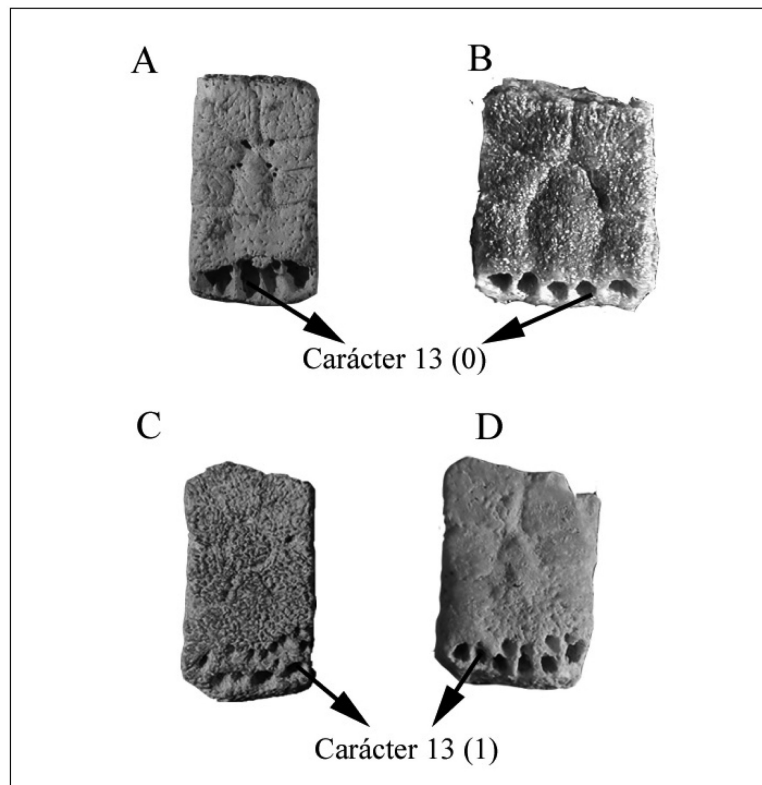


Fig. VII. 13. Osteodermos fijos. A. *Eutatus*. B. *Doellotatus*. C. *Ringueletia*. D. *Chasicotatus*.

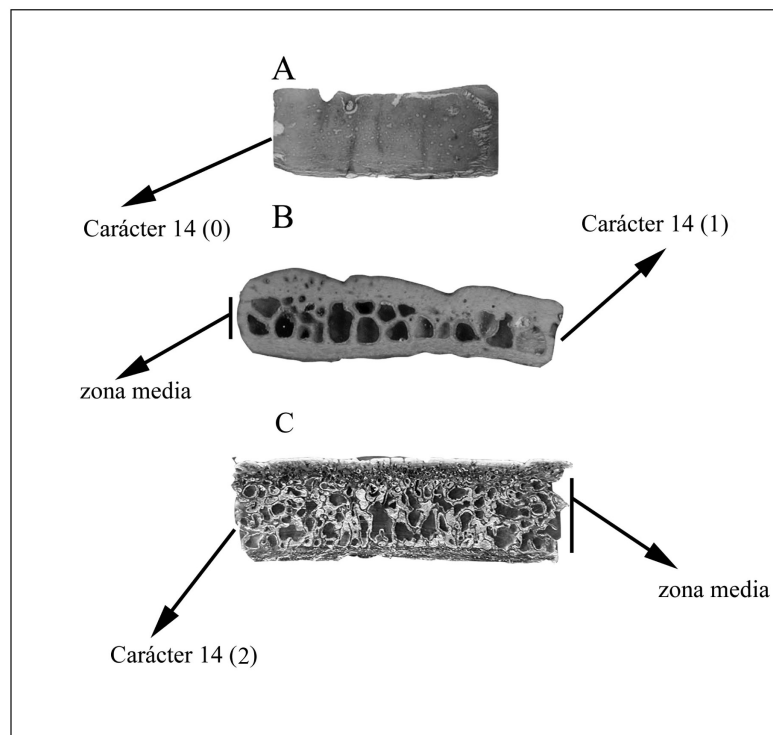


Fig. VII.14. Secciones longitudinales histológicas y paleohistológicas. A. *Dasytus*. B. *Chasicotatus*. C. *Propalaeohoplophorus*

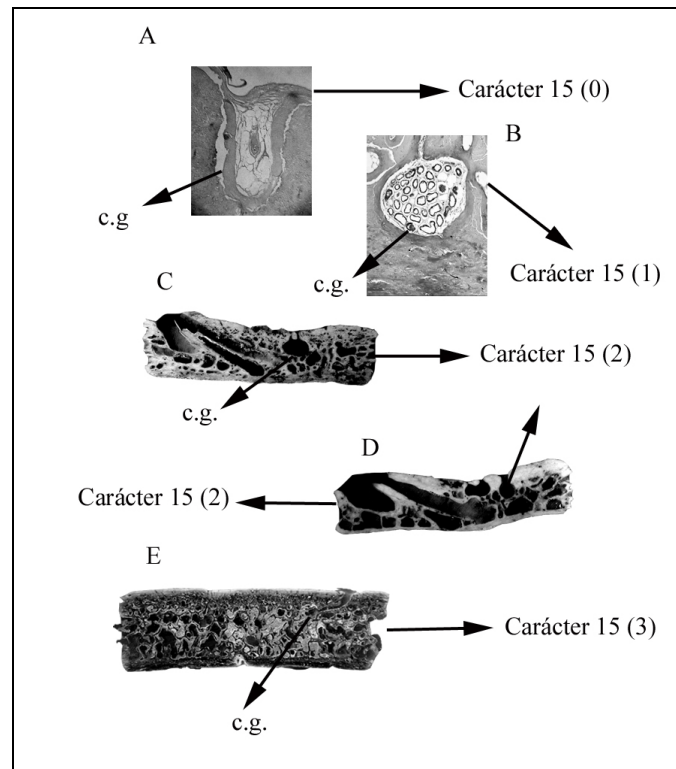


Fig. VII.15. Cámaras glandulares. A. *Dasybus*. B. *Chaetophractus*. C.D. *Eutatus*. E. *Propalaeophophorus*. c.g. cámara glandular.

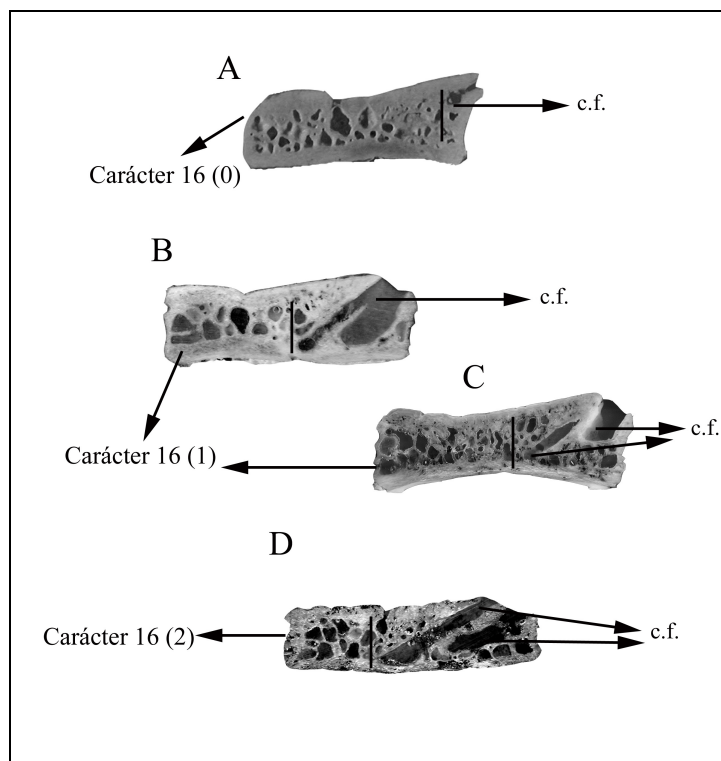


Fig. VII.16. Cavidades de folículos pilosos. A. *Utaetus*. B. *Doellotatus*. C. *Proeutatus*. D. *Ringueletia*, c.f., cavidad folículo piloso.

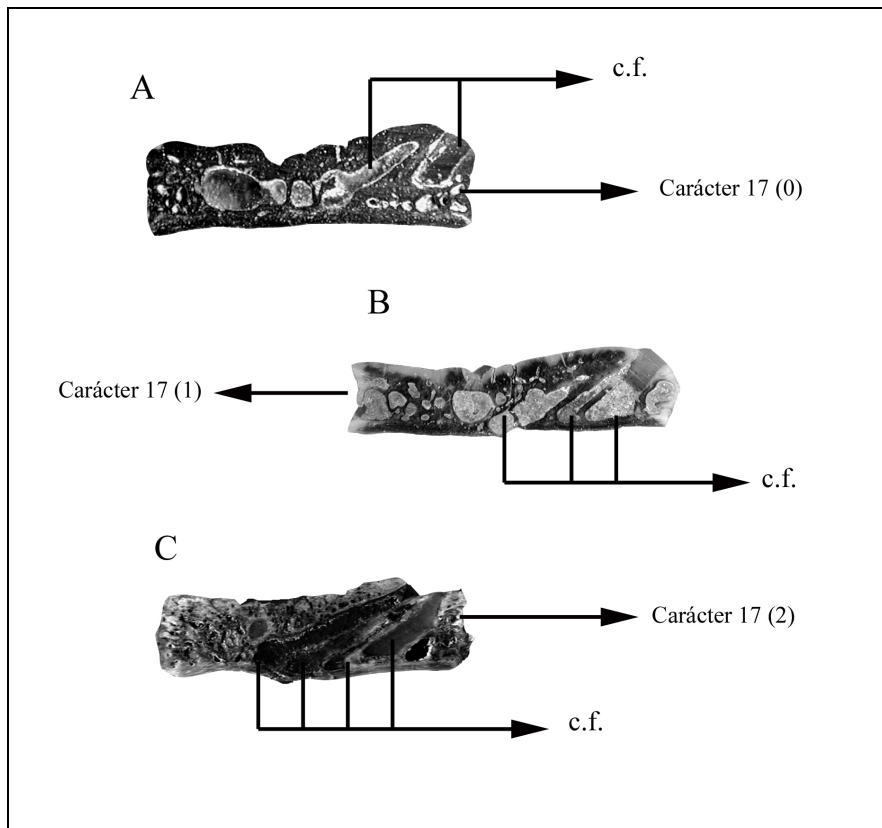


Fig. VII.17. A. *Stenotatus*. B. *Doellotatus*. C. *Eutatus*. c.f., cavidad folículo piloso.

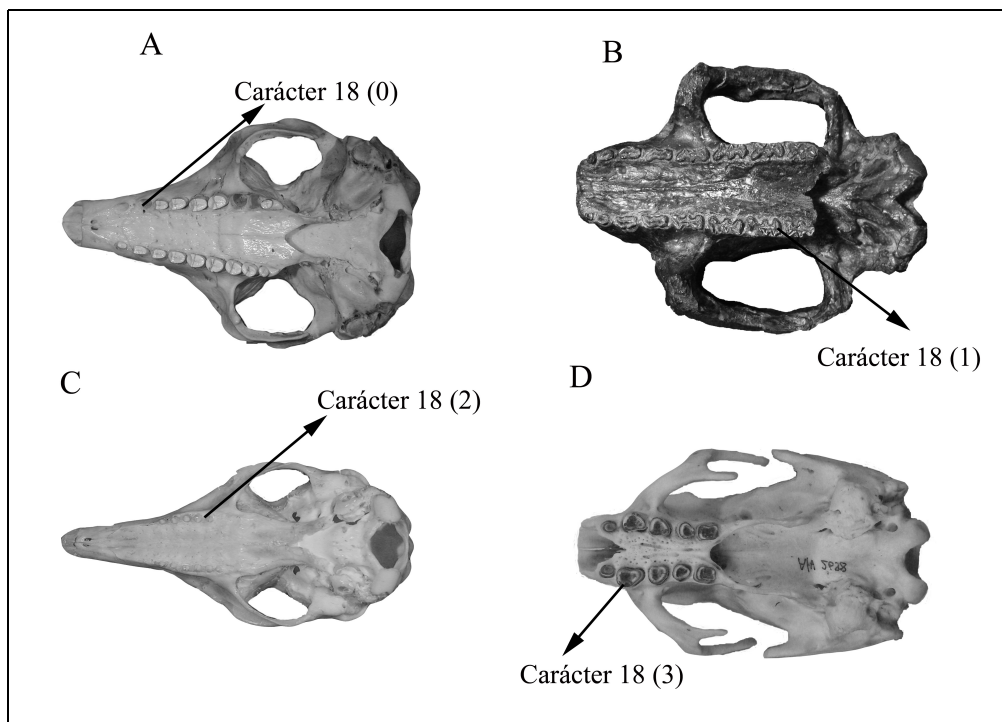


Fig. VII.18. A. *Chaetophractus*. B. *Propalaeohoplophorus*. C. *Dasypus*. D. *Bradypus*.

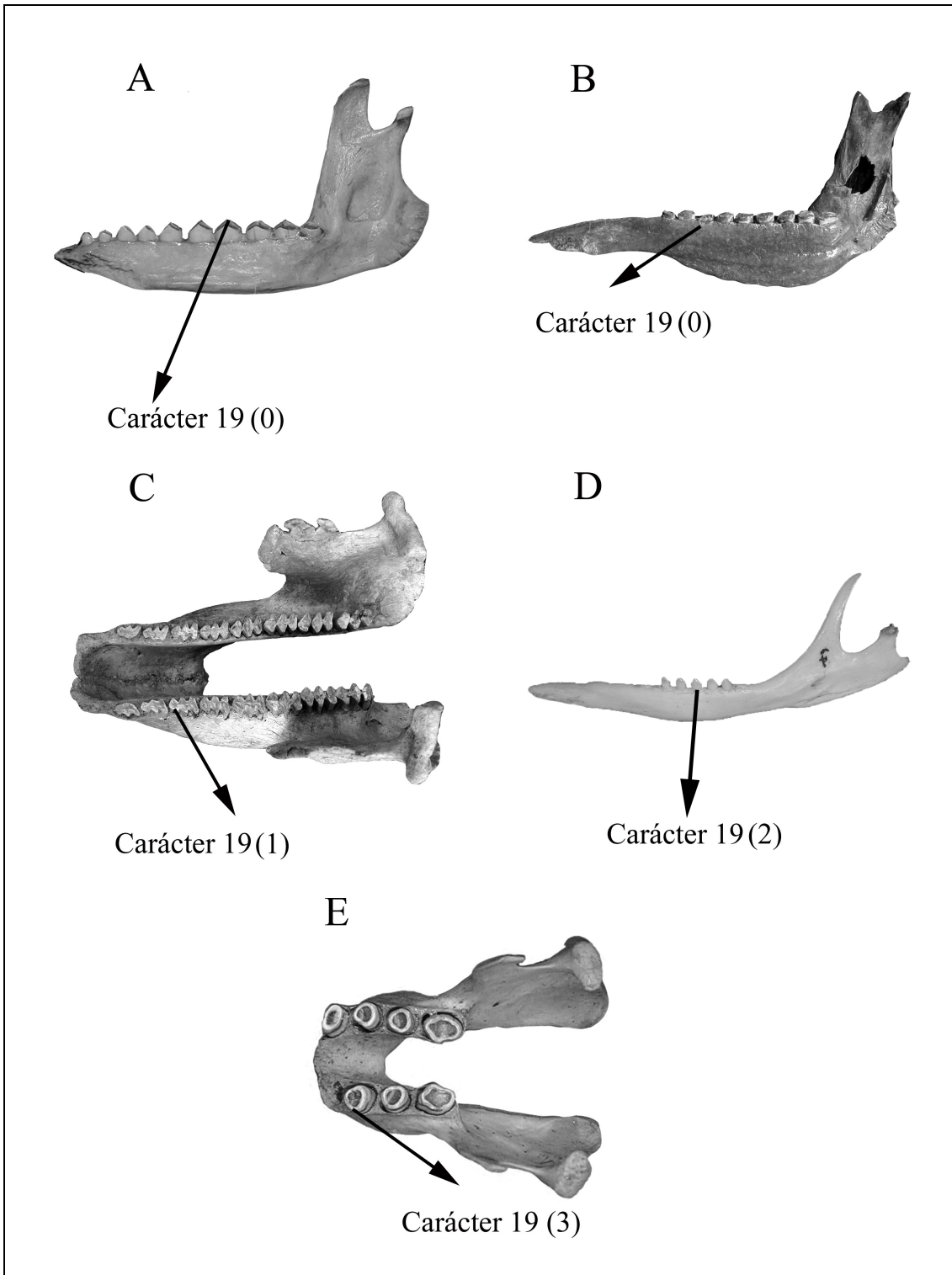


Fig. VII.19. A. *Chaetophractus*. B. *Eutatus*. C. *Propalaeohoplorus*. D. *Dasypus*. E. *Bradypus*.

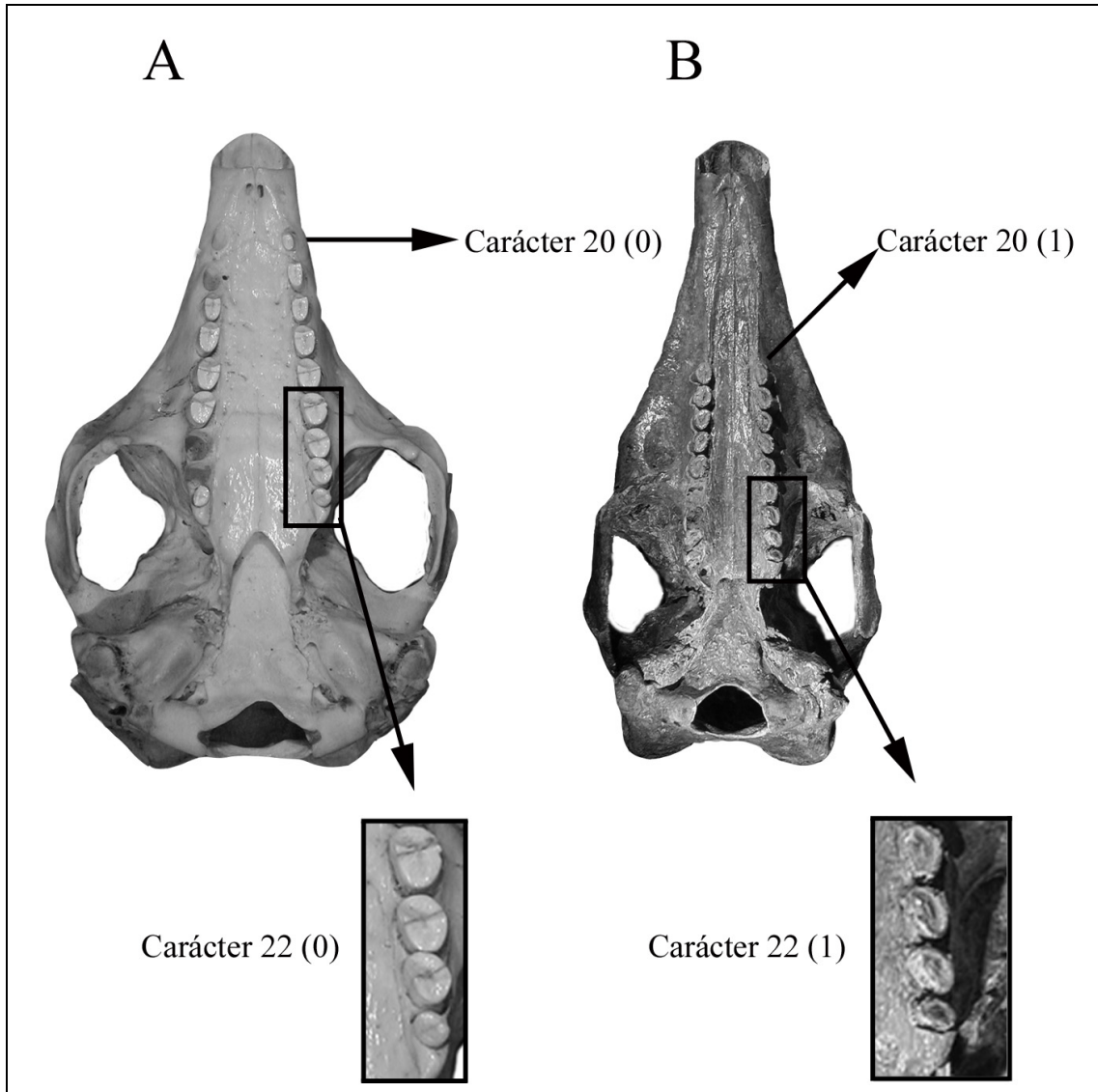


Fig. VII.20. A. *Chaetophractus*. B. *Eutatus*.

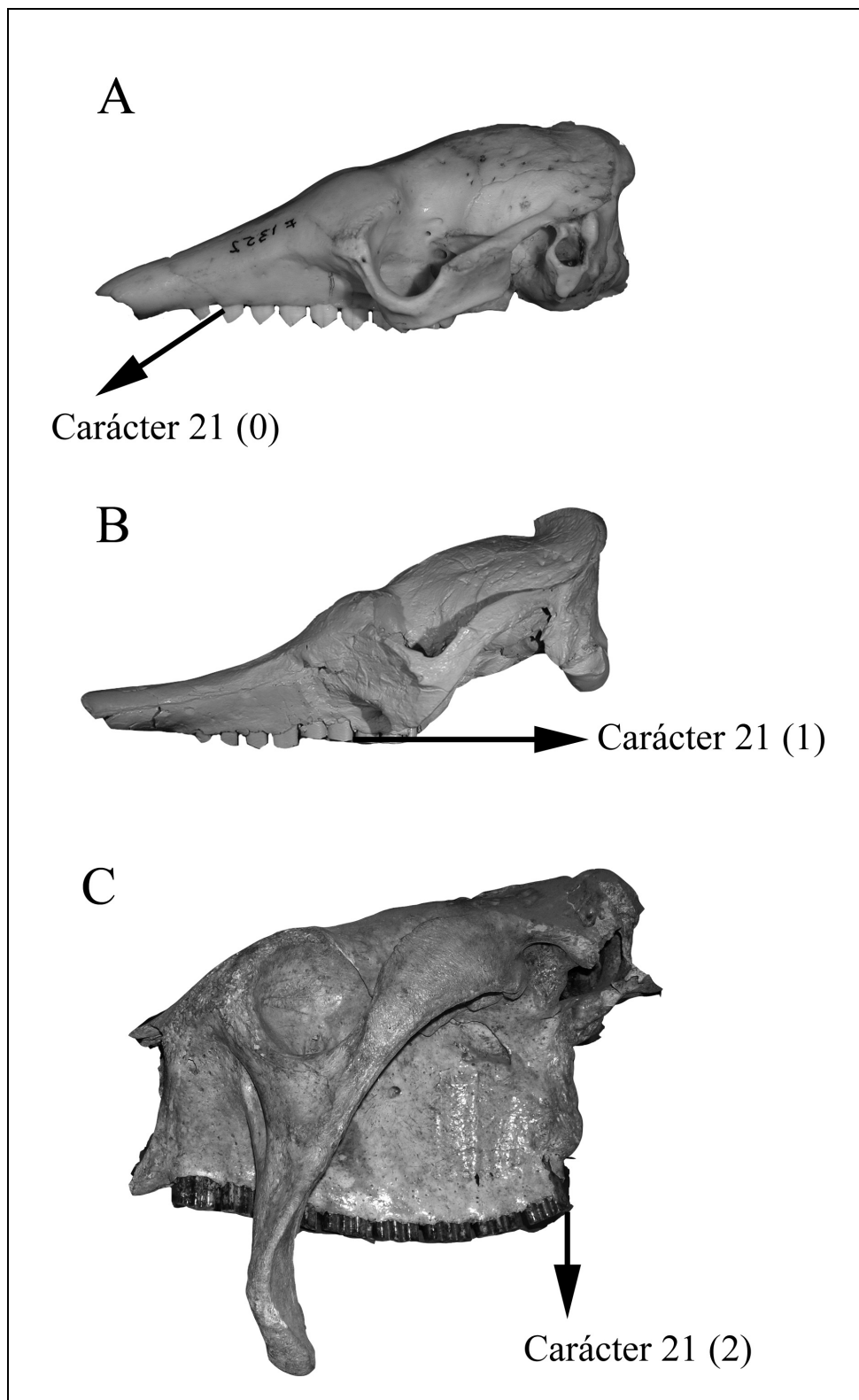


Fig. VII.21. A. *Chaetophractus*. B. *Proeutatus*. C. *Glyptodon*.

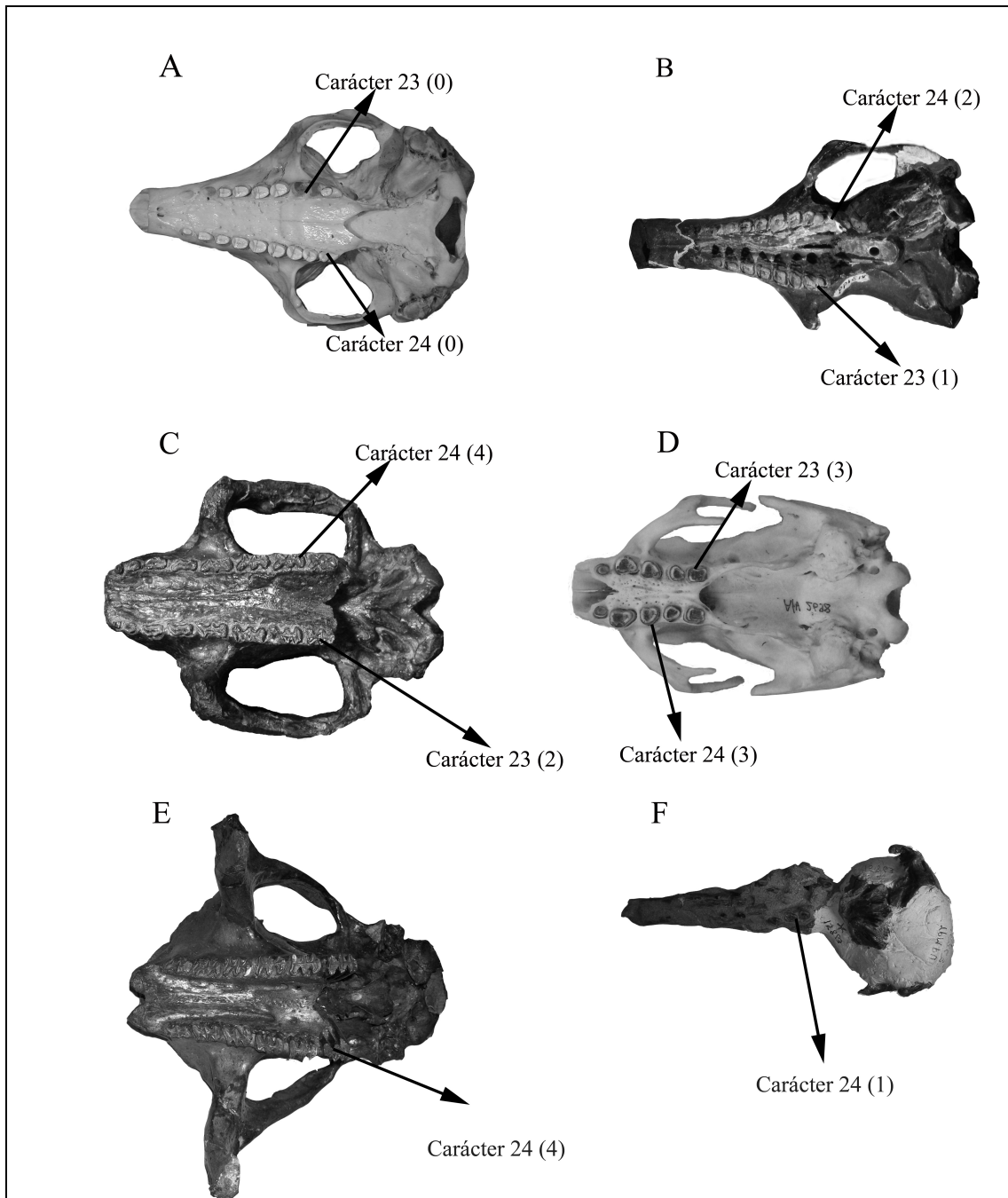


Fig. VII.22. A. *Chaetophractus*. B. *Proeutatus*. C. *Propalaeohoplophorus*. D. *Bradypus*. E. *Glyptodon*. F. *Stenotatus*.

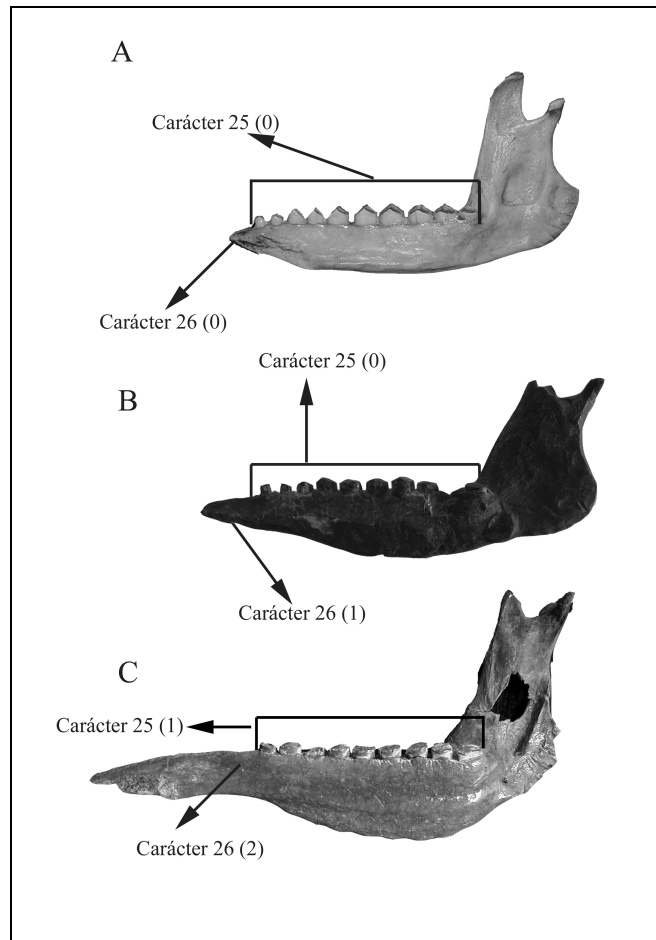


Fig. VII.23. A. *Chaetophractus*. B. *Doellotatus*. C. *Eutatus*.

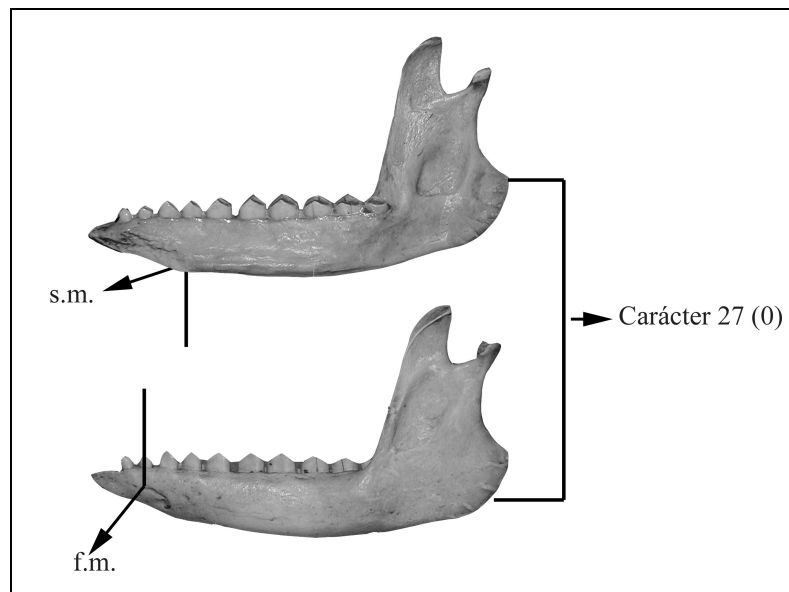


Fig. VII.24. *Chaetophractus*, s.m., sínfisis mandibular, f.m., forámen mentoniano.

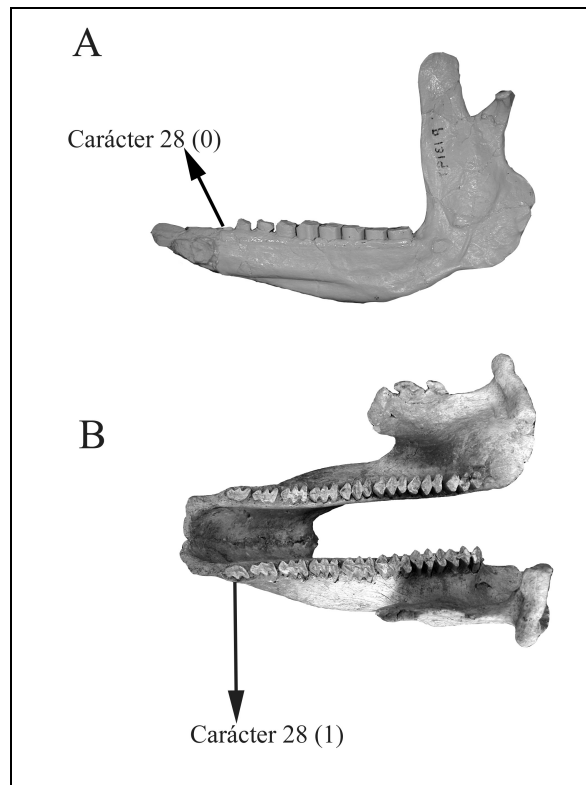


Fig. VII.25. A. *Proeutatus*. B. *Glyptodon*.

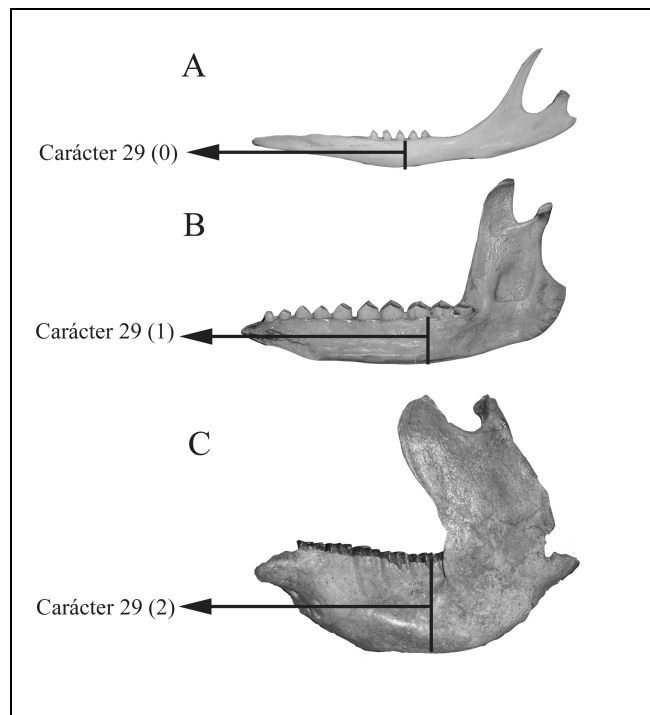


Fig. VII.26. A. *Dasypus*. B. *Chaetophractus*. C. *Propalaeohoplophorus*.

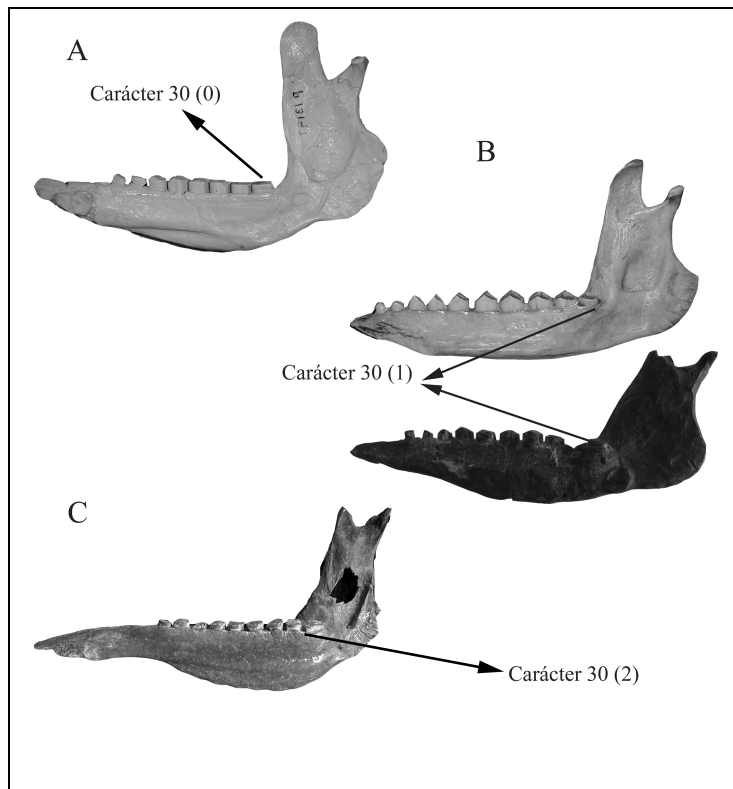


Fig. VII.27. A. *Proeutatus*. B. *Chaetophractus* y *Doellotatus*. C. *Eutatus*.

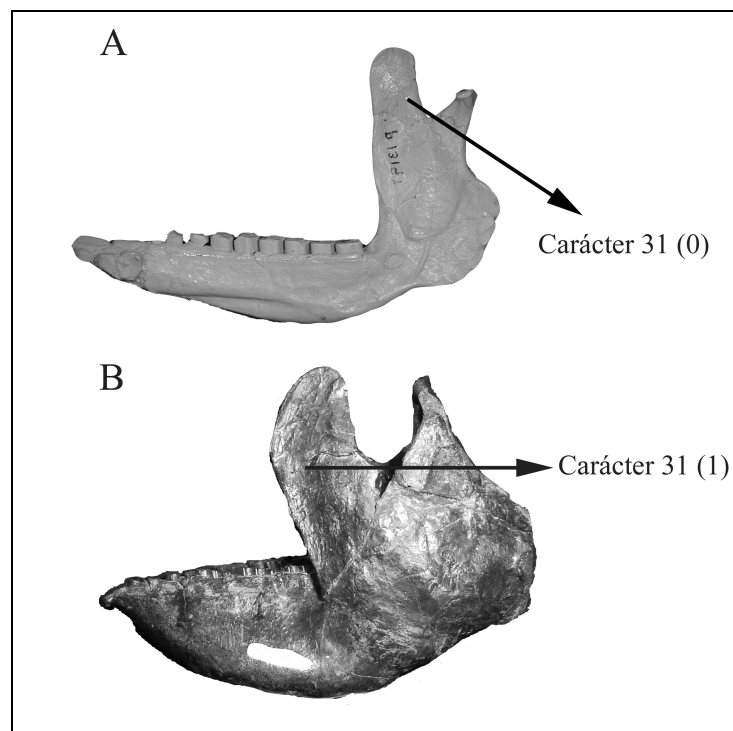


Fig. VII.28. A. *Proeutatus*. B. *Propalaehoplhorus*.

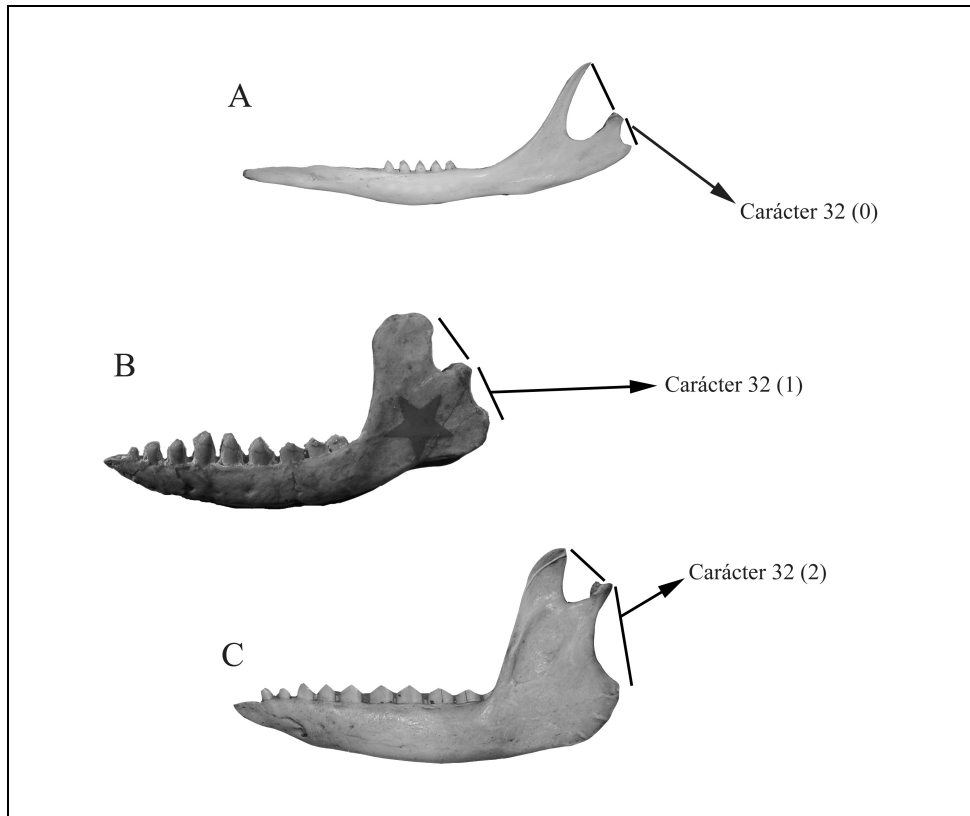


Fig. VII.29. A. *Dasypus*. B. *Utaetus*. C. *Chaetophractus*.

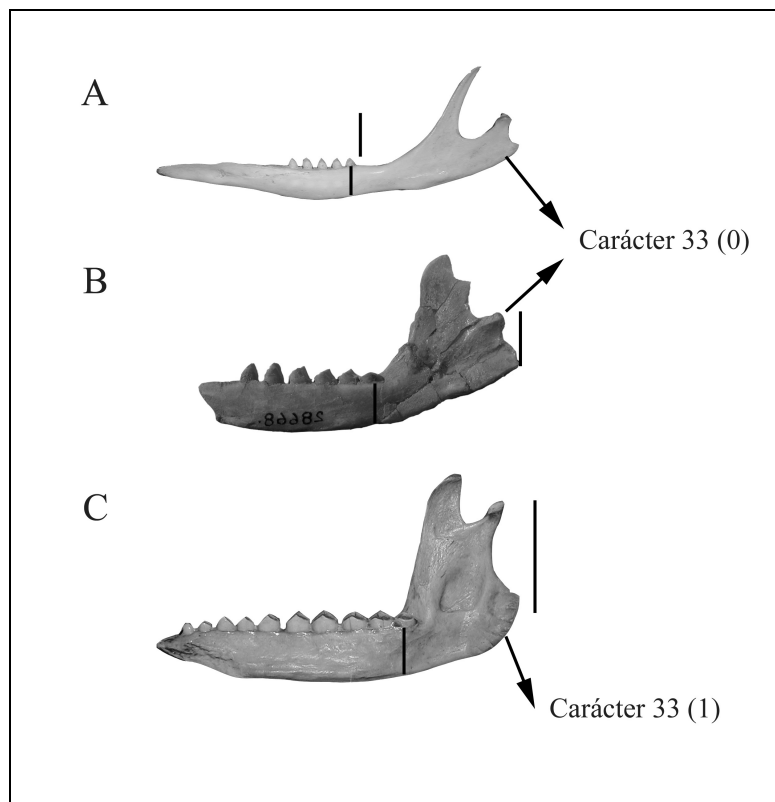


Fig. VII.30. A. *Dasypus*. B. *Utaetus*. C. *Chaetophractus*.

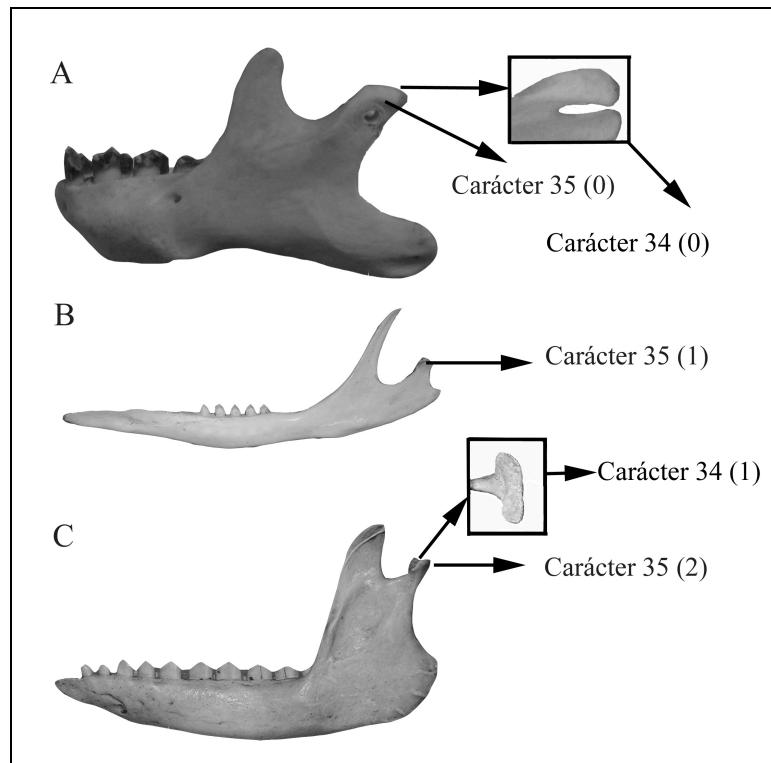


Fig. VII.31. A. *Bradypus*. B. *Dasypus*. C. *Chaetophractus*.

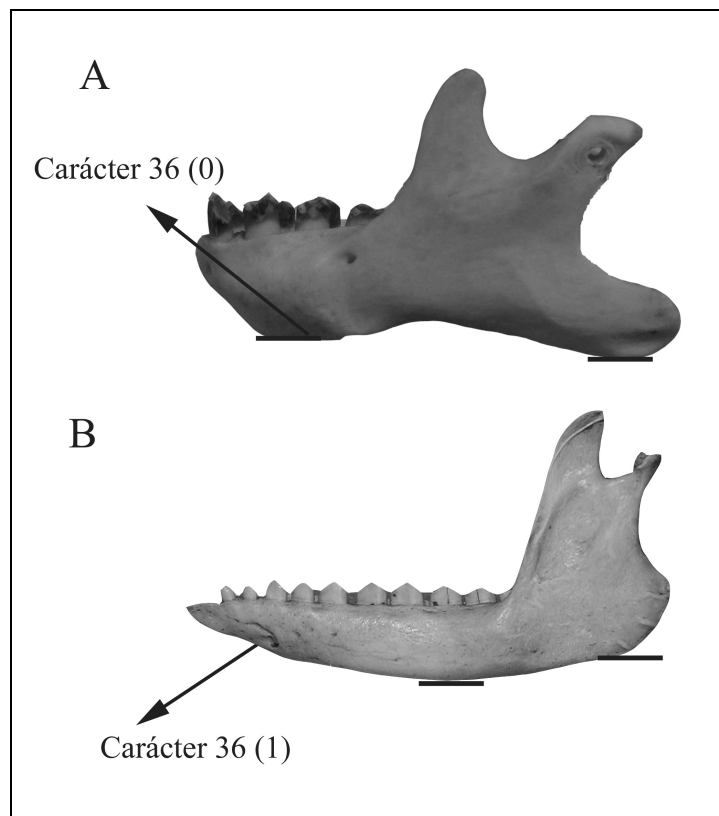


Fig. VII.32. A. *Bradypus*. B. *Chaetophractus*.

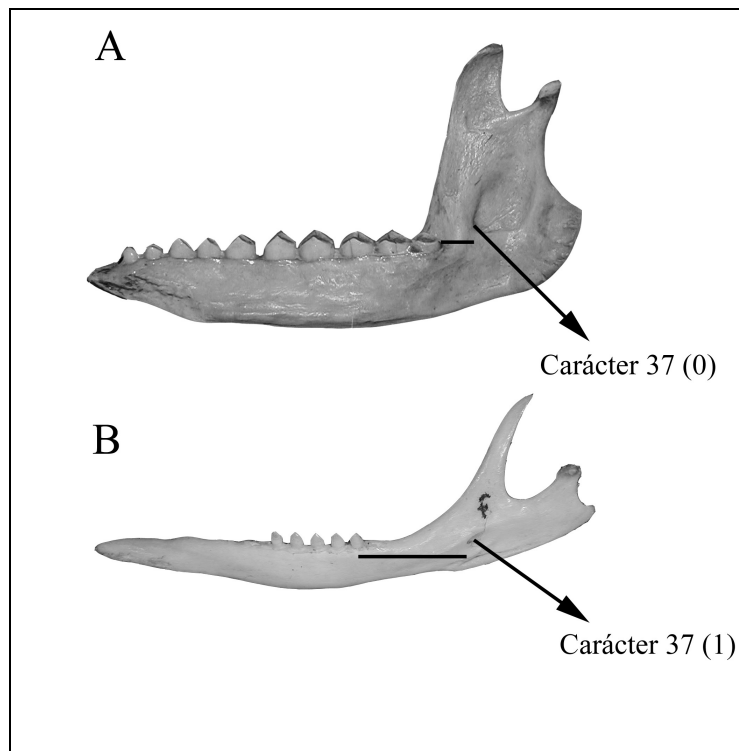


Fig. VII.33. A. *Chaetophractus*. B. *Dasypus*.

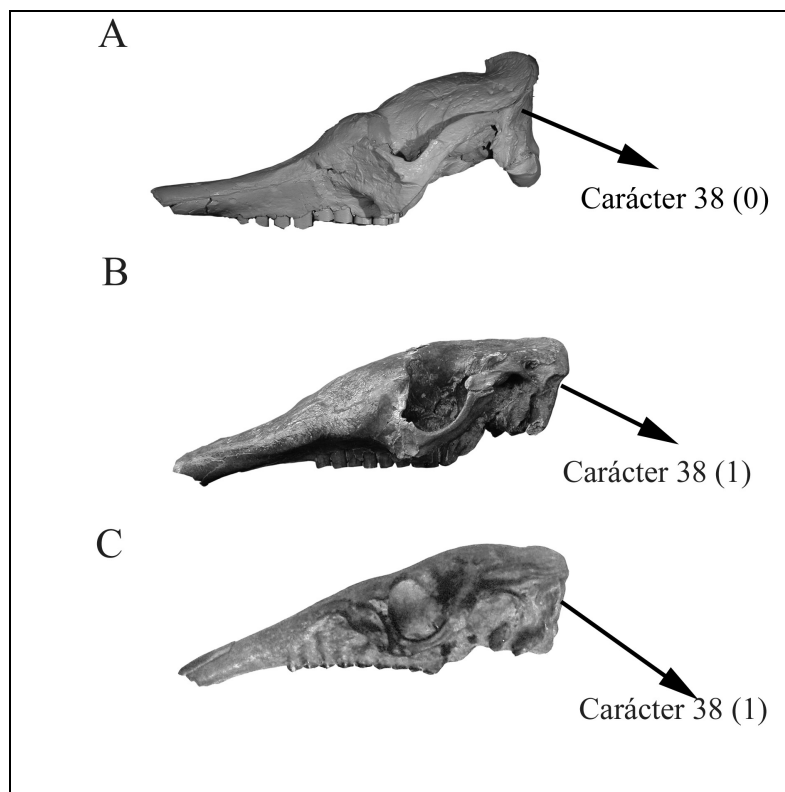


Fig. VII.34. A. *Proeutatus*. B. *Eutatus*. C. *Doellotatus*.

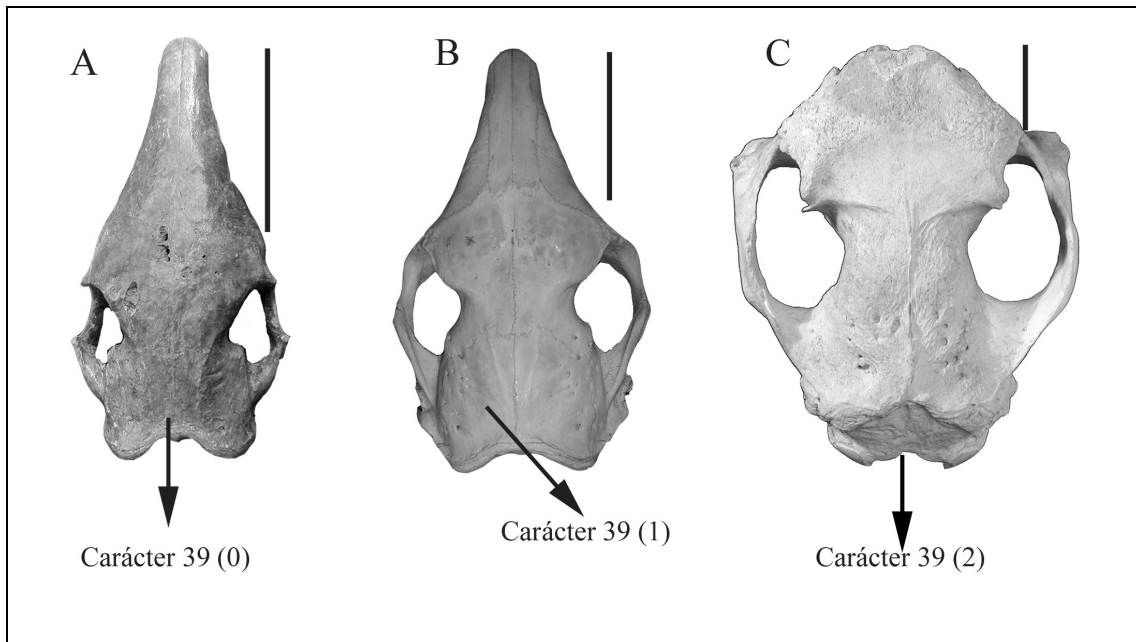


Fig. VII.35. A. *Eutatus*. B. *Chaetophractus*. C. *Glyptodon*.

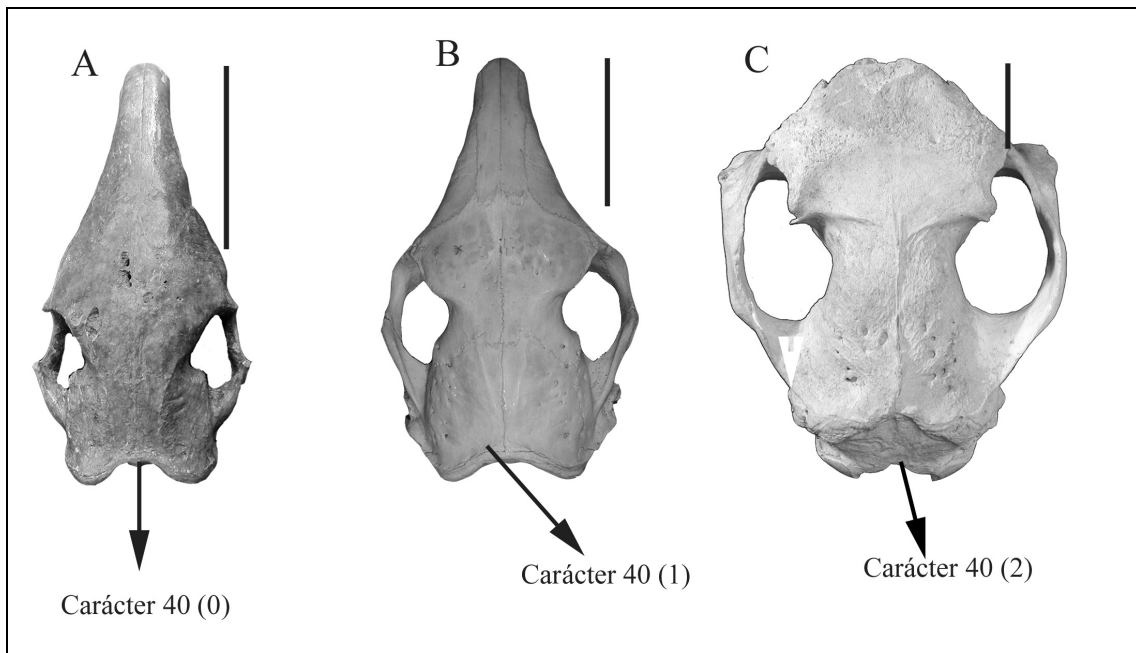


Fig. VII.36. A. *Eutatus*. B. *Chaetophractus*. C. *Glyptodon*.

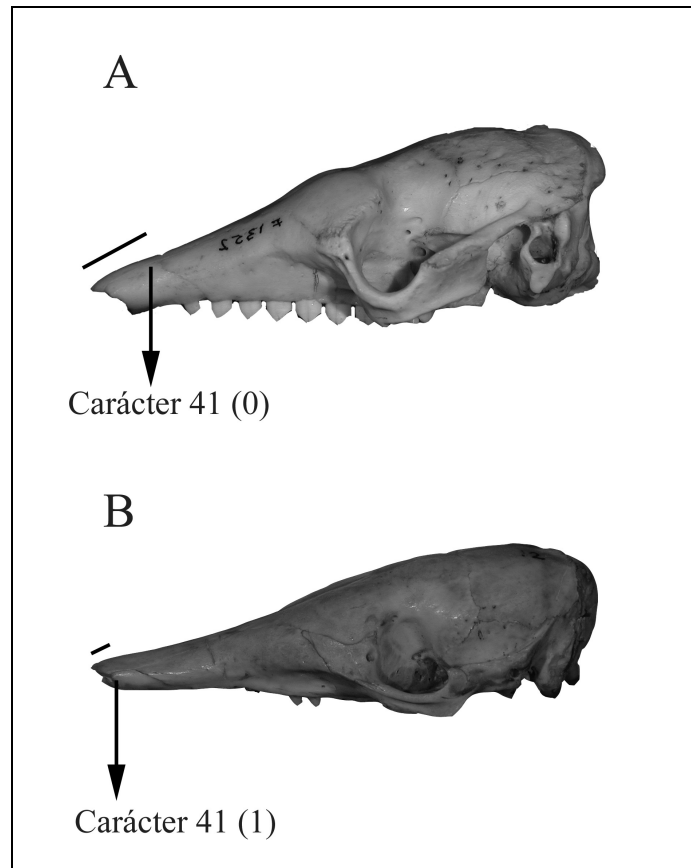


Fig. VII.37. A. *Chaetophractus*. B. *Dasypus*.

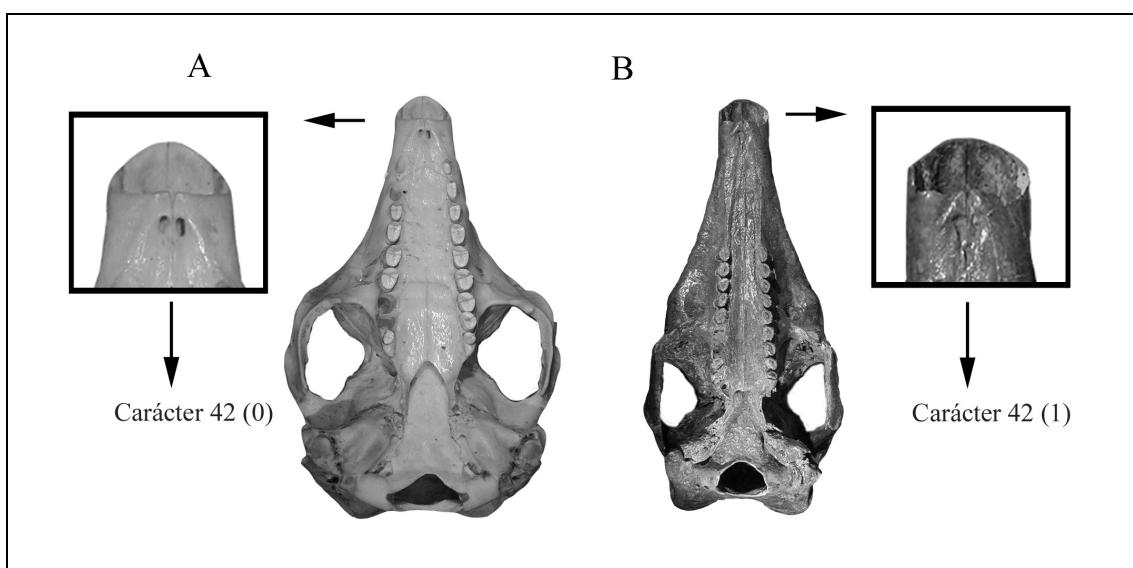


Fig. VII.38. A. *Chaetophractus*. B. *Eutatus*.

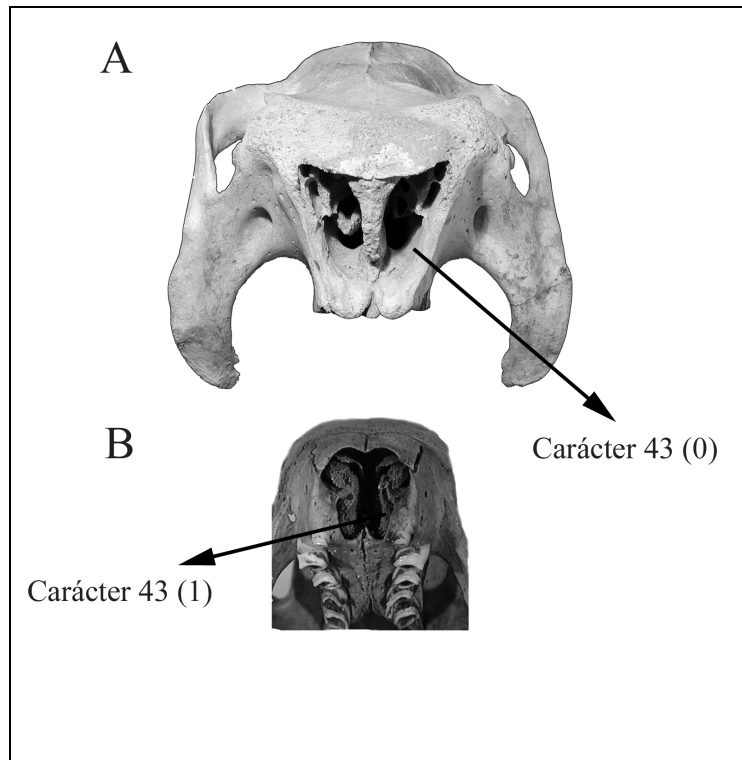


Fig. VII.39. A. *Glyptodon*. B. *Bradypus*.

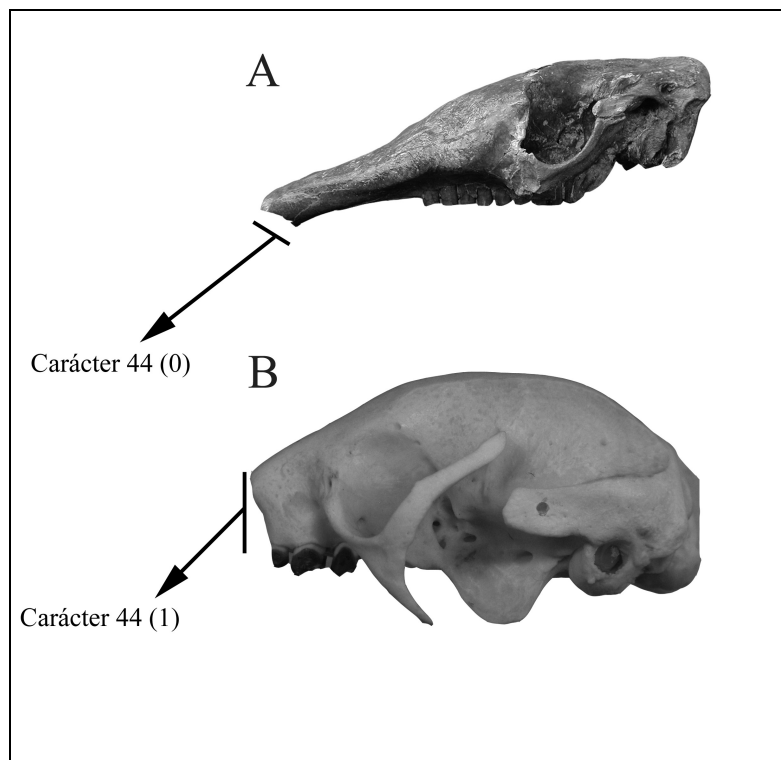


Fig. VII.40. A. *Eutatus*. B. *Bradypus*.

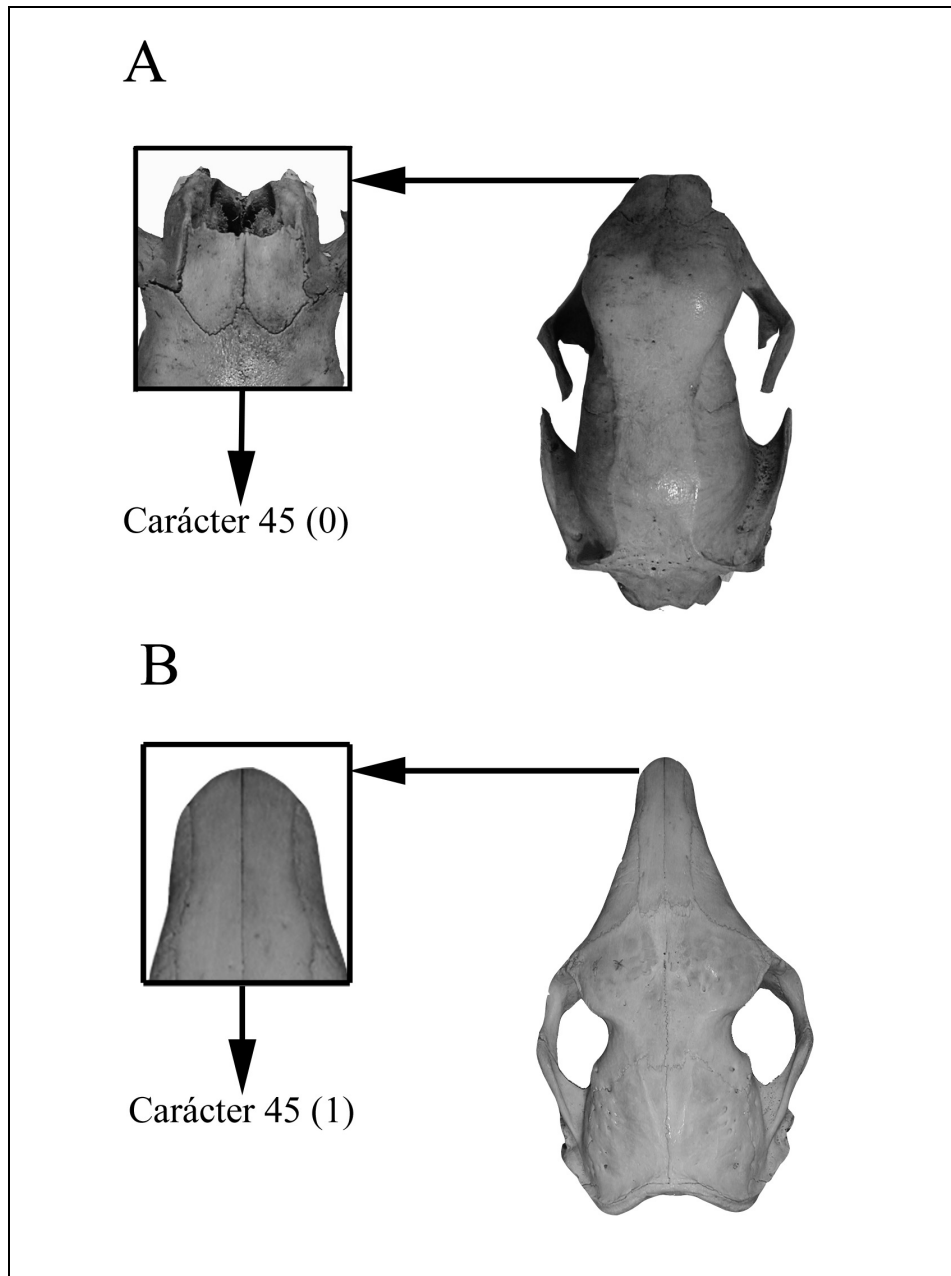


Fig. VII.41. A. *Bradypus*. B. *Chaetophractus*.

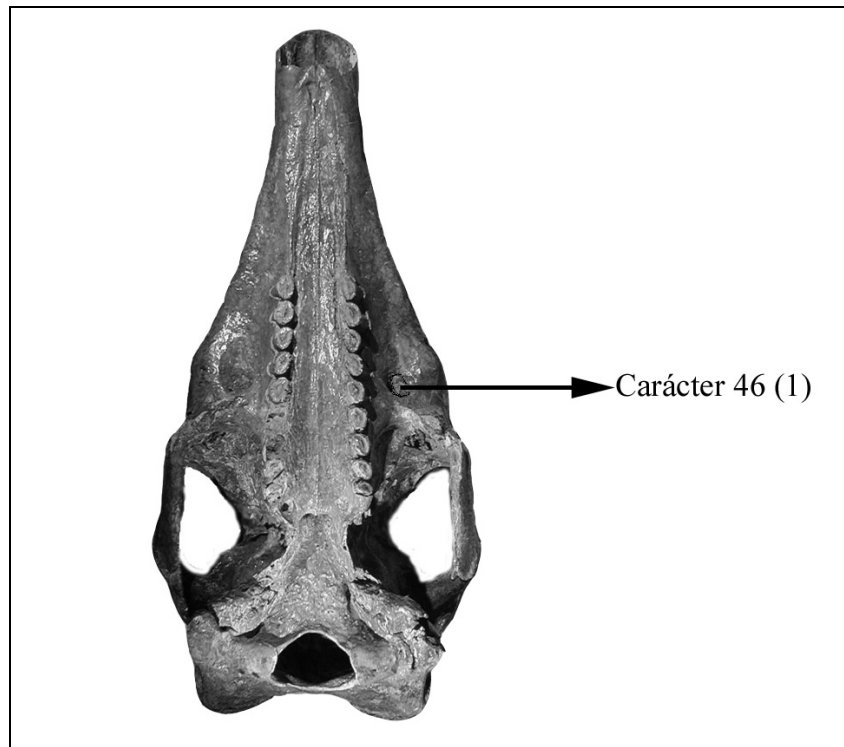


Fig. VII.42. *Eutatus*.

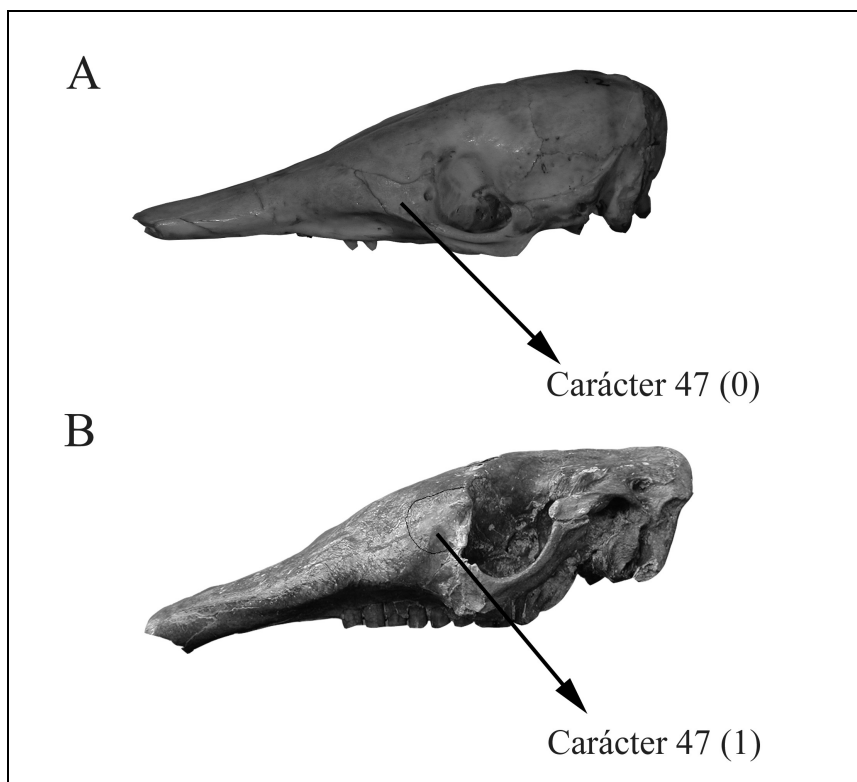


Fig. VII.43. A. *Dasypus*. B. *Eutatus*.

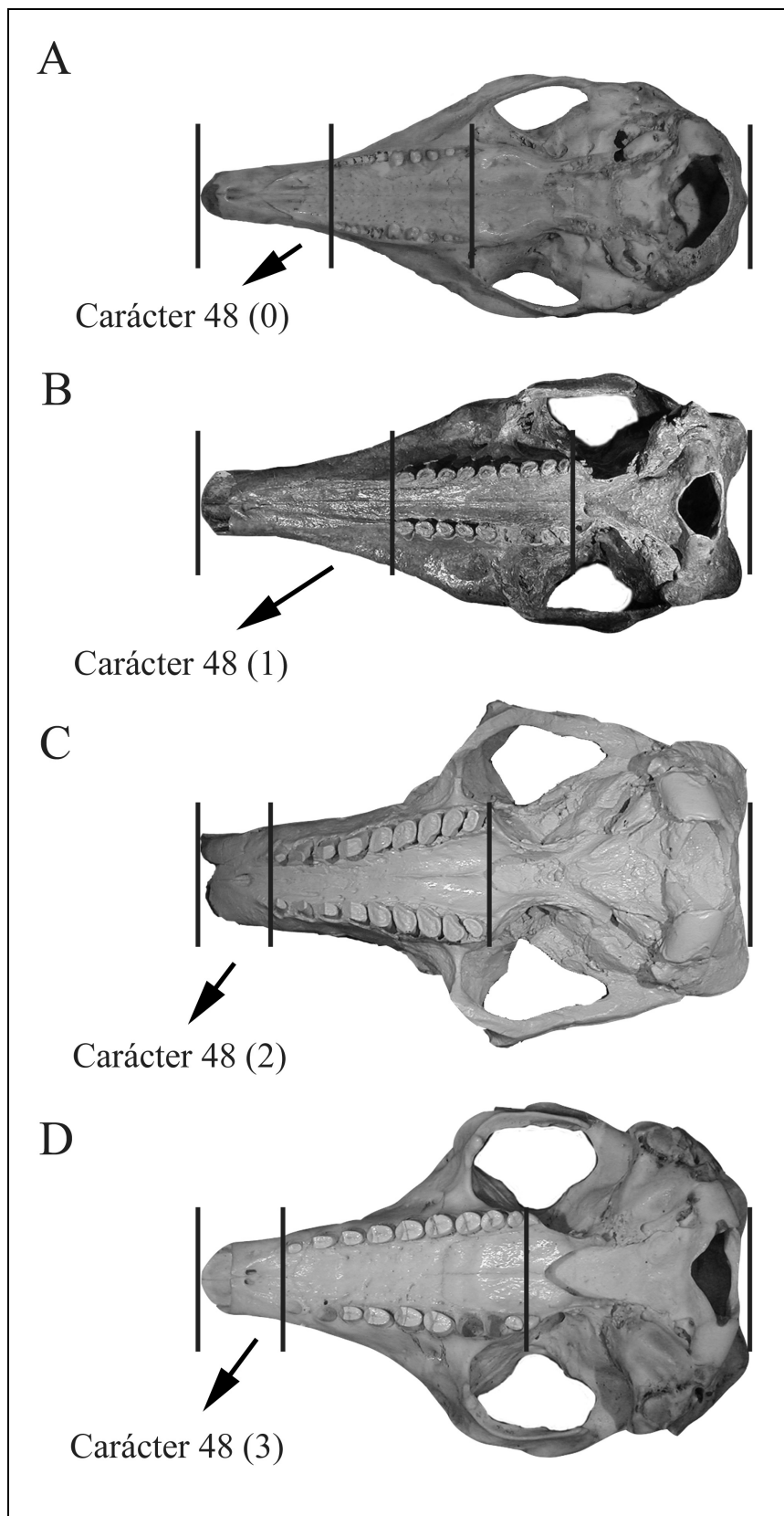


Fig. VII.44. A. *Dasypus*. B. *Eutatus*. C. *Proeutatus*. D. *Chaetophractus*.

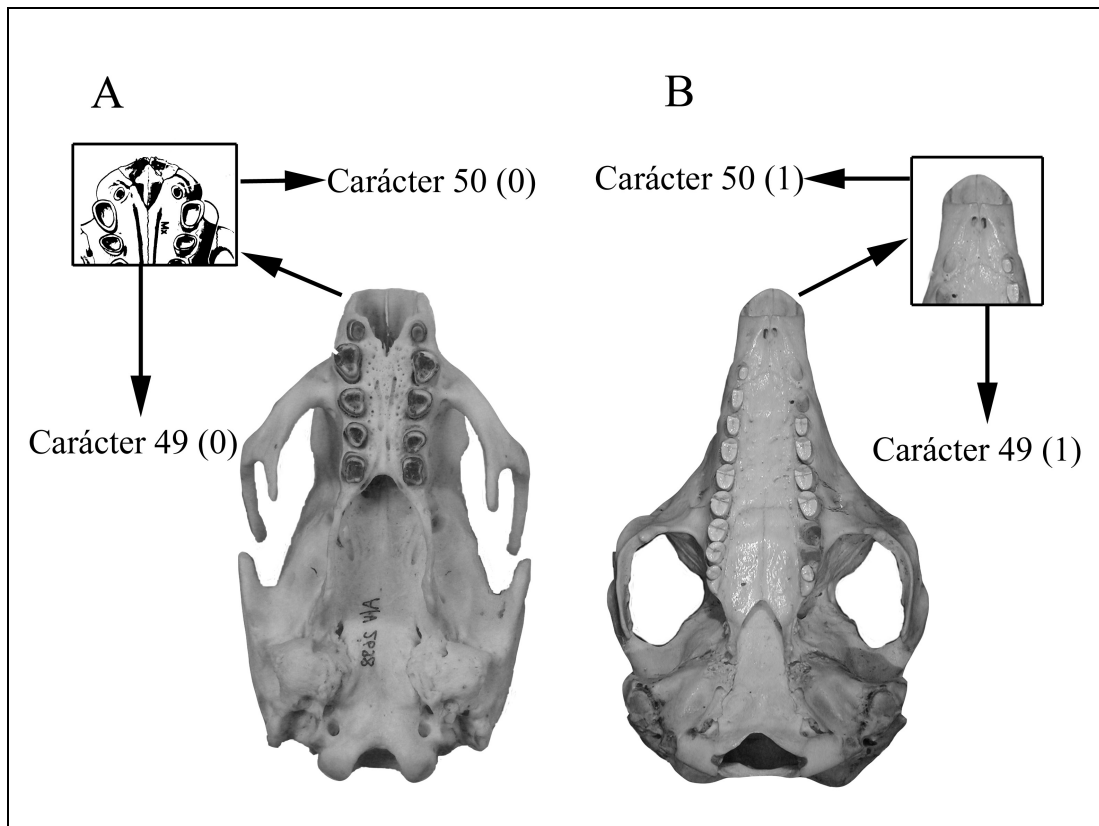


Fig. VII.45. A. *Bradypus*. B. *Chaetophractus*. Dibujo modificado de Naples (1982).

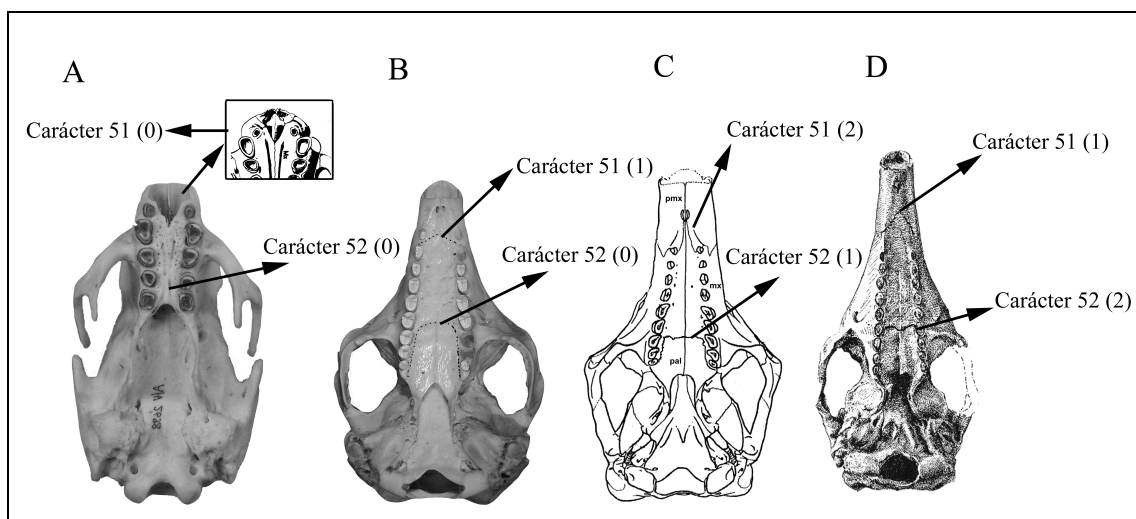


Fig. VII.46. A. *Bradypus*. B. *Chaetophractus*. C. *Proeutatus*. D. *Doellotatus*. Dibujo de *Bradypus* modificado de Naples (1982). Dibujo de *Proeutatus* modificado de Gaudin y Wible (2006). Dibujo de *Doellotatus* modificado de Rovereto (1914).

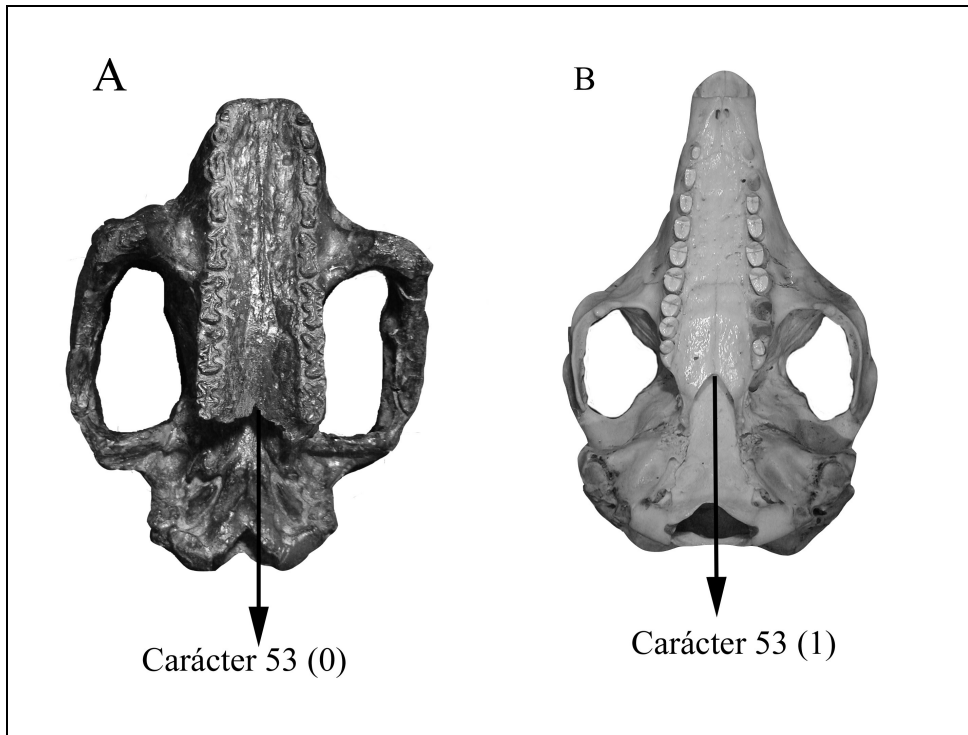


Fig. VII.47. A. *Propalaeohoplophorus*. B. *Chaetophractus*.

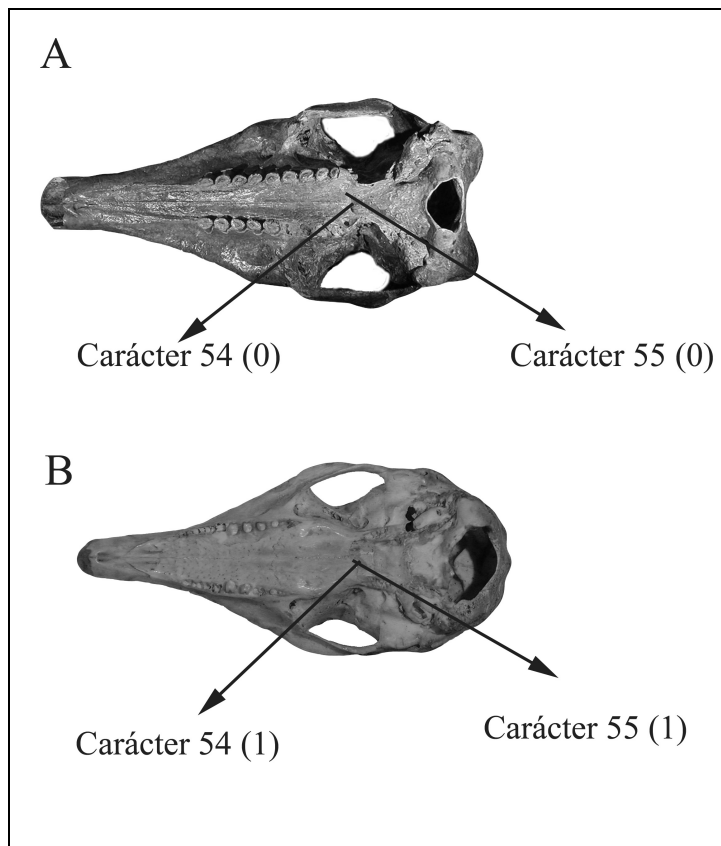


Fig. VII.48. A. *Eutatus*. B. *Dasypus*.

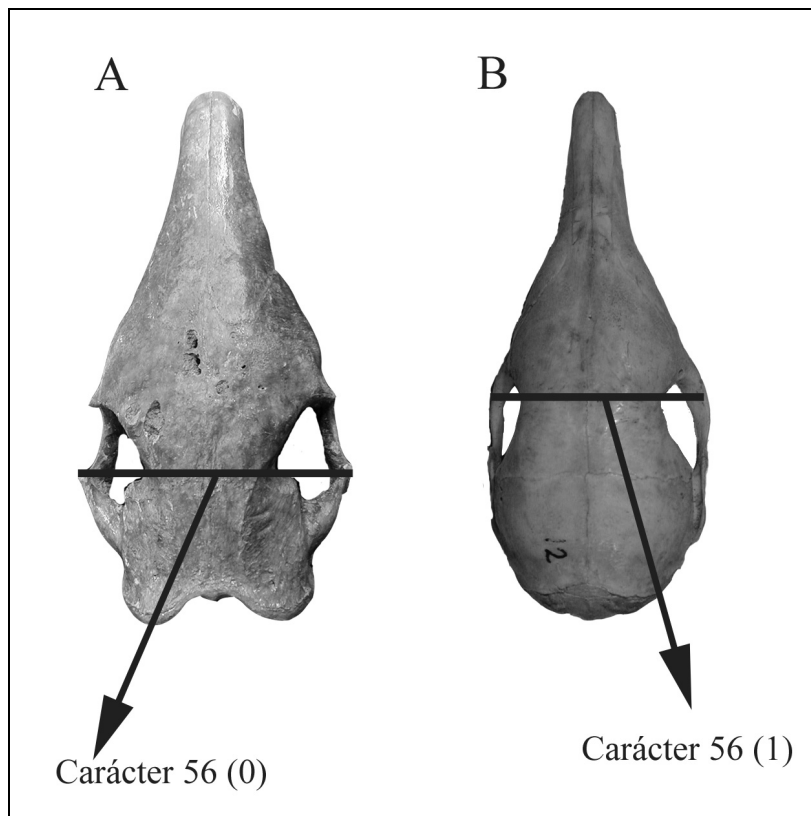


Fig. VII.49. A. *Eutatus*. B. *Dasypus*.

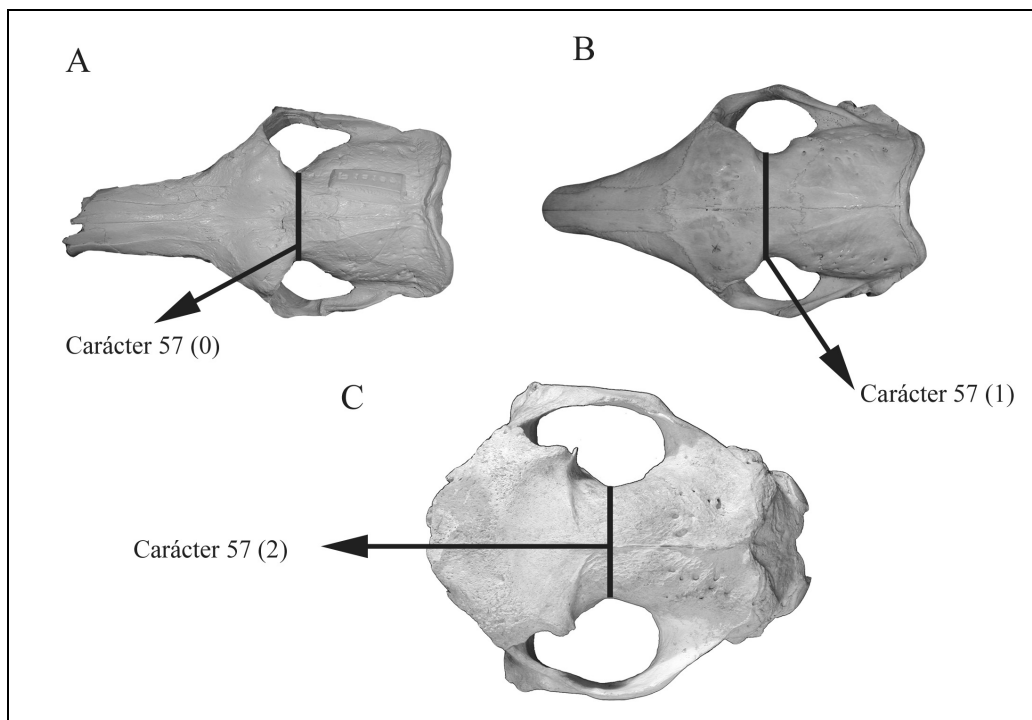


Fig. VII.50. A. *Proeutatus*. B. *Chaetophractus*. C. *Glyptodon*.

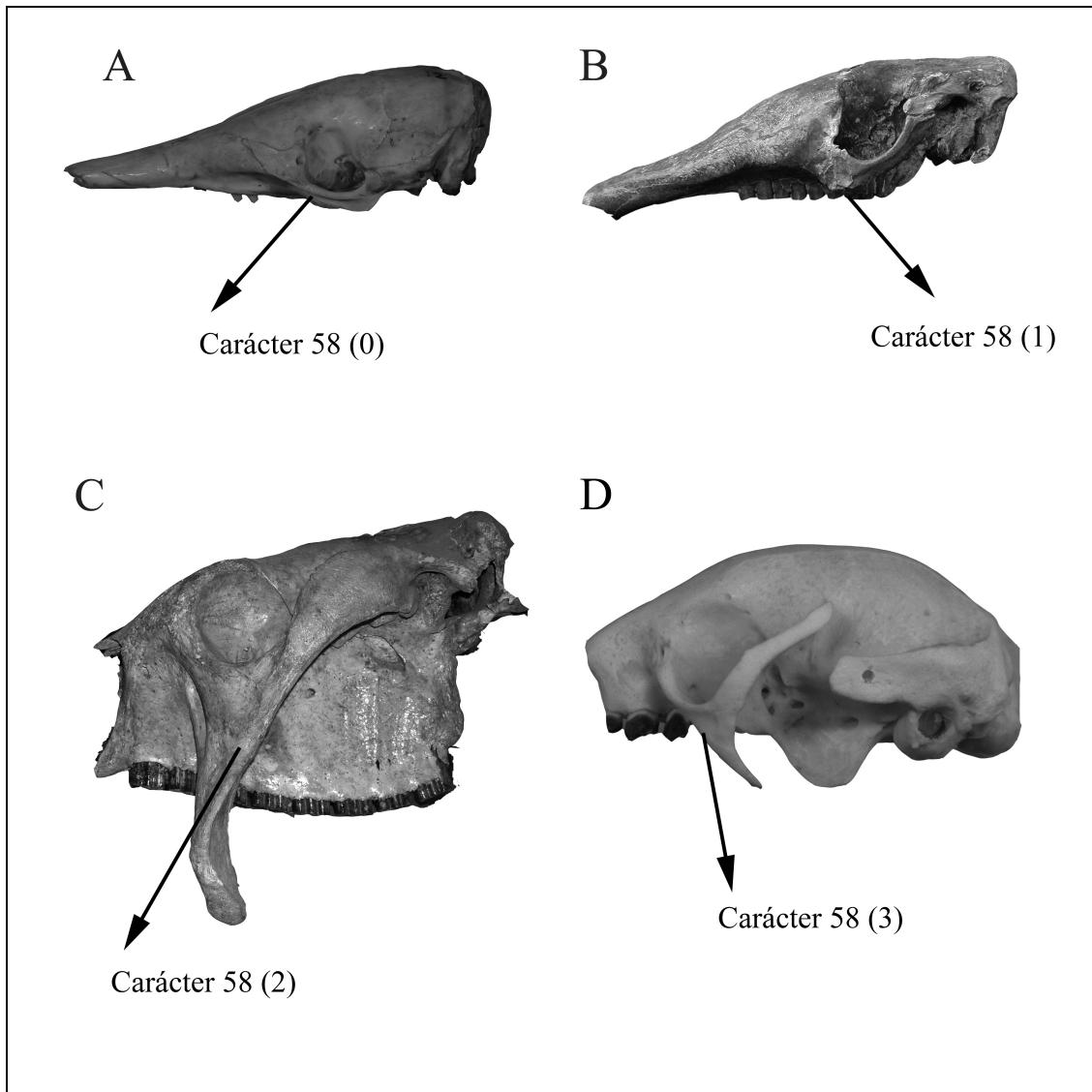


Fig. VII.51. A. *Dasypus*. B. *Eutatus*. C. *Glyptodon*. E. *Bradypus*.

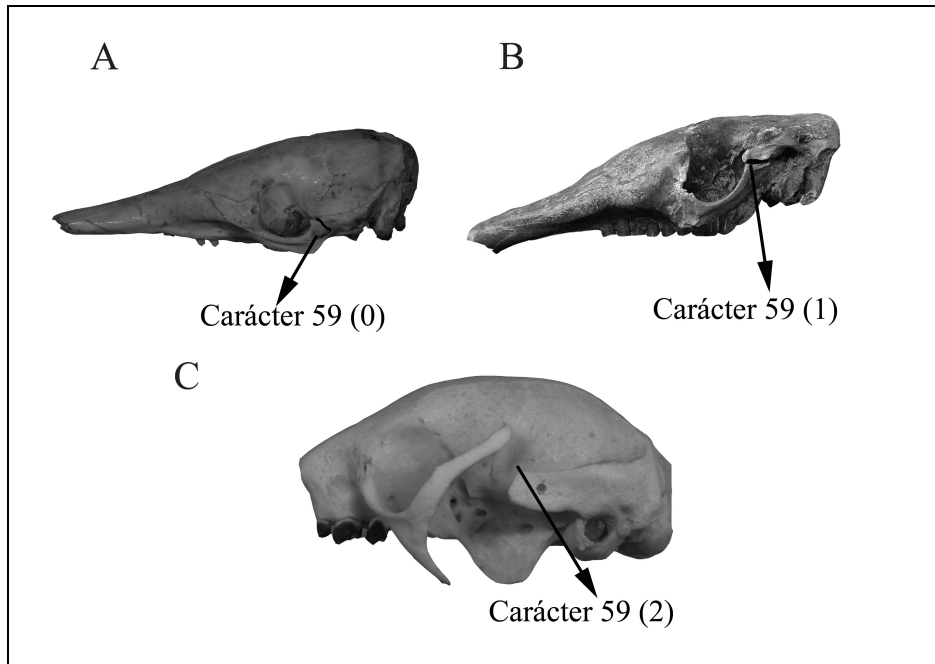


Fig. VII.52. A. *Dasypus*. B. *Eutatus*. C. *Bradypus*.

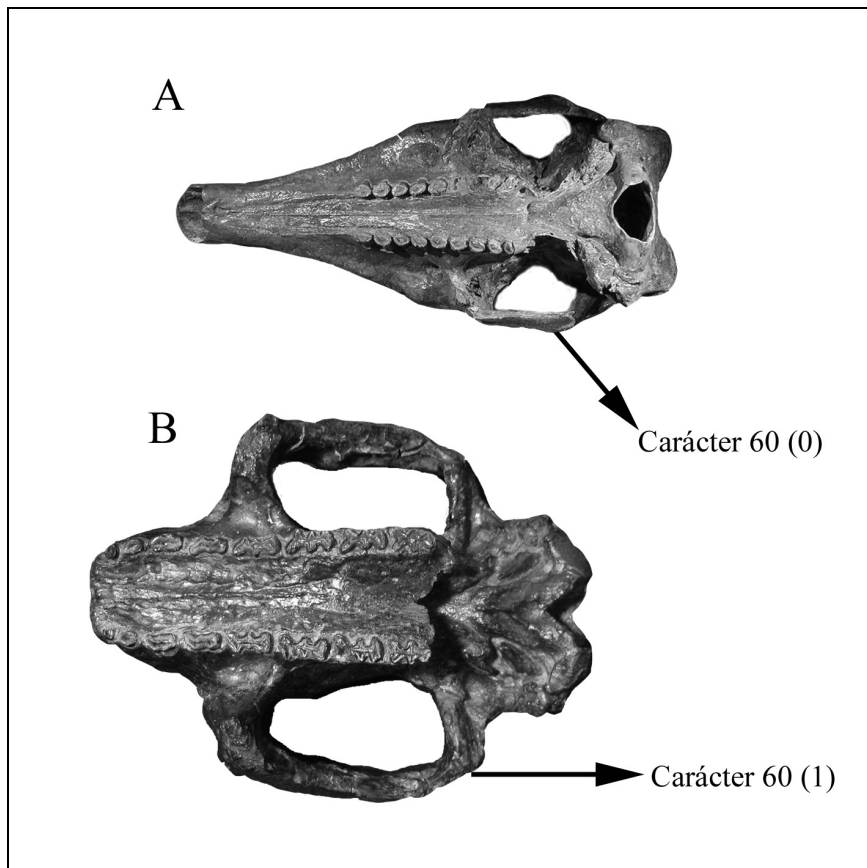


Fig. VII.53. A. *Eutatus*. B. *Propalaeohoplophorus*.

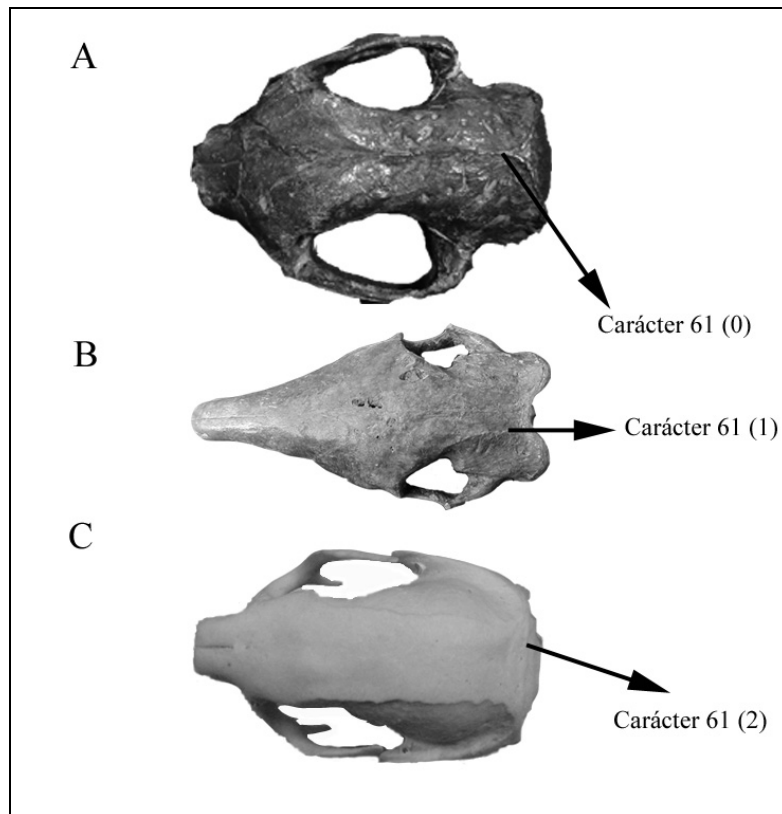


Fig. VII.54. A. *Propalaeohoplophorus*. B. *Eutatus*. C. *Bradypus*.

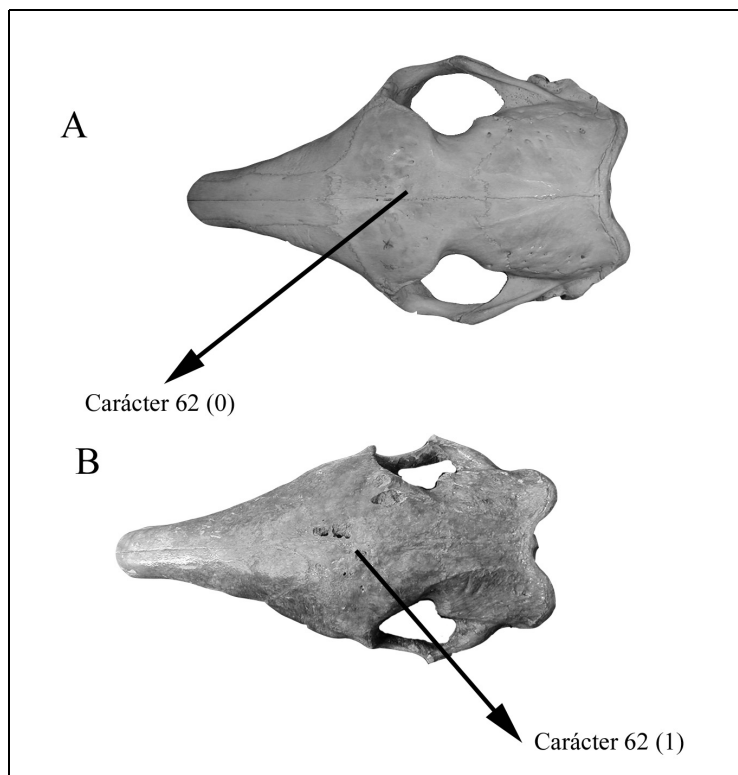


Fig. VII.55. A. *Chaetophractus*. B. *Eutatus*.

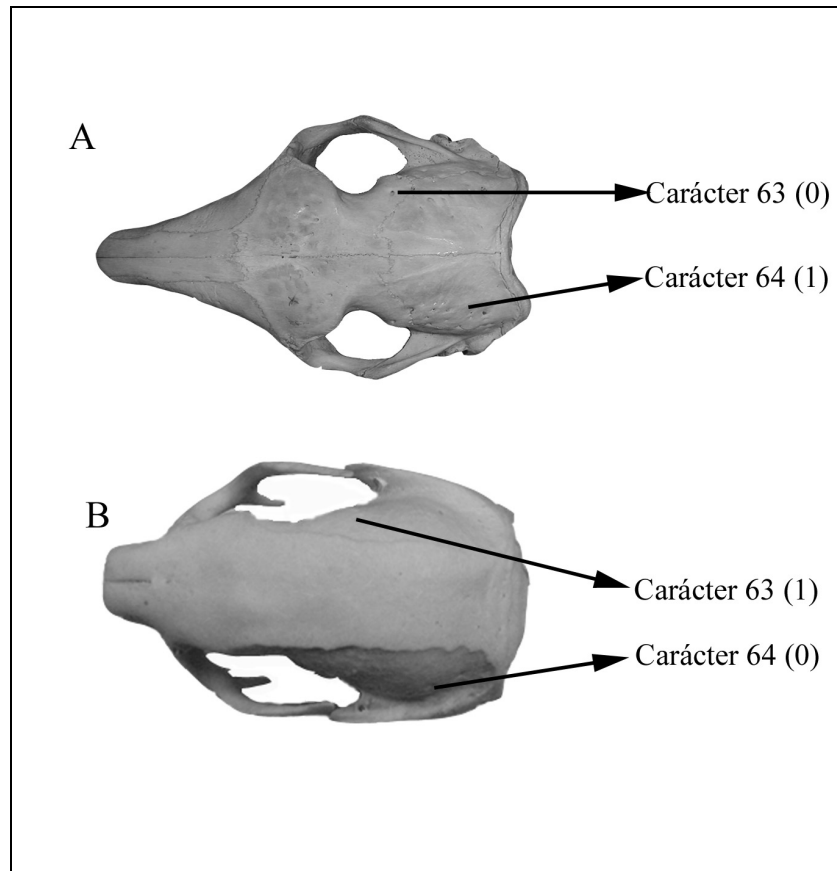


Fig. VII.56. A. *Chaetophractus*. B. *Bradypus*.

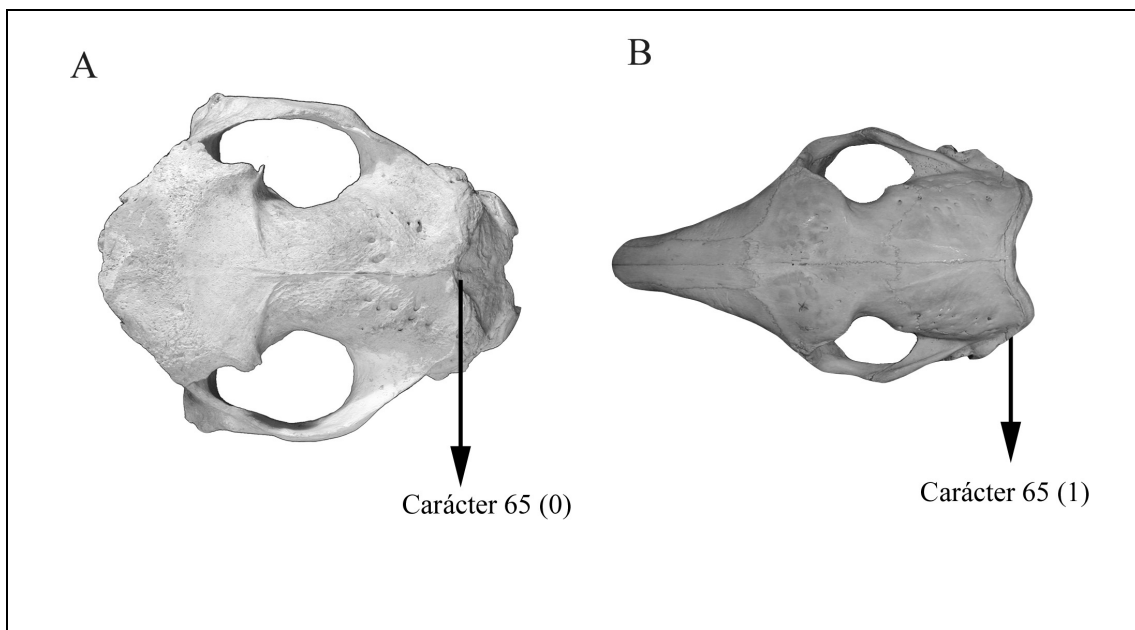


Fig. VII.57. A. *Glyptodon*. B. *Chaetophractus*.

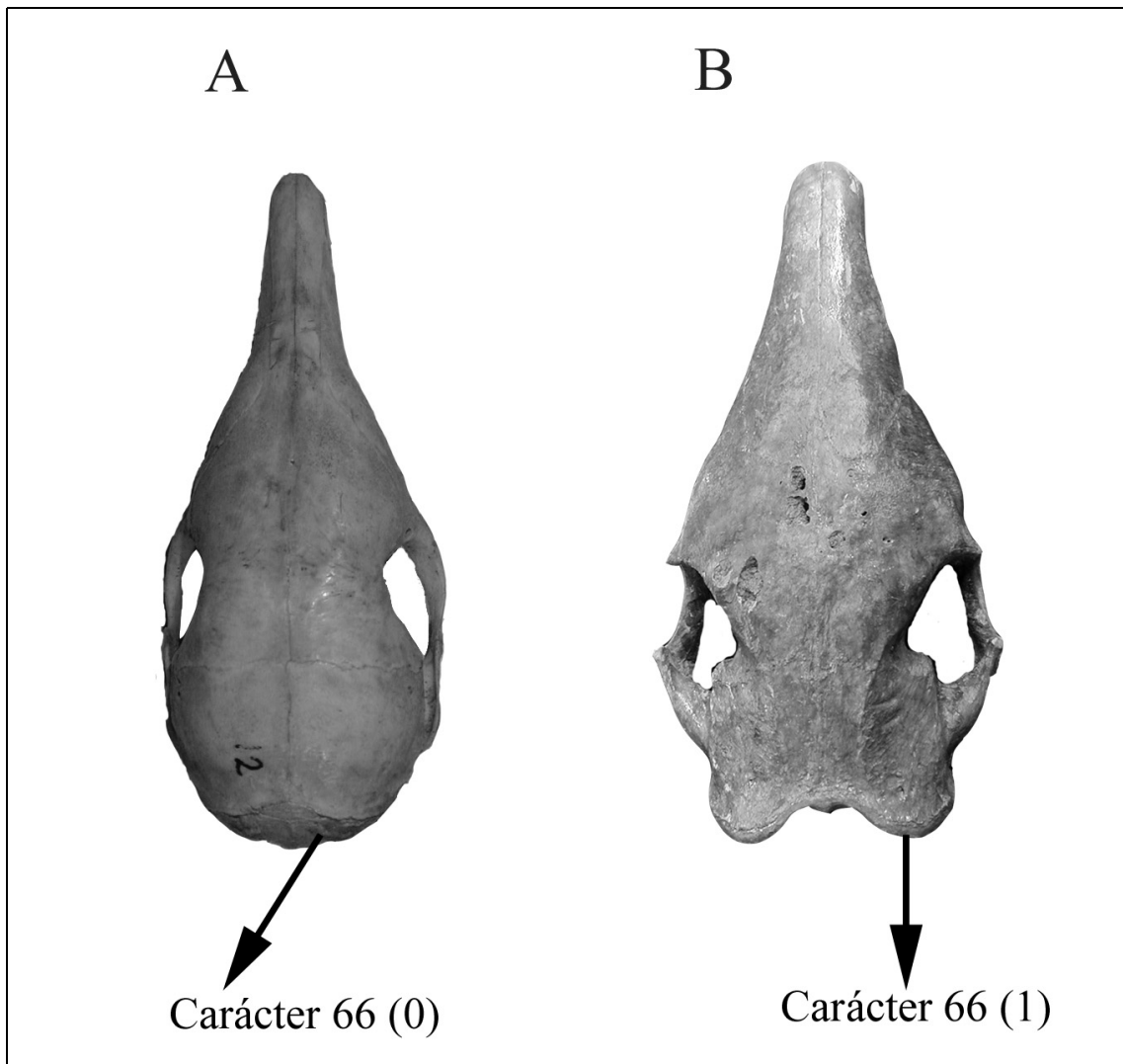


Fig. VII.58. A. *Dasypus*. B. *Eutatus*.

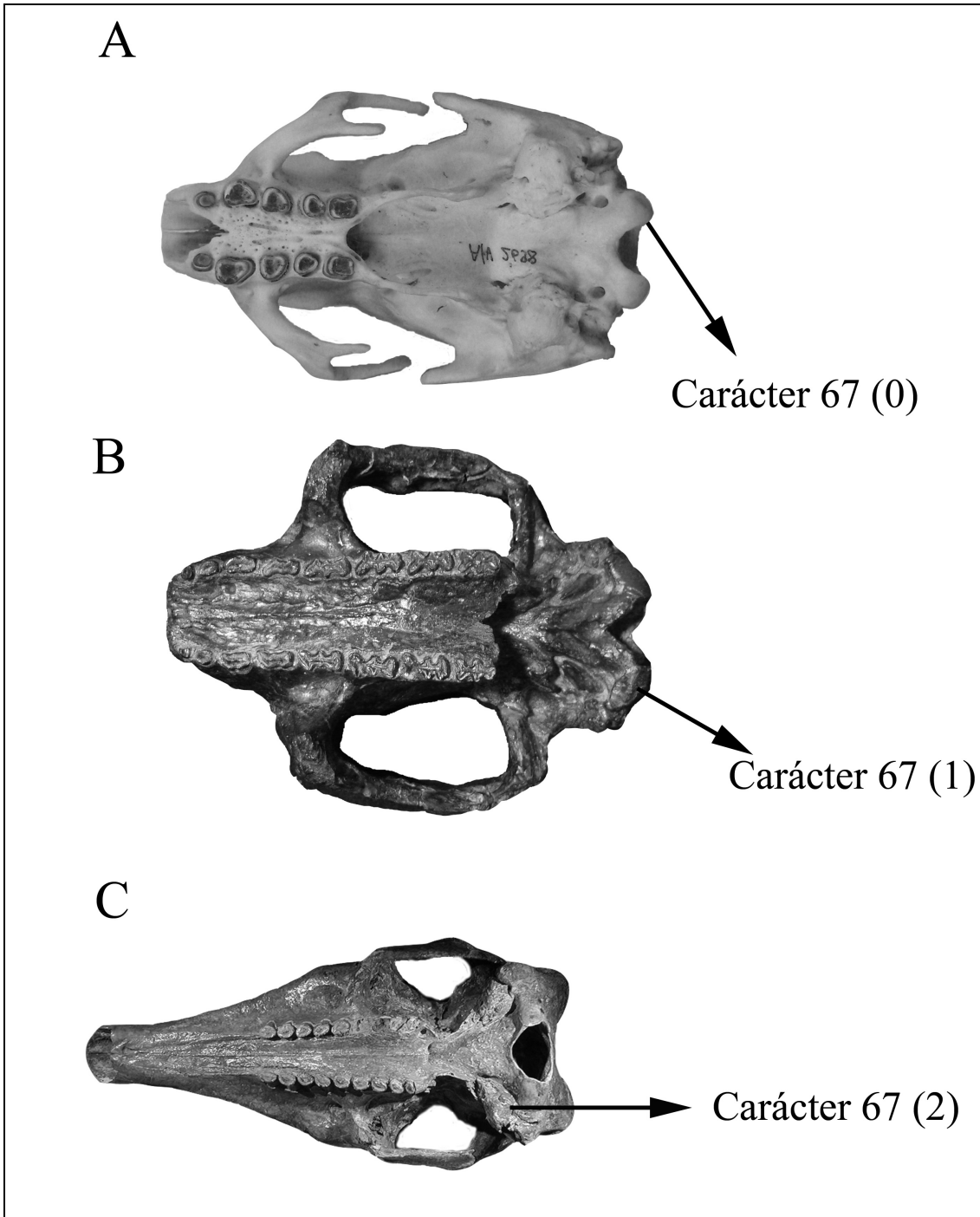


Fig. VII.59. A. *Bradypus*. B. *Propalaehoplophorus*. C. *Eutatus*.

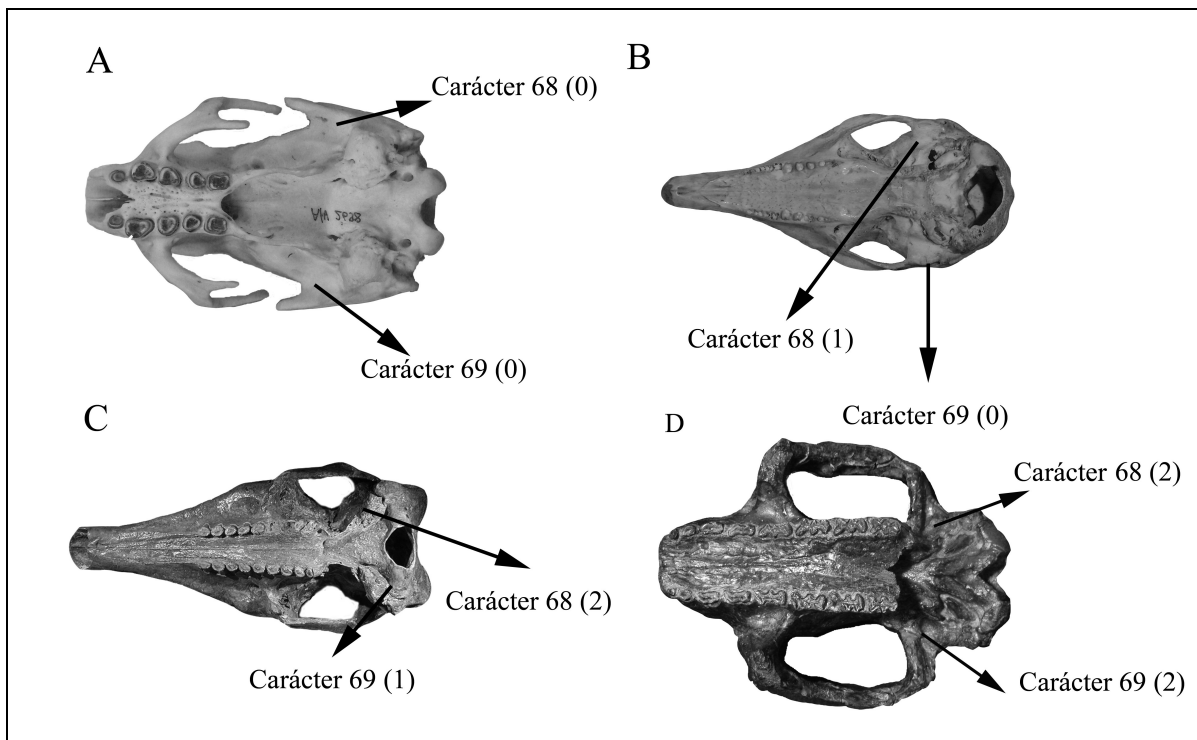


Fig. VII.60. A. *Bradyus*. B. *Dasyus*. C. *Eutatus*. D. *Propalaeohoplophorus*.

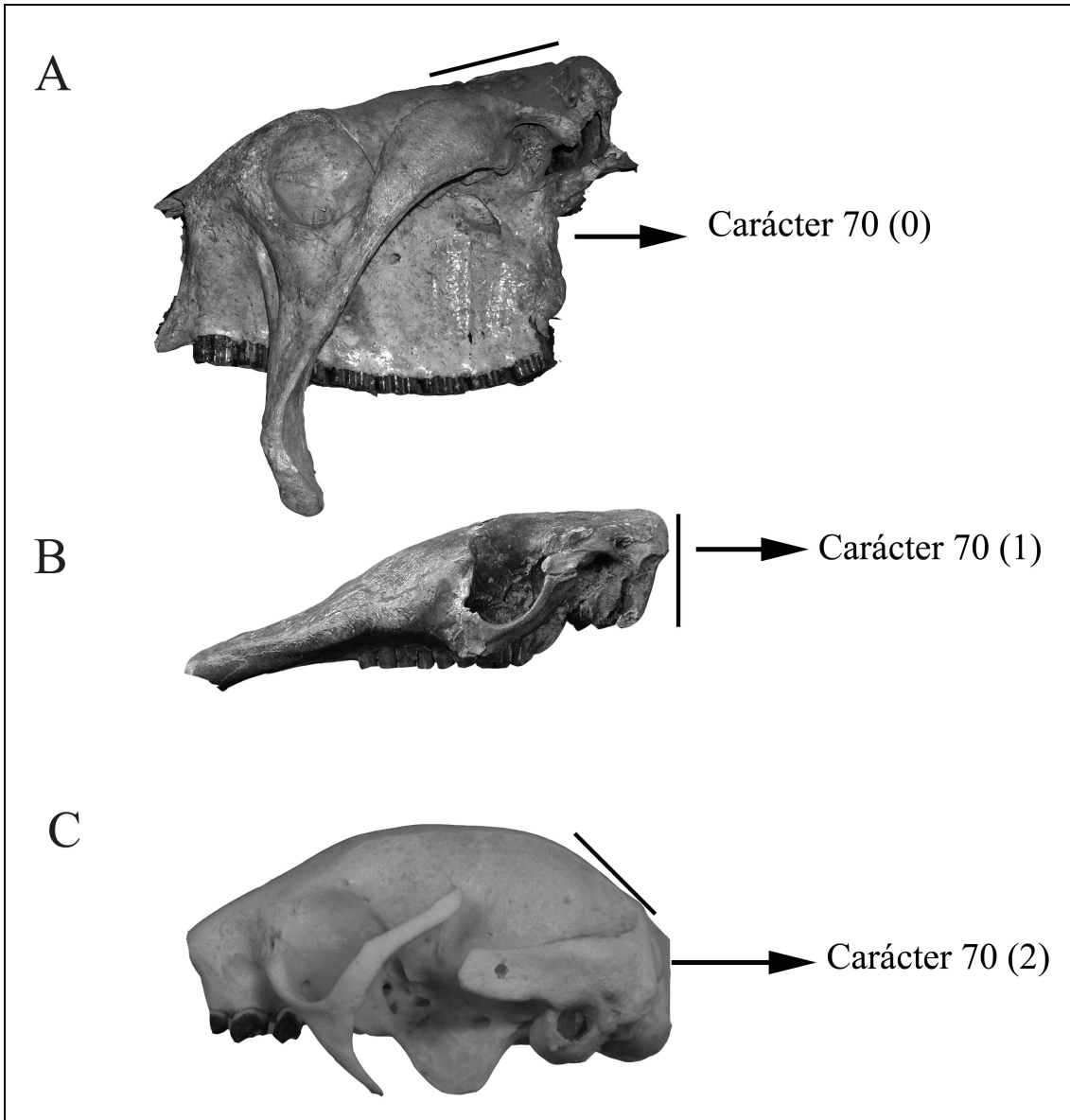


Fig. VII.61. A. *Propalaeohoplophorus*. B. *Eutatus*. C. *Bradypus*.

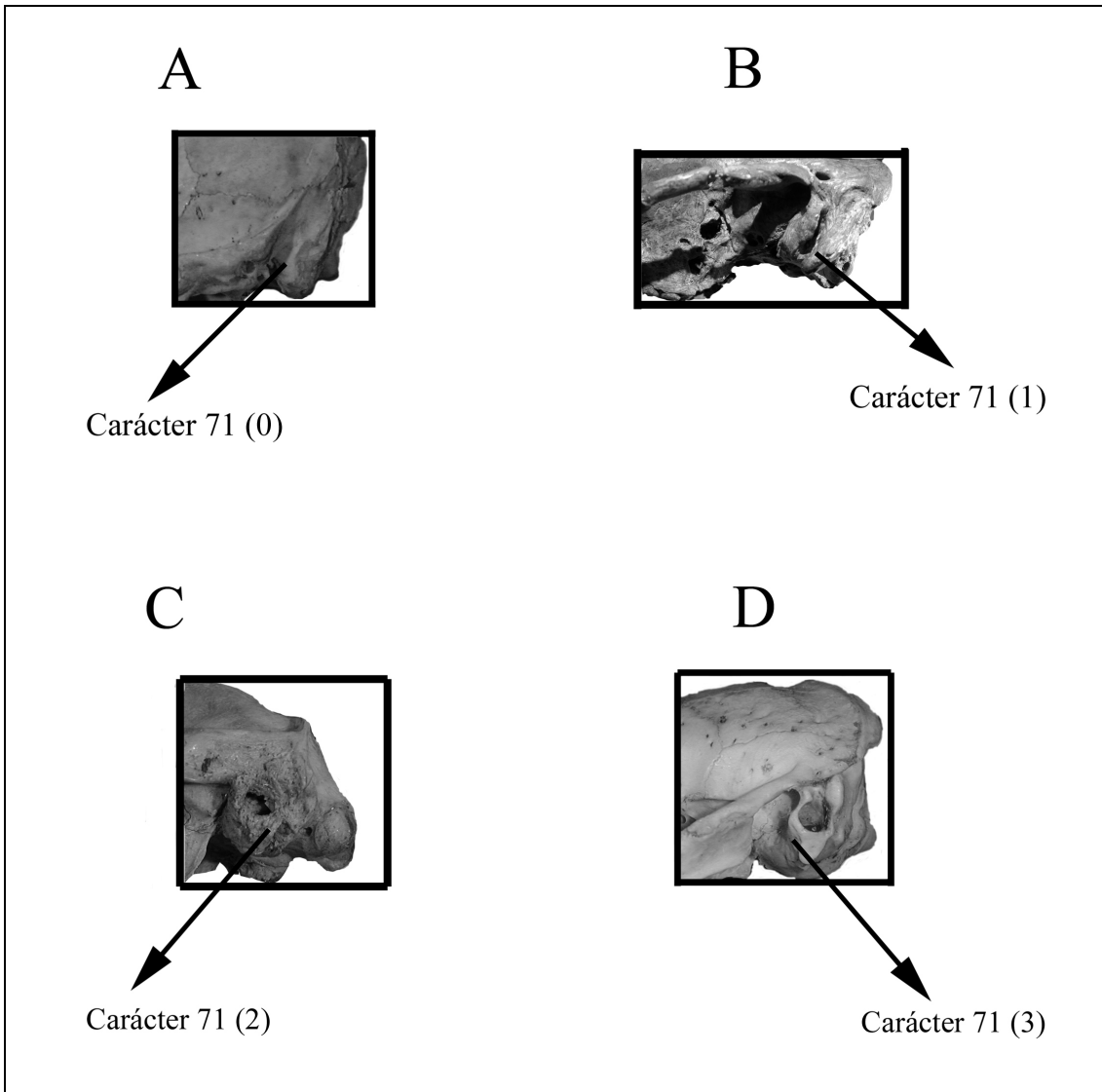


Fig. VII.62. A. *Dasypus*. B. *Eutatus*. C. *Bradypus*. D. *Chaetophractus*.

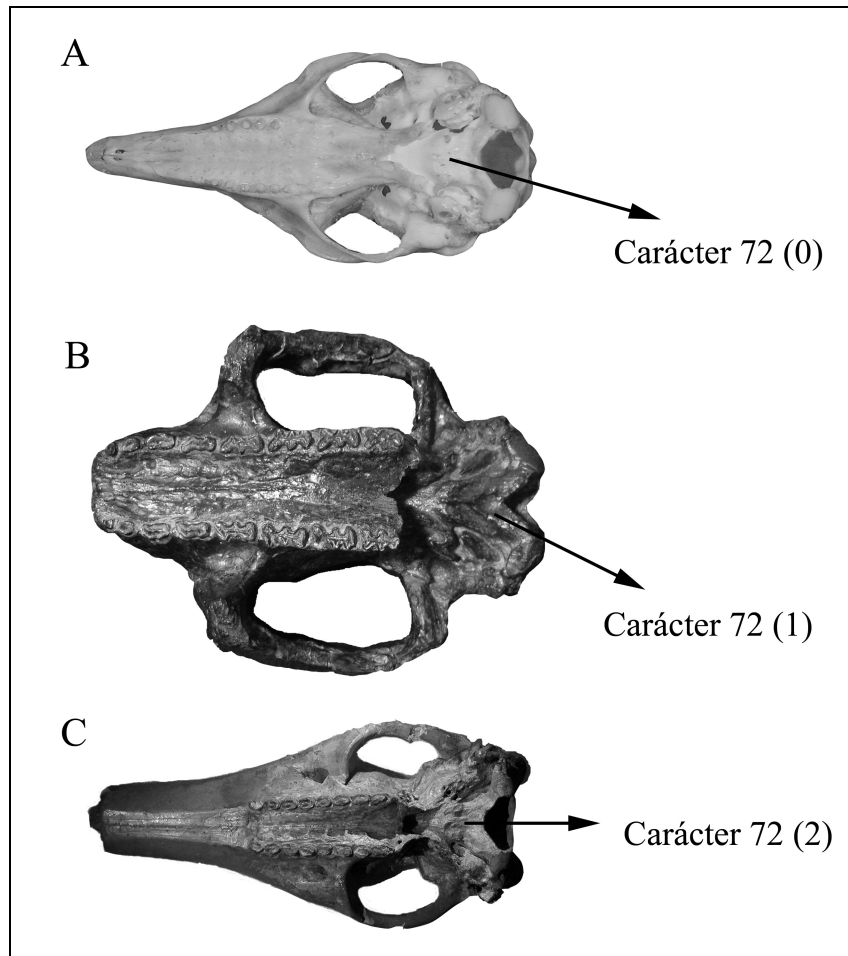


Fig. VII.63. A. *Dasypus*. B. *Propalaehoplophorus*. C. *Eutatus*.

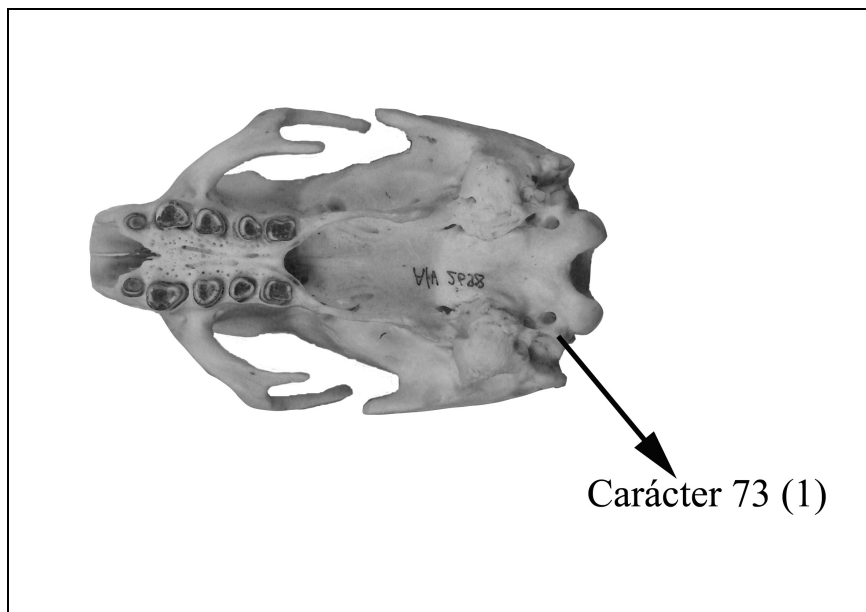


Fig. VII.64. *Bradypus*.

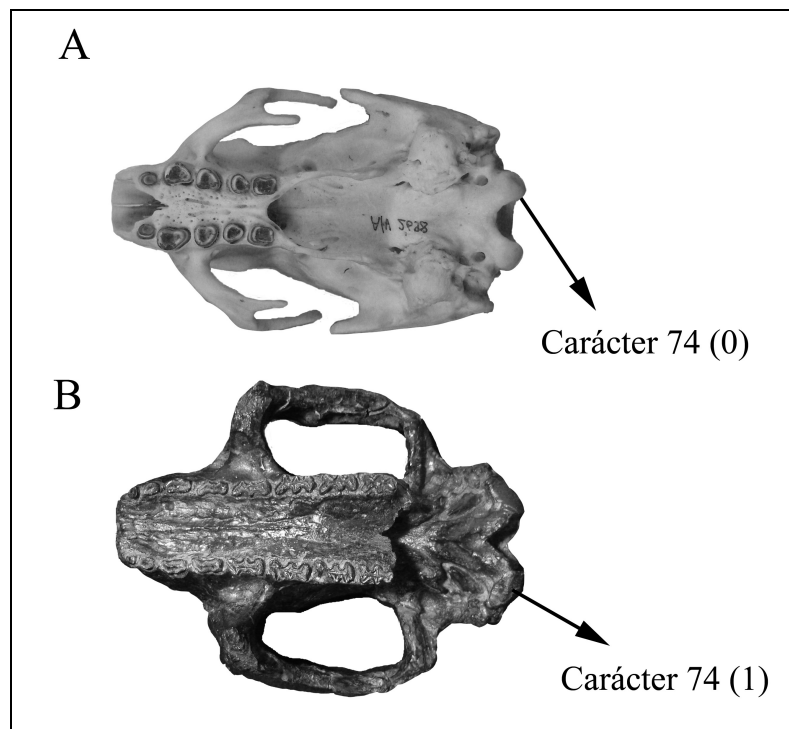


Fig. VII.65. A. *Bradypus*. B. *Propalaehoplophorus*.

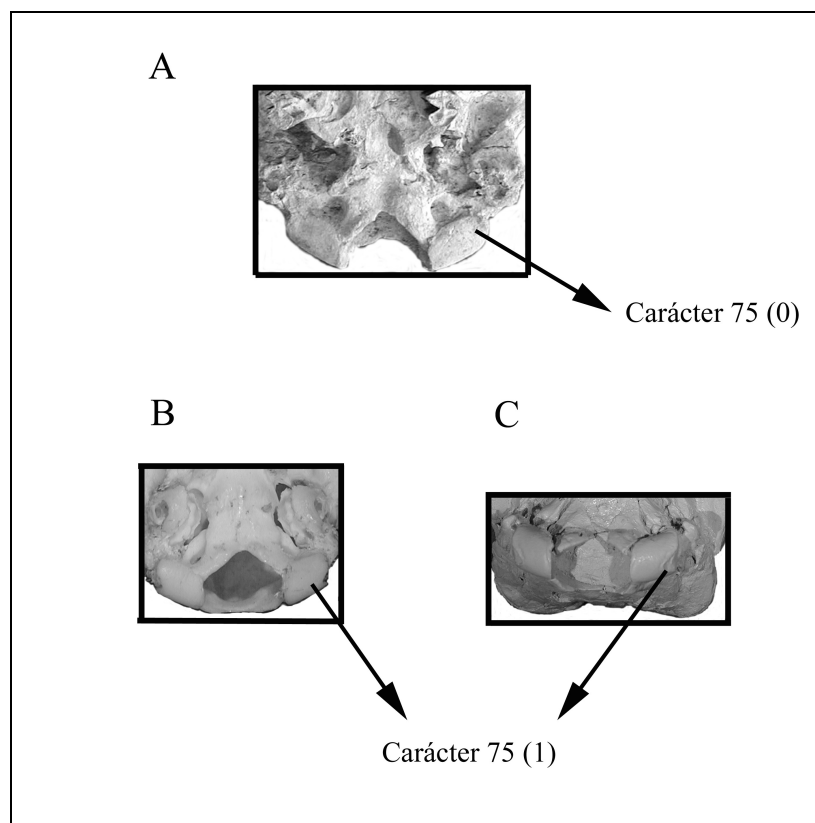


Fig. VII.66. A. *Glyptodon*. B. *Dasypus*. C. *Proeutatus*.

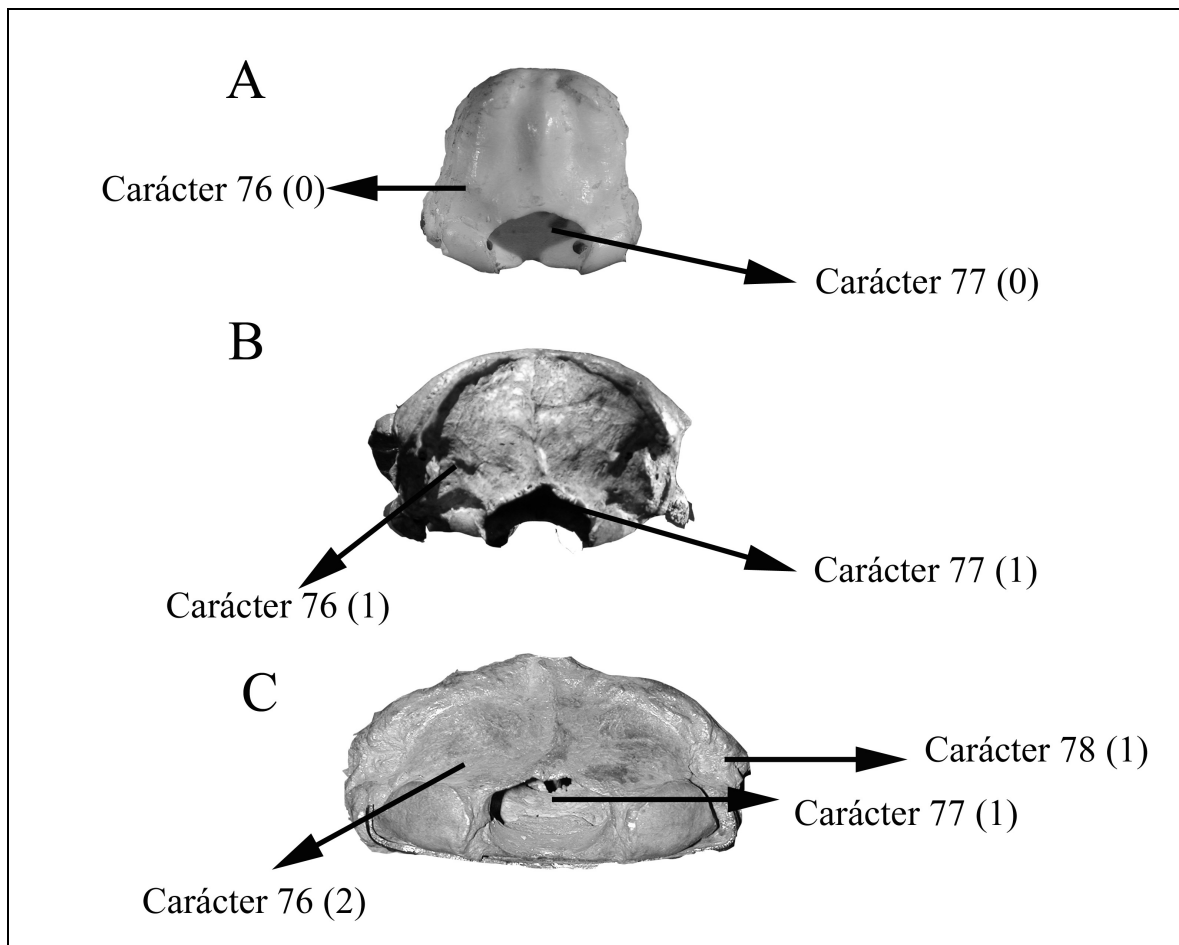


Fig. VII.67. A. *Dasypus*. B. *Eutatus*. C. *Glyptodon*.

Capítulo VIII. Discusión de los resultados

Desde el punto de vista sistemático los géneros de Eutatini del Neógeno tardío presentan un panorama sumamente complejo. *Chasicotatus* es el único género cuyas especies se encuentran claramente designadas y no se realizan nuevos arreglos taxonómicos en esta revisión; sin embargo, se destaca la validez de las especies nominadas por Scillato-Yané (1982) y que todavía permanecen inéditas. El género queda conformado así por las especies *Chasicotatus ameghinoi*, *Ch. peiranoi*, *Ch. n. sp. 1* y *Ch. n. sp.2*.

En el caso particular de *Doellotatus* se realizan varias modificaciones en su esquema sistemático. Las especies *Doellotatus praecursor* Rovereto, 1914 y *Doellotatus fibularis* Rovereto, 1914 se fundan a base de materiales sumamente fragmentarios y con caracteres diagnósticos poco claros, por lo cual en este trabajo de Tesis no se consideran como especies válidas y son referidas como *Doellotatus sp.*; la escasa cantidad de ejemplares y su mal estado de preservación no permiten incluirlas con base suficiente en la sinonimia de las otras especies nominadas. La especie *D. chapadmalensis* presenta un problema particular; Bordas, en 1933, cuando la reconoce, no le atribuye un material tipo, sino dos cotipos. Lo más llamativo de esta circunstancia es que los caracteres diagnósticos que utiliza corresponden sólo a uno de los ejemplares y no se encuentran presentes en el otro; además, ambos materiales tienen procedencias geográficas y estratigráficas distintas. En un intento de ordenar esta situación, se optó por separar los dos morfotipos en dos especies diferentes: *Doellotatus chapadmalensis* y *Doellotatus n. sp.* Por otra parte, dentro

de los materiales de nuevas colecciones asignados a *D. chapadmalensis*, existe una coraza parcial que presenta diferencias morfológicas tales que no permiten ubicarla en ninguno de los géneros previamente fundados y que justifica la creación de uno nuevo, *Eutatini* n. gen., n. sp.

El género *Ringueletia* se trata desde un principio y hasta la presente revisión como monotípico. Bordas (1933), cuando funda *Doellotatus simpsoni*, (= *Ringueletia simpsoni* [Bordas, 1933] Reig 1958), nuevamente coloca dos morfotipos diferentes dentro de una misma especie. Por lo expuesto se decide designar una nueva especie, quedando de este modo el género conformado por dos especies: *Ringueletia simpsoni* y *Ringueletia* n. sp.

La situación sistemática del género *Eutatus* y de las especies a él atribuidas es seguramente la que presenta una mayor complejidad. En 1867, Paul Gervais funda el nuevo género y especie (tipo), *E. seguini*, basando sus descripciones sólo en restos endoesqueletarios y anunciando un próximo trabajo con la descripción de los osteodermos, trabajo que nunca concreta. Posteriormente, Florentino Ameghino (1881, 1889), a base de la morfología de los osteodermos, reconoce tres nuevas especies: *E. brevis* Ameghino, 1881, *E. punctatus* Ameghino, 1881 y *E. minutus* Ameghino, 1889. Asimismo, Ameghino (1904) designa una nueva especie de *Eutatus* para el "hermosense", *Eutatus praepampaeus*. A su vez, en 1932 Bordas agrega una nueva especie: *E. ameghinoi* y realiza una comparación anatómica diferencial con *E. seguini*, pero omite todo tipo de cotejo con las tres especies reconocidas previamente por Ameghino, y de hecho, no queda claro si él les reconoce validez o no; tampoco hace ninguna referencia a la especie del "hermosense". Posteriormente,

Scillato-Yané (1980, 1982) decide reconocer, para el Ensenadense, Bonaerense y Lujanense de la Argentina, únicamente la especie tipo: *E. seguini*, y pasa las otras cuatro a la sinonimia. Con respecto al material tipo de *Eutatus seguini*, después de la revisión de materiales y análisis llevado a cabo, se entiende que el material tipo de *E. seguini* posee una antigüedad Pleistoceno medio-tardío, debido a que procede de afloramientos fosilíferos del río Salado, donde no afloran sedimentos más antiguos. De este modo todas las especies correctamente atribuidas hasta ahora a *Eutatus*, las cuales proceden también del Pleistoceno medio-tardío (y aun Holoceno temprano), a saber: *E. brevis*, *E. punctatus*, *E. minutus* y *E. ameghinoi*, resultan sinónimos de *E. seguini*. Asimismo se reconocieron dos especies nuevas, una restringida al Chapadmalalense: *Eutatus* n. sp., la más antigua conocida del género, y otra para los materiales del Vorohuense-Ensedadense: *E. pascuali* n. sp. Con respecto a *Eutatus praepampaeus*, después de realizar un estudio comparativo entre las mandíbulas de *Eutatus* y *Ringueletia*, se concluye que el ejemplar asignado a esta especie pertenece en realidad al género *Ringueletia*. Asimismo, debido a que las especies de este último género se reconocen a base de diferencias morfológicas de los osteodermos, la rama mandibular en cuestión no puede ser asignada a ninguna de las dos especies conocidas.

Para realizar los estudios sistemáticos, además de los métodos morfológicos comparativos tradicionales en los materiales endo y exoesqueléticos presentes, se efectuaron (en algunos casos) estudios paleohistológicos de los osteodermos. La investigación de la estructura interna

de los osteodermos brinda caracteres adicionales útiles para diferenciar las distintas entidades taxonómicas.

Los estudios paleohistológicos junto con los estudios histológicos en especies actuales permitieron definir un patrón morfológico característico común para los Euphractinae, sumamente diferente del encontrado en los Dasypodinae. De este modo, los osteodermos de los Euphractinae se encuentran conformados por tres capas de hueso, la interna y la externa constituidas por hueso compacto y la media por hueso trabecular. Las cámaras glandulares de los Eutatini seguramente estuvieron ocupadas por dos tipos de glándulas (sebáceas y sudoríparas), al igual que en los Euphractini actuales. Esto se evidencia por la presencia de dos conductos óseos conservados. Asimismo, no presentan ninguna característica morfológica que denote la existencia de folículos pilosos asociados con las cámaras glandulares. Los Dasypodinae en cambio presentan una zona media pobremente desarrollada, la cual no posee cavidades con tejido adiposo y tienen folículos pilosos asociados con las cavidades glandulares. Dentro de los Euphractinae, los Eutatini se caracterizan principalmente por un mayor desarrollo inferido de la pilosidad. Esta última característica es postulada debido a la cantidad de cavidades para alojar folículos pilosos presentes y al volumen que ocupan dentro cada osteodermo.

Es importante resaltar que la presencia de folículos pilosos asociados a las cámaras glandulares podría interpretarse como un carácter primitivo.

Fernández (1931) advierte que en los embriones de *C. villosus* se desarrollan

folículos pilosos en estas cavidades, pero estos se atrofian durante el desarrollo. Esta circunstancia apoya la hipótesis de que los Euphractinae son un grupo de dasipódidos más avanzados que los Dasypodinae, en tanto que los primeros estarían pasando por un estado primitivo en su ontogenia, que no se manifiesta en los postnatales. Por lo tanto se puede aceptar que la presencia de pelos en relación a forámenes de la superficie dorsal del osteodermo es una condición primitiva dentro de los Dasipódidos. Otra evidencia de lo anteriormente planteado es la presencia de médula roja y médula amarilla en los osteodermos de *D. novemcinctus* (Hill, 2006). En *C. villosus* sólo se encuentran restos de médula roja en una placa del escudo cefálico, la retención o no de médula roja en osteodermos de la coraza también podría ser un carácter de valor filogenético.

En el análisis filogenético desarrollado en esta Tesis se utilizaron caracteres de la morfología interna; éstos fueron de mucha utilidad para sustentar los distintos clados identificados.

Desde un punto de vista paleoclimático es muy difícil poder hacer inferencias sólo a base de un grupo. Sin embargo existe una cierta correlación entre las modificaciones morfológicas de los osteodermos de las distintas especies de *Eutatus* con variaciones paleoclimáticas. Los osteodermos que proceden del Marplatense (Vorohuense)-Ensenadense presentan, en el espesor de la placa, cisternas glandulares bien desarrolladas, dispuestas hasta en dos niveles anteroposteriores, con conductos delgados en número de uno o dos; las cavidades para los folículos pilosos tienen una extensión limitada a la

parte media-posterior del osteodermo. En cambio, los osteodermos de los Pisos superiores (Bonaerense y Lujanense) poseen conductos glandulares de gran diámetro; se han encontrado osteodermos con un máximo de tres niveles anteroposteriores de cisternas glandulares (cisternas que inclusive pueden ser coalescentes y estar parcialmente fusionadas); las cavidades para los folículos pilosos, ocupan un volumen mayor que en los osteodermos del Ensenadense, extendiéndose hacia delante y determinando (en ocasiones) que la cara ventral del osteodermo conforme una prominencia transversal.

En las especies vivientes de Dasypodidae, los osteodermos se encuentran típicamente recubiertos por escamas córneas. Es probable que las glándulas encontradas en los osteodermos (sebáceas y sudoríparas asociadas) secreten una sustancia capaz de proteger las placas córneas del desecamiento extremo que podría presentarse principalmente en ambientes secos. De hecho, dentro de las especies actuales estudiadas (Fernández, 1931; Krmptotic et al., 2005, 2008; Hill, 2006; Vickaryous y Hall, 2006; Ciancio et al., 2007), las que presentan mayor desarrollo glandular son las que habitan en territorios más secos. También se observa una pilosidad más abundante en los armadillos que habitan en regiones más frías que en aquéllos de climas más benignos. Los osteodermos del género *Eutatus* del Lujanense que fueron estudiados paleohistológicamente provienen del Miembro Guerrero; para esta unidad, la mayoría de los autores coinciden en señalar un clima frío y seco (Tonni et al., 2003), siendo de este modo importante el mayor desarrollo de las glándulas y de la pilosidad. En el caso de los materiales del Vorohuense-Ensenadense resulta más difícil tratar de relacionar los cambios morfológicos con el clima, ya

que fue un periodo extenso que involucro numerosas fluctuaciones climáticas, pero contrariamente al intervalo anterior en éste se evidencian periodos más cálidos y húmedos.

Desde el punto de vista filogenético en el análisis realizado en esta Tesis se observa que los Eutatini junto con los Euphractini constituyen un grupo monofilético por compartir las siguientes sinapomorfías: (a) presencia de bandas nucales (b) hocico en vista lateral curvado hacia abajo, (c) sutura premaxilar-nasal elongada, (d) forma de la porción facial expuesta del lagrimal cuadrangular, (e) ancho máximo de la fosa glenoidea en relación a su longitud anteroposterior mayor a 1 (menor a 1.5), (f) inclinación de la línea media del occipital en vista lateral aproximadamente vertical, (g) fosas para el rectus capitis bien desarrollados. Dentro de este esquema, los Eutatini conforman un grupo monofilético por las siguientes sinapomorfías: (a) escudo escapular rudimentario; (b) forámenes pilíferos de grandes dimensiones en los osteodermos (móviles y fijos) de las distintas regiones de la coraza; (c) forámenes de la cara expuesta de los osteodermos fijos no limitados a la intersección de los surcos que delimitan la figura central de las periféricas, sino dispuestos en el surco que delimita la figura central; (d) folículos pilosos dispuestos internamente extendiéndose hasta la mitad posterior del osteodermo; (e) centro del diente compuesto por un núcleo elevado de osteodentina. Dentro de los Eutatini, el clado conformado por *Proeutatus*, *Chasicotatus*, *Doellotatus*, *Eutatus* y *Ringueletia* se establece por una única sinapomorfía: surco que delimita la figura en forma de "U" o ligeramente

lageniforme. *Doellotatus* y *Chasicotatus*, conformarían un clado por: (a) poseer un pseudoescudo escapular sumamente rudimentario y (b) presentar en los osteodermos móviles la zona entre la tecla y la porción ornamentada lisa. En cambio, *Ringueletia* y *Eutatus* se agruparían por: (a) la extensión de la serie dentaria ocupando menos de la mitad del total de la longitud de la mandíbula y (b) poseer el último molariforme totalmente oculto en vista lateral por la rama vertical ascendente.

Las hipótesis filogenéticas previas son muy controversiales con respecto a las relaciones filogenéticas de los Eutatini dentro de los cingulados, y sobre su propia monofilia. De este modo Engelmann (1985) postula que los Eutatini se agrupan junto con los pampaterios y los gliptodontes en un grupo denominado Glyptodonta. Dentro de los Glyptodonta, los pampaterios son el grupo hermano de otro grupo que incluye a los gliptodontes y al clado monofilético Eutatini (*Proeutatus* y *Eutatus*), denominado Glyptodontoidea. Vizcaíno y Bargo (1998) sostienen que las sinapomorfías que Engelmann utiliza para el grupo Glyptodonta son bastante conflictivas debido a que no están presentes en los tres subgrupos.

Gaudin y Wible (2006) realizan otra propuesta filogenética. Dentro del cladograma que refleja sus resultados, los Eutatini incluidos (*Proeutatus*, *Doellotatus* y *Eutatus*) no son monofiléticos. De este modo *Eutatus* resulta ser grupo hermano del clado que incluye los Euphracta (sensu Gaudin y Wible) y un grupo de cingulados extintos que incluye a *Paleuphractus*, *Proeuphractus*, *Doellotatus* y *Macroeuphractus* y el clado corona (*Proeutatus*, *Propalaehoplophorus* y *Vassalia*; v. Capítulo VII, Fig. VII.2). *Doellotatus* es

parte de una tricotomía sin resolver que involucra además a *Proeuphractus* y al clado corona. Gaudin y Wible (2006) manifiestan que en su hipótesis los Euphractini y Eutatini muestran grandes similitudes, lo cual hace dificultoso ordenarlos filogenéticamente. Cuando estos autores justifican la posición de su “*Doellotatus*” en el cladograma, hacen referencia a que no todos los Eutatini poseen los caracteres dentarios que tradicionalmente se usaron como diagnósticos para la tribu. Estos autores no reconocen las características dentarias de los Eutatini en *Doellotatus* porque en realidad utilizan un cráneo de *Paraeuphractus*. De este modo resulta lógico que sea muy difícil la separación entre integrantes de la tribu Eutatini y la tribu Euphratini. La posición de *Proeutatus* en su cladograma se debe a algunas características relacionadas con el tipo de alimentación herbívora y algunas correspondientes a la región auditiva. Dos de las ocho sinapomorfías que señalan para sostener un ancestro común para gliptodontes y *Proeutatus*, están también presentes en *Eutatus*: núcleo de osteodentina y longitud de la hilera dentaria superior entre el 30 y el 35% de la LCM.

Abrantes y Berqvist (2006) postulan que los Eutatini (*Eutatus* y *Proeutatus*) conforman un clado monofiléticos. Según Abrantes y Bergqvist (2006) éste último clado podría ubicarse en una familia aparte. Es destacable asimismo que ellas consideran a los Eutatini relacionados más estrechamente a los Dasypodidae que a los Glyptodontidae. De este modo, en su análisis los Eutatini se ubican en una nueva familia, la cual resulta ser el grupo hermano de los “Dasypodidae” (que según esta propuesta abarcaría a los géneros *Dasypus*, *Propraopus*, *Stegotherium*, *Pampatherium*, *Tolypeutes*, *Priodontes* y

Cabassous). El hecho de que los Eutatini estén más vinculados a este agrupamiento que a los Euphractini contradice los estudios de clasificación morfológica y en parte también la hipótesis de Gaudin y Wible (2006).

La hipótesis filogenética propuesta en esta Tesis Doctoral está de acuerdo con las clasificaciones morfológicas tradicionales (Patterson y Pascual, 1968; Scillato-Yané, 1980, 1982; McKenna y Bell, 1997).

Desde una perspectiva biogeográfica, la historia de los Eutatini se encuentra circunscripta al extremo Sur de América del Sur (Argentina, Uruguay y Chile). Hoffstetter (1968, 1982) menciona la presencia de *Stenotatus* sp. y de *Proeutatus* sp. en el Deseadense (Oligoceno superior) de Salla (Bolivia), pero de acuerdo con revisiones en curso (M. Ciancio, com. pers.) en ninguno de estos casos se trata realmente de un Eutatini. Los Eutatini poseen una gran diversidad genérica y específica durante el Neógeno tardío del S de América del Sur; su ausencia en el centro y N del continente seguramente se relaciona con su adaptación a climas más fríos que la mayoría de los restantes dasipódidos.

Geográficamente, ésta es una de las tribus de dasipódidos que está mejor representada en las unidades estratigráficas cenozoicas del Sur de América del Sur, esencialmente en la Argentina (Scillato-Yané, 1980; Scillato-Yané et al., 1995) y en menor proporción en el Uruguay (Mones y Francis, 1973; Perea, 1993; 1998; Bostelmann et al., 2008a,b,c) y en Chile (Croft et al., 2007); en cambio, no se han registrado en el sur de Brasil, donde abundan muchos representantes pleistocenos de la fauna pampeana.

Entre las unidades pre-chasiquenses y las chasiquenses, se produce un importante cambio faunístico, particularmente significativo en el caso de los *Xenarthra Cingulata* (Scillato-Yané y Carlini, 1998). En el Chasiquense (10-8,7 Ma AP) desaparecen, entre los Dasypodidae, todos los Eutatini y casi todos los Euphractini "pansantacruccianos" (Scillato-Yané et al., 1993). Para los Eutatini, este cambio implica la desaparición definitiva en el registro de *Stenotatus* Ameghino, 1891 y *Proeutatus* Ameghino, 1891, y la aparición de *Chasicotatus* Scillato-Yané, 1979 en el Miembro las Barrancas (superior) de la Formación Arroyo Chasicó (Bondesio et al., 1980). Los Eutatinos del Neógeno tardío están representados por cinco géneros: *Chasicotatus*, *Doellotatus*, *Ringueletia*, *Eutatus* y un nuevo género. *Eutatus* (Chapadmalalense-Platense) es el que alcanza una mayor distribución geográfica dentro de Argentina y también presenta una mayor frecuencia de hallazgos, seguido por *Doellotatus*. Este último es el que posee una mayor distribución temporal: Huayqueriense -Vorohuense. El Eutatini n. gen., n. sp. en cambio, cuenta con un solo registro y queda de este modo limitado geográficamente a la Provincia de Jujuy y temporalmente al Chapadmalalense.

La distribución geográfica de los géneros de eutatinos presentes durante el lapso Mioceno tardío-Plioceno apoya la hipótesis de la existencia de hábitats abiertos que permitían amplias conexiones entre distintas regiones geográficas (Pascual y Bondesio, 1981). De este modo *Chasicotatus ameghinoi* se registra en la Provincia de Buenos Aires (Chasiquense-Huayqueriense), en La Pampa (Huayqueriense) y en Catamarca (Chasiquense). *Chasicotatus peiranoi* se registra en un principio en el

Huayqueriense de Catamarca, y más tarde se reconoce para la Provincia de Buenos Aires. *Doellotatus* n. sp., que se encuentra en el Chapadmalalense de la Provincia de Buenos Aires y en el Plioceno (Chapadmalalense) de la Provincia de Córdoba. Asimismo, a nivel genérico, *Doellotatus* se registra en las Provincias de San Luis, La Rioja, Mendoza y Río Negro. Por otro lado, existen diversos vertebrados que evidencian la presencia de pronunciados ambientes regionales diferenciados entre las extensiones de planicies, los cuales anticipan las presentes regiones biogeográficas (Pascual, 1984). Por ejemplo, la mitad septentrional del actual territorio argentino, hacia el final del período de las Planicies Australes (Plioceno) está dividida en dos unidades biogeográficas paralelas entre sí: una de ellas al este de la cordillera y otra más al este, a lo largo del río pre-Paraná (Ortiz y Cladera, 2006). En general, entre los vertebrados terrestres del “Conglomerado osífero” de la Formación Ituzaiingo, los xenartros y notoungulados indican que el área mesopotámica estuvo biogeográficamente diferenciada de la Pampeana y de la del Noroeste argentino (Scillato-Yané, 1975; Cione et al., 2000). Es destacable la escasa frecuencia de gliptodontes en el Mioceno tardío de Entre Ríos, en comparación con su gran abundancia en el Noroeste de Argentina. Estos gliptodontes están vinculados con ambientes más abiertos (sabanas, pastizales, estepas herbáceas). Estas condiciones son comunes en el noroeste, pero no en el área de Paraná, en la cual parecen haber predominado los bosques en galería (Cione et al., 2000). Dentro de este contexto, en lo que respecta a los Eutatini presentes en el “Conglomerado osífero”, se encuentra sólo una especie (*Chasicotatus* n.sp. 2), restringida a esa región. Esta última se diferencia de las

otras tres especies de *Chasicotatus* no sólo por la ornamentación de sus osteodermos, sino por presentar forámenes pilíferos de un tamaño mucho menor que en las restantes especies de *Chasicotatus*, lo cual podría en parte reflejar su adaptación a climas más cálidos.

A partir del Chapadmalalense se registra el género *Eutatus*, el cual después del Barrancalobense se convierte en el único representante de la tribu Eutatini. Sus restos fueron muy abundantes y su distribución geográfica se extendió por el centro y norte de la Argentina (Tucumán, Córdoba, Santa Fé, Santiago del Estero, Entre Ríos y Buenos Aires) y el sur de Uruguay. A lo largo de su historia filética se reconocen tres especies (*E. chapadmalensis*, *E. pascuali* n. sp. y *E. seguini*). La última especie mencionada se extiende desde el Bonaerense (Pleistoceno medio) hasta comienzos del Platense (Holoceno temprano) y es la que presenta la pilosidad más abundante. En el Uruguay, hasta el momento, *Eutatus* sólo se registra durante el Pleistoceno tardío.

Este género se extingue en el Holoceno temprano; es importante resaltar que en el límite Pleistoceno tardío-Holoceno se extinguen el 80% de los mamíferos con pesos mayores a los 44 kg (rango dentro del cuál se encontraría el género *Eutatus*) y el 100% de las especies de megamamíferos mayores a los 1000 Kg (Cione et al., 2003). Para explicar esta extinción, los autores previamente mencionados proponen la teoría de Zig Zag Roto.

Lo que se denomina Zig Zag es la marcada modificación de la distribución y abundancia de los mamíferos adaptados a zonas de vegetación abierta debida a los trascendentes cambios climáticos del Pleistoceno medio y tardío (glaciaciones y periodos interglaciales). Durante la mayor parte del

Pleistoceno medio y tardío condiciones climáticas frías y secas y áreas abiertas predominan en América del Sur. Los mamíferos adaptados a climas abiertos tienen una gran distribución areal que se restringe notablemente, con extinciones locales y aumento del estrés ambiental, durante los interglaciales (más cálidos y húmedos). A pesar de ello, a través de los aproximadamente 20 pares de cambio glacial/interglacial que se suceden en el Pleistoceno medio y tardío, no hay grandes extinciones (Cione et al., 2003). Sin embargo, durante el actual interglacial, los grandes mamíferos se extinguen totalmente. El único evento diferente a los precedentes es el ingreso de los seres humanos en el continente hace unos 13 ka AP. En el caso particular de *Eutatus* existen registros concretos que señalan su consumo por los primeros humanos habitantes de la región pampeana. Sus restos se registran en el sitio arqueológico Cueva Tixi (Mazzanti y Quintana, 1997). *Eutatus seguini* es ingresado a Cueva Tixi por humanos con fines de consumo alimenticio en el contexto de una estrategia generalizada de selección de proteína animal. *Eutatus seguini* se registra en la primera ocupación fechada en Cueva Tixi aproximadamente entre 10 ka AP y 10.3 Ka AP (Holoceno temprano). Se descarta que *Eutatus seguini* haya accedido por sus propios medios a Cueva Tixi, en tanto que el sitio presenta un talud abrupto de más de dos metros de altura. Este talud representa una barrera que un armadillo del porte de *Eutatus seguini* no puede trasponer por sus propios medios (Mazzanti y Quintana, 1997).

Capítulo IX. Conclusiones

A) Sistemáticas

Se reconocen como válidos cinco géneros y trece especies de Eutatini para el Neógeno tardío de Argentina y Uruguay, a saber:

- 1) *Chasicotatus*. Se reconocen cuatro especies para este género:
Chasicotatus ameghinoi, *Chasicotatus peiranoi* y *Chasicotatus* n. sp.1 y *Chasicotatus* n. sp. 2, reconocidas por Scillato-Yané (1982).
- 2) *Doellotatus*. Se reconocen tres especies para este género: *Doellotatus inornatus*, *Doellotatus chapadmalensis* y *Doellotatus* n. sp.
- 3) *Ringueletia*. Se reconocen dos especies para este género: *Ringueletia simpsoni* y *Ringueletia* n. sp.
- 4) *Eutatus*. Se reconocen tres especies para este género: *Eutatus seguini*, *Eutatus pascuali* n. sp. y *Eutatus* n. sp.
- 5) Se reconoce un nuevo género y nueva especie de Eutatini, *Eutatini* n. gen., n. sp.

B) Filogenéticas

- 1) Los Eutatini constituyen un grupo monofilético agrupado junto con los Euphractini dentro de la subfamilia Euphractinae. La monofilia de los Eutatini está soportada por las siguientes sinapomorfías: (a) escudo escapular rudimentario; (b) forámenes pilíferos de grandes dimensiones en los osteodermos (móviles y fijos) de las distintas regiones de la coraza; (c) forámenes de la cara expuesta de los osteodermos fijos no
-

limitados a la intersección de los surcos que delimitan la figura central de las periféricas, sino dispuestos en el surco que delimita la figura central; (d) folículos pilosos dispuestos internamente extendiéndose hasta la mitad posterior del osteodermo; (e) centro del diente compuesto por un núcleo elevado de osteodentina.

C) Paleohistológicas

- 1) Los osteodermos de los Eutatini presentan un patrón morfológico afín con el presente en los Euphractini y claramente diferenciado de los Dasypodinae.
- 2) La morfología de los osteodermos de los Euphractini y Eutatini sería más derivada que la de los Dasypodinae de acuerdo con la evidencia embriológica disponible.
- 3) El estudio de la morfología interna de los osteodermos brinda caracteres de importancia para los estudios sistemáticos, filogenéticos y paleoecológicos.

D) Paleobiogeográficas

La historia biogeográfica de los Eutatini del Neógeno está restringida al cono sur de América del Sur, y abarca los actuales territorios de Argentina y Uruguay.

- 1) *Chasicotatus* es un género exclusivo de Argentina, cuya distribución abarca el Noroeste y centro del país, así como la Mesopotamia, en las Provincias de Catamarca, Entre Ríos, La Pampa y Buenos Aires. El biocron de las especies es el siguiente: *Chasicotatus ameghinoi* (Chasiquense-
-

- Huayqueriense); *Chasicotatus peiranoi* (Huayqueriense); *Chasicotatus* n. sp. 1 (Huayqueriense); *Chasicotatus* n. sp. 2 (Huayqueriense).
- 2) *Doellotatus* es un género que se encuentra en la Argentina y en el Uruguay. Dentro de Argentina se distribuye en las Provincias de Córdoba, San Luis, Mendoza, La Pampa, La Rioja, Buenos Aires y Río Negro. En Uruguay se encuentra en el Departamento de San José. El biocrón de las especies es el siguiente: *Doellotatus chapadmalensis* (Huayqueriense); *Doellotatus inornatus* (Huayqueriense-Montehermosense) *Doellotatus* n. sp. (Chapadmalalense- Vorohuense).
- 3) *Ringueletia* es un género que se encuentra la región central de Argentina en las Provincias de Buenos Aires, Córdoba y La Pampa y en Uruguay en el Departamento de San José. El biocrón de las especies es el siguiente: *Ringueletia simpsoni* (Montehermosense) y *Ringueletia* n. sp. (Huayqueriense- Barrancalobense).
- 4) *Eutatus* se encuentra distribuido en el Centro y Norte de la Argentina en las Provincias de Tucumán, Entre Ríos, Santa Fe, Santiago del Estero, Córdoba y Buenos Aires. En Uruguay se encuentra en los Departamentos: de Soriano, Canelones, Montevideo y Colonia. El biocrón de las especies es el siguiente: *Eutatus seguini* (Bonaerense- Platense); *Eutatus pascuali* n. sp. (Vorohuense-Ensenadense); *Eutatus* n. sp. (Chapadmalalense).
-

- 5) Eutatini n. gen., n. sp. es un género restringido al NO de la Argentina, se registra en la Provincia de Jujuy, su única especie, esta limitada al Chapadmalalense superior.

E) Paleoambientales

- 1) Los Eutatini son dasipódidos que están vinculados con ambientes áridos o semiáridos, de climas templado-fríos a fríos. Su mayor pilosidad, desarrollo glandular y su marcada adaptación cavadora se habrían desarrollado en ese sentido.
 - 2) En el caso particular de *Eutatus*, género que posee una distribución temporal durante la cual se produjeron importantes cambios climáticos, las especies sucesivas presentan ciertas modificaciones morfológicas de los osteodermos que podrían estar vinculadas con éstos.
 - 3) La extinción definitiva de este último género parece haber sido probablemente consecuencia de la acción combinada de cambios climáticos y la presión de caza producto de los primeros pobladores de la región pampeana.
-

- Abba, A.M. y Cassini, M.H. 2008. Ecology and conservation of three species of armadillos in the Pampan region, Argentina. En: S.F. Vizcaíno y W.J. Loughry (eds.). *The biology of the Xenarthra*. Univ. Press of Florida. 300-305.
- Abrantes, E.A.L. y Bergqvist, L.P. 2006. Propuesta filogenética para los Dasypodidae (Mammalia: Cingulata). En V. Gallo, P.M. Brito, H.M.A. Silva, F.J. Figueiredo (Org.). *Paleontologia de Vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas*. 1ed. Rio de Janeiro: Interciência (1) 261-274.
- Aguiar, J.M. y Da Fonseca, A.B. 2008. Conservation status of the Xenarthra. En: S.F. Vizcaíno y W.J. Loughry (eds.). *The biology of the Xenarthra*. Univ. Press of Florida. 215-231.
- Alberdi, M.T., Bonadonna, F. P. y Ortiz Jaureguizar, E. 1997. Chronological correlation, paleoecology, and paleobiogeography of the Late Cenozoic South American Rionegran Land-mammal fauna: a review. *Rev. Española Paleont.* 12 (2): 249-255.
- Ameghino, F. 1881. *La antigüedad del hombre en el Plata*, Tomo Segundo. G. Masson (ed.) Paris, Igon Hnos. (eds.) Buenos Aires, XIV + 640 pp.
- Ameghino, F. 1882. Catálogo explicativo de las colecciones de antropología prehistórica y de paleontología de Florentino Ameghino. En: Catálogo de la Pcia. de Buenos Aires en la exposición continental Sudamericana, anexo A: 35-42. Buenos Aires.
-

Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba 6: 1027 y Atlas: 98 láms.

Ameghino, F. 1891a. Mamíferos y aves fósiles argentinos: especies nuevas, adiciones y correcciones. Rev. Arg. Hist. Nat. 1: 240-259.

Ameghino, F. 1891b. Nuevos restos de mamíferos fósiles descubiertos por Carlos Ameghino en el Eoceno inferior de Patagonia Austral. Especies nuevas: adiciones y correcciones. Rev. Arg. Hist. Nat. 1: 289-237.

Ameghino, F. 1895-1920. Sur les édentés fossiles de l'Argentine. (Examen critique, révision et correction de l'ouvrage de Mr. Lydekker: "The extinct edentates of Argentina", etc.). Rev. del Jardín Zoológico de Bs. As. 3: 97-192 (1895) y obras completas y correspondencia científica de Florentino Ameghino. 11: 447-909 (La Plata, 1920).

Ameghino, F. 1897. Les mammifères crétacés de l'Argentine. Deuxième contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*. Boletín Instituto Geográfico Argentina 18: 405-521.

Ameghino, F. 1902. Notices préliminaires sur des mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. Bol. Acad. Nac. Cien. Córdoba 17: 5-70.

Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. Anal. Soc. Cient. Arg. 58: 225-291.

Ameghino, F. 1908. Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapadmalal. Anales del Museo de Historia Natural 10 (10): 343- 428.

-
- Ameghino, F. 1910. La antigüedad geológica del yacimiento antropológico de Monte Hermoso. Congreso Científico Internacional Americano 1-6.
- Amrine-Madsen, H., Kloepfli, K.P., Wayne, R.K. y Springer, M.S. 2003. A new phylogenomic marker, apolipoprotein B, provides compelling evidence for eutherian relationships. *Mol. Phylogenet Evol.* 28: 225-240.
- Anacleto, T.C.S. y Marinho-Filho, J. 2001. Hábito alimentar do tatu-canastra (*Xenarthra*, *Dasypodidae*) em uma área de cerrado do Brasil central. *Revista Brasileira de Zoologia* 18: 681- 688.
- Anzótegui, L.M., Garralla, S.S. y Herbst, R. 2007. Fabaceae de la Formación El Morterito (Mioceno superior) del valle del Cajón, Provincia de Catamarca, Argentina. *Ameghiniana* 41(1): 183-196.
- Asher, R. J. 2007. A web-database of mammalian morphology and a reanalysis of placental phylogeny. *BMC Evol. Biol.* 7:108.
- Asher, R.J., Novacek, M. J. y Geisler, J.H. 2003. Relationships of endemic african Mammals and their fossil relatives based on morphological and molecular evidence. *Journal of Mammalian Evolution* 10 (1/2): 131-194.
- Barreda, V., Anzótegui, L.M., Prieto, A.R., Aceñolaza, P., Bianchi, M.M., Borromei, A.M., Brea, M., Caccavari, M., Cuadrado, G.A., Garralla, S., Grill, S., Guerstein, G R., Lutz, A., Mancini, M.V., Mautino, M. R., Ottone, E.G., Quattrocchio, M.E., Romero, E.J., Zamaló M.C., y Zucol, A. 2007. Diversificación y cambios de las angiospermas durante el Neógeno en Argentina. *Publicación Especial 11 Ameghiniana*: 173-191.
- Berger, A. 1989. Pleistocene climatic variability at astronomical frequencies. *Quaternary International* 2: 1-14.
-

-
- Berggren, W.A., Hilgen, F.J., Langereis, C.G., Kent, D.V. Obradovich, J.D., Raffi, I., Raymo, M.E. y Shackleton, N.J. 1995. Late Neogene chronology: New perspectives in high-resolution stratigraphy. Geological Society American Bulletin 107: 1272-1287.
- Bergqvist, L.P., Abrantes E.A.L. y Avilla L.D.S. 2004. The Xenarthra (Mammalia) of São José de Itaboraí Basin (upper Paleocene, Itaboraian), Rio de Janeiro, Brazil. Geodiversitas 26 (2): 323-337.
- Bidegain J.C., Osterrieth, M.L., VanVelzen, A.J. y Rico, Y. 2005. Geología y registros magnéticos entre arroyo La Tapera y Santa Clara del Mar, Mar del Plata. Revista de la Asociación Geológica Argentina 60 (3): 599-604
- Boily, P. 2002. Individual variation in metabolic traits of wild nine-banded armadillos (*Dasypus novemcinctus*) and the aerobic capacity model for the evolution of endothermy. Journal of Experimental Biology 205: 3207-3214.
- Bolkovic, M.L., Caziani, S.M. y Potomastro, J.J. 1995. Food habits of the three-banded armadillo (Xenarthra: Dasypodidae) in the dry Chaco, Argentina. Journal of Mammalogy 76: 1199-1204.
- Bonadonna, F. P., Leone, G. y Zanchetta, G. 1999. Stable analysis on the last 30 ka. Molluscam fauna from the Pampa grassland, Bonaerense Region, Argentina. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 153: 289-308.
- Bonaparte, J.F. 1960. La sucesión estratigráfica de Monte Hermoso (Prov. de Buenos Aires). Acta Geológica Lilloana 3: 273-287.
-

-
- Bondesio, P., Laza, J. H., Scillato-Yané, G. J., Tonni, E. P. y Vucetich, M. G. 1980. Estado actual del conocimiento de los vertebrados de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno temprano) de la provincia de Buenos Aires. II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología. Actas (3): 101-127.
- Bordas, A. F. 1932. Consideraciones sobre el género *Eutatus* y descripción de una nueva especie. *Physis* 11(38): 142-143.
- Bordas, A. F. 1933. Notas sobre los Eutatinae. Nueva subfamilia extinguida de Dasypodidae. *Anal. Mus. Nac. Hist. Nat. Bs. As.* 37: 583-614.
- Bossi, G. E., 1984. Terciario. En Geología de Tucumán (1984), Aceñolaza, F., A. Toselli y G. E. Bossi (eds.). Colegio Graduados Ciencias Geológicas, Tucumán, 67-80.
- Bossi, G. E. y Palma, R. M. 1982. Reconsideración de la estratigrafía del Valle de Santa María, Provincia de Catamarca, Argentina. 5º Congreso Latinoamericano de Geología (Buenos Aires, 1982). Actas 1: 155-172.
- Bossi, G. E., Muruaga, C. M, Hernando, A. y Ahumada, A. L. 1993. Geología y estratigrafía de la cuenca neógena Santa María-Hualfín (deptos. Santa María y Belén, provincia de Catamarca). 12º Congreso Geológico Argentino y 2º Congreso de Exploración de Hidrocarburos. Actas 2: 156-165.
- Bostelmann, E., Rinderknecht, A. y Lecuona, G. 2008a. Los Eutatini (Mammalia, Dasypodidae) del Uruguay. III Congreso Latinoamericano de Paleontología Neuquén, Septiembre de 2008.
-

- Bostelmann, E., Rinderknecht, A. y Perea, D. 2008b. Novedades en torno al registro fósil de los eutatinos (Mammalia, Xenarthra) del Uruguay: nuevas localidades para *Eutatus seguini* y primer reporte de *Ringueletia simpsoni*. IX Jornadas de Zoología del Uruguay 38 p.
- Bostelmann, E., Rinderknecht, A. y Lecuona, G. 2008c. Presencia del género *Doellotatus* (Mammalia, Xenarthra) en el Mioceno tardío del Uruguay aspectos taxonómicos y paleobiológicos. IX Jornadas de Zoología del Uruguay 38 p.
- Brandoni, D. 2005. Los Megatheriinae (Xenarthra, Tardigrada) de la Formación Ituzaingó (Mioceno Superior-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos. INSUGEO, Miscelánea 14: 27-35.
- Broecker, W. S. y Denton, G. H. 1990. What drives glacial cycles?. Scientific American 262 (1): 48-56.
- Burmeister, G. 1883. Beschreibung der Panzers von *Eutatus seguini*. Sitzungsber der. König., Preuss. Akad. De Wiss, Berlín, physis mat. Kl.: 1045-1063.
- Cabrera, A. 1928. Sobre algunos megaterios pliocenos. Revista del Museo de La Plata 31: 339-352.
- Camin, J. H. y R. R. Sokal. 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. Evolution 19: 311-326.
- Carlini, A.A. y Scillato-Yané, G.J. 1996. *Chorobates recens* (Xenarthra, Dasypodidae) y un análisis de la filogenia de los Euphractini. Revista del Museo de La Plata (NS), Paleontología 9 (59): 225-238.
-

- Carlini, A.A. y Scillato-Yané, G.J. 1999. Evolution of Quaternary Xenarthrans (Mammalia) of Argentina. En Tonni E. P. y Cione, A.L. (eds.). Quaternary vertebrate palaeontology in South America. Special Volume. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula 12: 149-175.
- Carlini, A.A. y Tonni, E.P. 2000. Mamíferos fósiles del Paraguay. Buenos Aires: Cooperación Técnica Paraguayo-Alemana, La Plata, 108 pp.
- Carlini, A.A., Ortiz Jaureguizar, E., Pascual, R., Scillato-Yané, G.J. y Vizcaíno, S.F. 1994. The negative paleontological record on the controverted origin and relationships of the Xenarthra. VI Congr. Argent. Paleontol. y Bioestr. Resúmenes: 21-22.
- Carlini, A.A., Vizcaíno, S.F. y Scillato-Yané, G.J. 1997. Armored xenarthrans: A unique taxonomic and ecologic assemblage. En: Kay R.F., Madden, R.H., Cifelli, R.L., Flynn, J.J., (eds.). The Miocene Fauna of La Venta, Colombia. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. 213–226.
- Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J., Goin, F.J. y Praderio, F. 2002a. Los Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Eoceno. 1) El registro en Paso del Sapo, NO de Chubut (Argentina): exclusivamente Astegotheriini. 1º Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Santiago, Chile. Resúmenes: 23.
-

- Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J., Madden, R.H., Ciancio, M.R. y Soibelzon, E. 2002b. Los Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Eoceno. 3) Las especies del Casamayorensis de la Barranca Sur del lago Colhué Huapi, S de Chubut (Argentina): el establecimiento de los Euphractinae. 1º Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Santiago, Chile. Resúmenes: 24-25.
- Carlini, A.A., Soibelzon, E. y Ciancio, M.R. 2002c. Los Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Eoceno. 2) El conjunto de especies del Casamayorensis de Cañadón Vaca, SE de Chubut (Argentina) y su relación con los que le suceden. 1º Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Santiago, Chile. Resúmenes: 24.
- Carlini, A.A., Ciancio, M.R. y Scillato-Yané, G.J. 2004. La transición Eoceno-Oligoceno y su manifestación en la diversidad de los Cingulata (Mammalia, Xenarthra). Inferencias paleoecológicas. *Ameghiniana* 41(4) Suplemento: 23-24R.
- Carlini, A.A., Ciancio, M.R. y Scillato-Yané, G.J. 2005. Los Xenarthra de Gran Barranca, más de 20 Ma de historia. *Actas de XVI Congreso Geológico Argentino IV*: 419-424.
- Carlini, A. A., Zurita, A.E. y Aguilera, O. A. 2008. North American Glyptodontines (Xenarthra, Mammalia) in the Upper Pleistocene of northern South America. *Paleontologische Zeitschrift* 82 (2) 125-138.
- Casanave, E.B., Manfredi, M.C. y Luengo Vidal, E.M. 2003. Ecología comportamental de los armadillos en un pastizal serrano. *II Jornadas del Sudoeste Bonaerense, EdiUNS, Bahía Blanca* 3: 115-125.
-

-
- Castellanos, A. 1948. Sedimentos neógenos del SW del Uruguay (Nota preliminar). Publ. Fac. Cienc. Mat. Fís-Quím., Nat.; Ser. Técn. Cient. Publ. 34: 1-35, figs. 1-4. Rosario.
- Castellanos, A. 1951. Un nuevo género de esclerocaliptino ("*Isolinia*") descubierto en el Araucaniano del Valle de los Reartes (Sierras de Córdoba). Revista de Asociación Geológica Argentina 6 (2): 95-100.
- Cetica, P.D. y Merani, M.S. 2008. Sperm evolution in dasypodids En: S.F. Vizcaíno y W.J. Loughry (eds.). The Biology of the Xenarthra. The biology of the Xenarthra, Univ. Press of Florida 143-150.
- Cetica, P.D., Solari, A.J., Merani, M.S., De Rosas, J.C. y Burgos, M.H. 1998. Evolutionary sperm morphology and morphometry in armadillos. J. Submicrosc. Cytol. Pathol. 30: 309-314.
- Ciancio, M.R. y Carlini, A.A. 2007. Morfología del sistema pilífero en Eutatinos (Xenarthra, Dasypodidae) del Oligoceno de Patagonia. Actas III Congreso de Mastozoología de Bolivia. Resúmenes 49.
- Ciancio, M.R., Carlini, A.A. y Scillato-Yané, G.J. 2005. Los primeros Cingulata (Mammalia, Xenarthra) paleógenos de Perú. Ameghiniana 42 (4) Suplemento: 65-66R.
- Ciancio, M.R., Krmpotic, C. M., Carlini, A. A. y Barbeito, C. 2007. Morfología interna de los osteodermos Dasypodinae y Eupractinae (Xenarthra, Dasypodidae). Actas III Congreso de Mastozoología de Bolivia. Resúmenes: 50.
- Cifelli, R.L. 1983. Eutherian tarsals from the late Paleocene of Brazil. Am. Mus. Novit. 2761:1-31.
-

- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1995a. Chronostratigraphy and "Land-Mammal Ages" in the Cenozoic of southern South America: principles, practices, and the "Uquian" problem. *Journal of Paleontology* 69 (1): 135-159.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1995b. El estratotipo de los pisos Montehermosense y Chapadmalalense (Plioceno) del esquema cronológico sudamericano. *Ameghiniana* 32 (4): 369-374.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1995c. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico Superior de la región pampeana. En Alberdi, M. T., Leone G. y Tonni E.P. (Eds.) *Evolución biológica de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el mediterráneo occidental*. Madrid. Monografías CSIC 12: 49-74.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1996. Reassessment of the Pliocene-Pleistocene continental time scale of southern South America. Correlation of the Chapadmalalan with Bolivian sections. *Journal of South American Earth Sciences* 9: 221-236.
- Cione, A.L. y Tonni E.P. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of upper-most Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. En Tonni E. P. y Cione, A.L. (eds.). *Quaternary vertebrate palaeontology in South America. Special Volume. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 23-51.
-

- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European vertebrate-bearing units. En Rook, L. y Torre, D. (eds.). Neogene and Quaternary continental stratigraphy and mammal evolution. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 40 (2): 167-173.
- Cione, A.L. y Tonni E.P. 2005. Bioestratigrafía basada en Mamíferos del Cenozoico Superior de La Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Actas de XVI Congreso Geológico Argentino XI*: 183-200.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A. A., Casciotta, J., Cozzuol, M., De La Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F. J., Noriega, J. I., Scillato-Yané, G. J., Soibelzon, L., Tonni, E. P., Verzi, D. H. y Vucetich, M. G. 2000. Miocene Vertebrates from Paraná, Eastern Argentina”, *INSUGEO Serie Correlación Geológica* 14: 191-237.
- Cione, A.L., Tonni, E.P. y Soibelzon, L. 2003. The broken zig-zag: Late Cenozoic large mammal and tortoise extinction in South America. *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat., n.s.* 5: 1-19.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., Bargo, S., Bond, M., Candela, A.M., Carlini, A.A., Deschamps, C.M., Dozo, M.T., Esteban, G. I., Goin, F.J., Montalvo, C.I., Nasif, N., Noriega, J.I., Ortiz Jaureguizar, E., Pascual, R., Prado, J.L., Reguero, M.A., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Verzi, D.H, Vieytes, E.C., Vizcaíno, S.F. y Vucetich, M.G. 2007. Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad en la Argentina: cincuenta años de estudio. *Ameghiniana* 50° aniversario. Publicación especial 11 257-278.
-

- Clapperton, C. 1993. Quaternary Geology and Geomorphology of South America. Elsevier. Amsterdam 779 pp.
- Código Argentino de Estratigrafía. 1992. Asociación Geológica Argentina. Buenos Aires. Serie "B" 20:1-64.
- Cooper, Z. K. 1930. A histological study of the integument of the armadillo. *Tatusia novemcinctus*. The American Journal of Anatomy 45: 1-37.
- Cope, E.D. 1889. The edentata of North America. Amer. Nat. 23: 657-664.
- Croft, D.A., Flynn, J.J. y Wyss, A.R. 2007. A new basal Glytodontid and the other Xenarthra of the early Miocene Chucal fauna, Northern Chile. Journal of Vertebrate Paleontology 27 (4): 781-197.
- Cuéllar, E. 2008. Biology and ecology of armadillos in the Bolivian Chaco. En: S.F. Vizcaíno y W.J. Loughry (eds.). The Biology of the Xenarthra. The biology of the Xenarthra, Univ. Press of Florida 306-312.
- Cuvier, G.B. 1798. Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux. Baudoin, Paris, 710 pp.
- De Alba, E. 1953. Geología del Alto Paraná, en relación con los trabajos de derrocamiento entre Ituzaingó y Posadas. Revista Asociación Geológica Argentina 8 (3): 129-161.
- De Jong, W.W., Zweers, A., Joysey, K.A., Gleaves, J.T. y Boulter, D. 1985. Protein sequence analysis applied to Xenarthran and Pholidote phylogeny. En Montgomery, G.G, (ed.). The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas. Washington, DC. Smithsonian Institution Press. 65-76.
-

- Delsuc, F., Catzeflis, F.M., Stanhope, M.J. y Douzery E.J.P. 2001. The evolution of armadillos, anteaters and sloths depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: implications for the status of the enigmatic fossil *Eurotamandua*. Proceedings of the Royal Society of London series B (268): 1605-1615.
- Delsuc, F., Scally, M., Madsen, O., Stanhope, M.J., de Jong, W.W., Catzeflis, F.M., Springer, M.S. y Douzery, E.J.P. 2002. Molecular phylogeny of the living xenarthrans and the impact of character and taxon sampling on the placental tree rooting. Molecular Biology and Evolution 19 (10): 1656-1671.
- Delsuc, F., Stanhope, M.J. y Douzery, E.J.P. 2003. Molecular systematic of armadillos (Xenarthra, Dasypodidae): contribution of maximum likelihood and Bayesian analyses of the mitochondrial and nuclear genes. Molecular Phylogenetics and Evolution 28: 261-275.
- Deschamps, C.M. 2005. Late Cenozoic mammal bio-chronostratigraphy in southwestern Buenos Aires Province, Argentina. Ameghiniana 42 (4): 733-750.
- Dillon, A. y Rabassa, L. 1985. Miembro La Chumbiada, Formación Luján (Pleistoceno, provincia de Buenos Aires): una nueva unidad estratigráfica del valle del Río Salado. Actas I. Jornadas Geol. Bonaerenses 1-27.
- Edwards, A.W. y Cavalli-Sforza, L.L. 1963. The reconstruction of evolution. Ann. Hum. Genet. 27: 104-105.
-

- Eizirik, E., Murphy W.J. y O'Brien, S.J. 2001. Molecular dating and biogeography of the early placental Mammal radiation. *The Journal of Heredity* 92 (2): 212-219.
- Emry, R.J. 1970. A North American Oligocene pangolin and other additions to the Pholidota. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 142: 459-510.
- Enders, A.C. 2008. Placentation in armadillos, with emphasis on development of the placenta in polyembryonic species. En: S.F. Vizcaíno y W.J. Loughry (eds.). *The Biology of the Xenarthra*. Univ. Press of Florida 172-180.
- Endo, H., Sakai, T., Itou, T., Koie, H., Kimura, J., Sasaki, M., Stafford B J., Yamamoto M. y Arishima K. 2002. Functional morphology of the forelimb muscles in an armadillo. *Mammal Study* 27: 121-125.
- Engelmann, G.F. 1985. The phylogeny of the Xenarthra. En Montgomery, G.G. (ed.). *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*. Washington, DC. Smithsonian Institution Press. 51-64.
- Esteban, G.I. y Nasif, N.L. 1996. Nuevos Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno Tardío del Valle del Cajón, Catamarca, Argentina. *Ameghiniana* 33 (3): 327-334.
- Esteban, G.I. y Nasif, N.L. 1999. Mamíferos fósiles de la formación Chiquimil (Mioceno tardío), provincia de Catamarca, Argentina. *Bioestratigrafía*. *Ameghiniana* 36 Suplemento, 11 R.
-

- Esteban, G.I., Nasif, N.L. y Montalvo, C.I. 2001. Nuevos registros de Dasypodidae (Xenarthra) del Mioceno tardío de la provincia de La Pampa, Argentina. *Revista Española de Paleontología* 16 (1): 77-87.
- Esteban, G.I., Nasif, N.L., Montalvo, C.I. y Visconti, G. 2003. Nuevos registros de Dasypodidae (Xenarthra) en la Formación Cerro Azul (Mioceno tardío) de Caleufú, La Pampa, Argentina. *Ameghiniana* 40 (3): 495-499.
- Fernández, M. 1909. Beiträge zur Embryologie der gürtltiere. I. Zur Keimblätterinversion und spezifischen polyembryonie der Mulita (*Tatusia hybrida* Desm.). *Morphologische jahrbuch* 39: 302-333.
- Fernández M. 1931. Sobre la anatomía microscópica y embriología de la coraza de *Dasypus villosus*. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de la Rep. Argentina* X: 61- 121.
- Fidalgo, F. y Tonni, E.P. 1982. Observaciones geológicas y paleontológicas de las "Barrancas de Monte Hermoso" (provincia de Buenos Aires). III Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Resúmenes 16-17.
- Fidalgo, F., Colado, U. y De Francesco, F. 1973. Sobre las intrusiones marinas cuaternarias en los partidos de Castelli, Chascomús y Magdalena (Provincia de Buenos Aires). V Congreso Geológico Argentino Actas 3: 227-240.
- Fidalgo, F., Francesco, F. O. y Pascual, R. 1975. Geología superficial de la llanura bonaerense. VI Congreso Geológico Argentino: 103-138. Bahía Blanca.
-

Fidalgo, F., Laza, J.H., Porro, N. y Tonni, E.P. 1978. Algunas características de la Formación Arroyo Chasicó y sus relaciones geológicas. Actas VII Congr. Geol. Argent. 213-225.

Fidalgo, F.; Meo Guzman, L., Politis, G., Salemme, M. y Tonni, E.P. 1986. Investigaciones arqueológicas en el Sitio 2 de Arroyo Seco (Pdo de tres Arroyos, Pcia de Buenos Aires, República Argentina). En New evidencie for the Pleistocene peopling of the Americas. Center for the study of early Man. Alan Bryan Ed. Orono Maine.

Flegenheimer, N. 1980. Hallazgos de "puntas cola de pescado" en la provincia de Buenos Aires. Relaciones de la sociedad Argentina de Antropología 14 (1): 168-176.

Flynn, J.J. y Swisher, C.C. 1995. Cenozoic South American Land-mammal ages: correlation to global geochronologies. En Berggren, W.A., Kent, D.V. y Handerbol, J. (eds.). Geochronology, Time scales, and Correlation: Framework for a Historical Geology. SEPM Special Publication 54: 317-333.

Francis, J.C. y Mones, A. 1965. Contribución a la geología y paleontología de las Barrancas de San Gregorio, Departamento de San José, República Oriental del Uruguay. Kraglieviana 1: 55-85.

Frenguelli, J. 1920. Contribución al conocimiento de la geología de Entre Ríos. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba 24: 55-256.

Frenguelli, J. 1930. Las guayquerías de San Carlos en la provincia de Mendoza. Publicaciones del Departamento de Extensión Universitaria, Universidad Nacional del Litoral 9: 1-54.

- Frenguelli, J. 1945. El Piso Platense. Revista del Museo de La Plata. Geología. II. 287-311.
- Galliari, F.C., Carlini, A.A. y Sánchez-Villagra, M.R. 2009. Evolution of the axial skeleton in armadillos (Mammalia, Dasypodidae). Mammalian Biology. En prensa.
- Galbreath, G.J. 1985. The evolution of monozygotic polyembryony in *Dasypus*. En Montgomery, G.G. (ed.). The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas. Washington, DC. Smithsonian Institution Press. 243-246.
- Gaudin, T.J. 1995. The ear region of edentates and the phylogeny of the Tardigrada (Mammalia, Xenarthra). Journal of Vertebrate Paleontology 15: 672-705.
- Gaudin, T.J. 1999. The morphology of xenarthrous vertebrae (Mammalia, Xenarthra). Fieldiana n.s. 41: 1-38.
- Gaudin, T.J. 2004. Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. Zoological Journal of the Linnean Society 140: 255–305.
- Gaudin, T.J. y Biewener, A.A. 1992. The functional morphology of xenarthrous vertebrae in the armadillo *Dasypus novemcinctus* (Mammalia, Xenarthra). Journal of Morphology 214: 63-81.
-

- Gaudin, T.J. y Wible, J.R. 2006. The phylogeny of living and extinct armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): a craniodental analysis. En Carrano, M.T., Gaudin, T.J., Blob, R.W. y Wible, J.R. (eds.). *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds and Reptiles*. Chicago: University of Chicago Press. 153–198.
- Gaudin, T.J., Wible, J.R., Hopson, J.A. y Turnbull, W.D. 1996. Reexamination of the morphological evidence for the Cohort Epitheria (Mammalia, Eutheria). *Journal of Mammalian Evolution* 3 (1): 31-79.
- Gervais, P. 1867. Sur une nouvelle collection d'ossements fossiles de Mammifères recueillié par M. Fr. Seguin dans la Confédération Argentine. *Comptes rendus des séances de l' Académie des Sciences, Paris*. 65: 279-282.
- Gervais, P. 1867-69. Nouvelles recherches sur les animaux vertébrés vivants et fossiles. En Bertrand, A. (ed.). *Zoologie et Paléontologie générales*. Première série, Paris. VII + 263.
- Gervais, P. 1873. De l'Eutatus seguini, grande espèce d'édentés forment un genre nouveaux dans la famille des Dasypidés. *Mémoires de la Société Géologique de France*, 2me. Série 9 (5): 36-38.
- Glass, B. 1985. History of classification and nomenclature in Xenarthra (=Edentata). En Montgomery, G.G. (ed.). *The ecology and evolution of armadillos, sloths, and vermilinguas*. Washington, DC. Smithsonian Institution Press. 1-4.
-

- Goin, F.J., Pardiñas, U.F.J. y Lezcano, M.J. 1994. Un Nuevo resto del Cenolestido *Pliolestes* Reig, 1955 (Mammalia, Marsupialia) del Plioceno de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 31 (1): 15-21.
- Goin, F.J., Montalvo, C.I. y Visconti, G. 2000. Los Marsupiales (Mammalia) del Mioceno Superior de la Formación Cerro Azul (provincia de La Pampa, Argentina). *Estudios Geológicos* 56: 101-126.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S. y Nixon K. C. 2000. T.N.T. Tree Analysis Using New Technology. Version 1.0. Program and Documentation available from the authors, and at www.zmuc.dk/public/phylogeny.
- Goso Aguilar, C. 2006. Aspectos sedimentológicos y estratigráficos de los depósitos cuaternarios de la costa platense del departamento de Canelones (Uruguay). *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis* 13 (1): 77-89.
- Goso, H. 1972. El Cuaternario uruguayo. Proyecto Estudio Levantamiento de Suelos. Ed. Mimeogr., 12 pp.
- Gradstein, F.G, Ogg, J.G. y Smith, A.G. 2004. A Geologic Time Scale. Cambridge University Press.
- Gray, J.E. 1821. On the natural arrangement of vertebrate animal. London *Med. Repository* 15 (1): 296-310.
- Gregor, 1985. Ecology of the little hairy armadillo, *Chaetophractus vellerosus*. En G.G. Montgomery, ed. The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas. Washington, DC. Smithsonian Institution Press 397-405.
-

- Hallström, B.M., Kullberg, M., Nilsson, M.A., Janke, A. 2007. Phylogenomic data analyses provide evidence that Xenarthra and Afrotheria are sister groups. *Mol. Biol. Evol.* 24 (9): 2059-2068.
- Herbst, R. 2000. La Formación Ituzaingó (Plioceno). Estratigrafía y distribución. INSUGEO, Serie de Correlación Geológica. 14: 181-190.
- Heusser, C. y Rabassa, J. 1987. Cold Climatic Episode of Younger Dryas Age in Tierra del Fuego. *Nature* 328: 609-611.
- Hill, R.V. 2004. Morphological and histological diversity in the integument of extant and fossil cingulates (Mammalia: Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 24 (Suplemento del número 3) p. 61A.
- Hill R.V. 2005. Integration of morphological data sets for phylogenetic analysis of Amniota: The importance of integumentary characters and increased taxonomic sampling. *Syst Biol.* 54: 1–18.
- Hill, R.V. 2006. Comparative anatomy and histology of xenarthran osteoderms. *J. of Morphol.* 267: 1441-1460.
- Hoffstetter, R. 1958. Xenarthra. En *Traité de paleontologie*, publié sous la direction de J. Piveteau, París, 6 (2): 535-636.
- Hoffstetter, R. 1968. Un gisement de Mamíferes déséadiens (Oligocene inférieur) en Bolivie. *C. R. Acad. Sc., Paris, sér. D* 267:1095-1097
- Hoffstetter, R. 1981. Historia biogeográfica de los mamíferos terrestres sudamericanos: problemas y enseñanzas. *Acta Geológica Hispana* 16: 71-88.
-

- Hoffstetter, R. 1982. Les Edentés Xénarthres, un groupe singulier de la faune néotropical. En Proceedings of the First International Meeting on "Paleontology, Essential of Historical Geology". E. Montanaro Gallitelli (ed.). 385-443.
- Hörnes, M. 1853, Mitteilung an Professor Bronn gerichtet: Wien, 3 Oktober 1853. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, Geognosie und Petrefaktenkunde, 806-810.
- Huxley, T. 1872. A manual of the anatomy of vertebrated animals. New York, D. Appleton and Co., 431 pp.
- ICS. 2008. International Stratigraphic Chart.
- Illiger, K. 1811. Prodomus Systematics Mammalium et Ayium. XVIII + 1-301 pp. Salfeld, Berlín.
- Iriarte, J. 2006. Vegetation and climate change since 14,810 14C yr B.P. in southeastern Uruguay and implications for the rise of early Formative societies. Quaternary Research 65 (1) 20-32.
- Iriondo, M. 1998. Paleoclimas del Hemisferio Sur. Primeros resultados. Cuaternario y geomorfología 12 (1-2): 95-104.
- Iriondo, M. 1999. Climatic Changes in the South American Plains: Records of a Continent-scale oscillation. Quaternary International 57/58: 117-134.
- Iriondo, M. y García N. 1993. Climatic variations in the Argentine plains during the last 18,000 yr. Palaeogeog, Palaeoclim and Palaeoecol 101 (3-4): 209-220.
-

- Isla, F.I., Rutter, N.W., Schnack, E.J. y Zárata, M.A. 2001. La transgresión belgranense en Buenos Aires. Una revisión a 100 años de su definición. *Revista Cuaternario y Ciencias Ambientales*, Publicación especial (4): 3-14.
- IUGS. 2007. Request for IUGS Ratification to Establish the Quaternary as a System/Period of the Cenozoic and revise the associated base of the Pleistocene Series. <http://www.iugs.org/>
- Janis, C.M. 1993. Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 467-500.
- Kay, R.F., Madden, R.H., Vucetich, M.G., Carlini, A.A., Mazzoni, M.M., Re, G.H., Hetzler, M. y Sandeman, H. 1999. Revised geochronology of the Casamayoran South American Land Mammal Age: Climatic and biotic implications. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96 (23): 13235-13240.
- Kluge, A.G. y Farris, J.S. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology* 18: 1-32.
- Kraglievich, J.L. 1934. La antigüedad Pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal deducida de su comparación con las que le precedieron y le sucedieron. Montevideo, Imprenta El Siglo Ilustrado 136 pp.
- Kraglievich, J.L. 1952. El perfil geológico de Chapadmalal y Miramar, Provincia de Buenos Aires. *Revista Museo Municipal Ciencias Naturales y Tradicional Mar del Plata*. 1:8-37.
-

- Kraglievich, J.L. 1953. La llanura bonaerense a través de un perfil geológico. *Revista Mundo Atómico* 14: 88-89.
- Kraglievich, J.L. 1959. Contribuciones al conocimiento de la geología cuaternaria en la Argentina. IV: Nota acerca de la geología costera en la desembocadura del Arroyo Malacara (prov. de Buenos Aires). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 1 (17): 3-9.
- Kriegs, J.O., Churakov, G., Kiefman, M., Jordan, U., Brosius, J. y Schmitz, J. 2006. Retroposed elements as archives for the evolutionary history of placental mammals. *Plos Biology* 4: e91.
- Krmpotic, C. M. y Scillato-Yané, G. J. 2004. *Eutatus* Gervais (Xenarthra, Dasypodidae): ¿es realmente monoespecífico? *Ameghiniana* 40 Suplemento Resúmenes: 53 R.
- Krmpotic, C.M. y Scillato-Yané, G.J. 2007. Rectificación de la procedencia estratigráfica de *Eutatus seguini* Gervais, 1867 (Xenarthra, Dasypodidae). *Ameghiniana* 43 (4): 637-638.
- Krmpotic, C.M., Carlini, A. A. y Scillato-Yané, G. J. 2004. *Eutatus punctatus* Ameghino (Xenarthra Dasypodidae), una especie válida. *Ameghiniana* 41 Suplemento Resúmenes: 14 R.
- Krmpotic, C.M., Ciancio M.R., Mario, R.C. y Barbeito, C. 2005. Morfología microscópica de las placas de la coraza de *Chaetophractus villosus* (Mammalia, Dasypodidae). Su potencial importancia en paleontología. *Resúmenes Jornadas Arg. Mastozoología* 73p.
-

- Krmpotic, C.M., Carlini A.A. y Scillato-Yané, G.J. 2007a. Distribución estratigráfica e identificación de las especies de *Eutatus* (Xenarthra, Dasypodidae). *Ameghiniana* 44 Suplemento Resúmenes 25 R.
- Krmpotic, C.M., Carlini, A.A. y Scillato-Yané, G.J. 2007b. La estructura interna de los osteodermos de *Ringueletia simpsoni* (Bordas) (Xenarthra, Dasypodidae). *Ameghiniana* 44. Suplemento Resúmenes 80 R.
- Krmpotic, C.M., Carlini, A.A. y Scillato-Yané, G.J. 2007c. Cambios morfológicos en osteodermos de distintas especies del género *Eutatus* (Xenarthra, Dasypodidae), desde el Chapadmalalense (Plioceno medio) hasta el Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano). Resúmenes Quintas Jornadas Regionales Paleontológicas regionales 11p.
- Krmpotic, C. M., Ciancio, M. R., Barbeito, C., Mario, R. C. y Carlini, A.A. 2008. Osteoderm Morphology in Recent and Fossil Euphractinae Xenarthrans. *Acta Zoologica*. En Prensa.
- Krmpotic, C. M., Carlini, A. A. y Scillato-Yané, G. J. 2009. The species of *Eutatus* (Mammalia, Xenarthra), assessment, morphology and climate. *Quaternary International*. En Prensa
- Lemon, R. R. 1990. Stratigraphic classification. En: Happer, S. K. (Eds.): *Principles of Stratigraphy* 3: 55-83.
- Linares, E., Llambías, E. y Latorre, C. 1980. Geología de la provincia de La Pampa, República Argentina y Geocronología de sus rocas metamórficas y eruptivas. *Revista Asociación Geológica Argentina* 35: 87–146.
-

- Linné, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*, Editio Decima, reformata, 824 pp., Stockholm.
- Lourens, L., Hilgen, F., Shackleton, N.J., Laskar, J. y Wilson D. 2004. The Neogene Period. En: F.M. Gradstein, J.G. Ogg y A.G. Smith (eds.), *A Geologic Time Scale*, Cambridge University Press 409-440.
- Lovegrove, B.G. 2001. The evolution of the body armor in mammals: plantigrade constraints of large body size. *Evolution* 55: 1464-1473.
- Lunt, D.J., Valdes, P.J., Haywood, A. y Rutt, I.C. 2008. Closure of the Panama Seaway during the Pliocene: implications for climate and Northern Hemisphere glaciation *Clim. Dyn.* 30:1-18.
- Lydekker, R. 1894. Contributions to a knowledge of the fossil vertebrates of Argentina. 2. The extinct Edentates of Argentina. *Anales del Museo de La Plata, sección Paleontología* 3:1-118.
- Madsen, O., Scally M., Douady C.J., Kao D.J., Debry, R.W., Adkins, R., Amrine, H.M., Stanhope, M.J., De Jong, W.W. y Springer, M.S. 2001. Parallel adaptative radiations in two major clades of placental mammals. *Nature* 409: 610-614.
- Marshall, L.G., Webb, S.D., Sepkoski, J.J. y Raup, D.M. 1982. Mammalian evolution and the Great American Interchange. *Science* 215: 1351-1357.
- Marshall, L.G., Hoffstetter, R. y Pascual, R. 1983. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata Mémoire Extraordinaire* 1-93.
-

- Marshall, L.G., Berta A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Bombin, M. y Mones, A. 1984. Mammals and Stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America, *Paleovertebrata*, Mémoire Extraordinaire. 1-76.
- Martínez, S. 1994. Bioestratigrafía (invertebrados) de la Formación Camacho (Mioceno, Uruguay). Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 346 pp inédito.
- Matthew, W.D. 1918. A revision of the lower Eocene Wasatch and Wind River faunas. Part 5- Insectivora, Glires, Edentata. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 38: 565-657.
- Mazzanti, D.L. y Quintana, C.A. 1997. Asociación cultural con fauna extinguida en el sitio arqueológico Cueva Tixi, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista Española de Antropología Americana* 27: 11-21.
- McDonald, H.G. 2003. Xenarthran skeletal anatomy: primitive or derived? (Mammalia, Xenarthra). *Senckenbergiana Biologica* 83 (1): 5-17.
- McDonough, C.M. 1994. Determinants of aggression in nine-banded armadillo. *Journal of Mammalogy* 75: 189-98.
- McDonough, C.M. y Loughry, W.J. 2008. Behavioral ecology of armadillos. En Loughry, J. y Vizcaíno, S. F. (eds.). *The biology of the Xenarthra*. Univ. Press of Florida 281-293.
- McKenna, M.C. 1975. Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. In W.P. Luckett and P.S. Szalay, eds. *Phylogeny of the primates*. Plenum, New York, pp 21-46.
-

- McKenna, M.C. and Bell, S.K. 1997. Classification of Mammals above the Species Level. New York: Columbia University Press. 631 pp.
- Medus, N., Hernández, R. y Cazenave, H.W. 1983. Geografía de La Pampa. Editorial Extra, Santa Rosa.
- Merino, M.L., Lutz, M.A., Verzi, D.H. y Tonni, E.P. 2007. The fishing bat *Noctilio* (Mammalia, Chiroptera) in the Middle Pleistocene of central Argentina. *Acta Chiropterologica*, 9 (2): 401–407.
- Meritt jr., D.A. 2008. Xenarthrans of the Paraguayan Chaco. En: S.F. Vizcaíno y W.J. Loughry (eds.). *The Biology of the Xenarthra*. Univ. Press of Florida. 294-299.
- Mones, A. 1986. Paleovertebrata Sudamericana. Catálogo Sistemático de los Vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I. Lista Preliminar y Bibliográfica. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 82: 1-625 p.
- Mones, A. y Francis, J.C. 1973. Lista de los vertebrados fósiles del Uruguay, II Mammalia. *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 1 (4): 39-97.
- Montalvo, C.I. y Casadío, S. 1988. Presencia del género *Palaeoctodon* (Rodentia, Octodontidae) en el Huayqueriense (Mioceno tardío) de la Provincia de La Pampa. *Ameghiniana* 25: 111-114.
- Montalvo, C.I., Verzi, D. H., Casadío, S., Tiranti, S. y Visconti, G. 2000a. Hallazgo de novedosos roedores de la Formación Cerro Azul en el norte de la Pampa, Argentina. Implicancias bioestratigráficas. *Ameghiniana* 37 Suplemento Resúmenes: 30R.
-

- Montalvo, C.I., Verzi, D. H. y Tiranti, S. 2000b. Un nuevo *Xenodontomys*. (Rodentia Ocotodontidae) de la Formación Cerro Azul en Caleufú (La Pampa Argentina). *Ameghiniana* 37 Suplemento Resúmenes: 75R.
- Montalvo, C.I., Verzi, D.H. y Deschamps, C.M. 2005. Biochronology and Biostratigraphy of the Upper Miocene of central Argentina: evidence from rodents and taphonomy. En 2nd International Meeting Taphos'05. 4a Reunión de Tafonomía y Fosilización. Universitat de Barcelona - CosmoCaixa, pp. 119-120.
- Montalvo, C. I., Melchor, R.N., Visconti G. y Cerdeño, E. 2008. Vertebrate taphonomy in loess-palaeosol deposits: A case study from the late Miocene of central Argentina *Geobios* 41: 133-143.
- Murphy, W.J., Eizirik, E., Johnson, W.E., Zhang, Y.P., Ryder, O.A. y O'Brien, S.J. 2001. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature* 409: 614-618.
- Murphy, W. J., Pringle, T. H., Crider, T. A., Springer, M. S. y Willer, W. 2007. Using genomic data to unravel the root of the placental mammal phylogeny. *Genome Res.* 17: 413-421.
- Nabel, P.E. 1993. The Brunhes-Matuyama Boundary in Pleistocene Sediments of Buenos Aires Province, Argentina. *Quaternary International* 17: 79-85.
- Nabel, P.E., Etchichuri, M.C. y Tófaló, R.O. 1997. Estratotipo del límite superior de la Formación Ensenada: Geosuelo El Tala. En *Actas del 1° Taller sobre Sedimentología y Medio Ambiente* 11–12.
-

- Nabel, P.E., Cione, A.L. y Tonni, E.P. 2000. Environmental changes in the Pampean area of the Argentina at the Matuyama- Brunhes (C1 r-C1n) Chrons boundary. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 162: 403-412.
- Naples, V.L. 1982. Cranial Osteology and Function in the Tree Sloths, *Bradypus* and *Choloepus* Amer. Mus. Novitates 2739: 1-41.
- Newman, H.H. y Patterson, J.T. 1910. The development of the nine-banded armadillo from primitive streak to birth, with special reference to the question of polyembryony. *Journal of Morphology* 21: 359-423.
- Nikolaev, S., Montoya-Burgos, J.I., Margulies, E.H., Rougemont, J., Nyffeler, B. y Antonarakis, B.E. 2007. Early history of mammals is elucidated with the ENCODE multiple species sequencing data. *PLoS Genet* 3: 3-8.
- Noriega, J., Carlini, A. y Tonni, E.P. 2004. Vertebrados del Pleistoceno tardío de la cuenca del arroyo Ensenada (Departamento Diamante, Provincia de Entre Ríos). En Aceñolaza, F.G. (ed.): *Temas de la biodiversidad del litoral fluvial argentino*. INSUGEO, Miscelánea 12: 71-76.
- Novacek, M.J. 1982. Information for molecular studies from anatomical and fossil evidence on higher eutherian phylogeny. En: *Macromolecular sequences in Systematics and Evolutionary Biology*, M. Goodman, ed. Plenum Press, New York 3-41.
- Novacek, M.J. 1992. Mammalian phylogeny: shaking the tree. *Nature* 356: 121-125.
- Novacek, M.J. y Wyss, A.R. 1986. Higher-level relationships of the recent eutherian orders: morphological evidence. *Cladistics* 2: 257-87.
-

- Nowak RM. 1999. Walker's Mammals of the World, 6th ed. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press. 836 p.
- Ogg, J.G. 2004. Introduction to concepts and proposed standardization of the term "Quaternary". *Episodes* 27 (2): 125-126.
- Oliveira, E.V. y Bergqvist, L.P. 1998. A new Paleocene armadillo (Mammalia, Dasypodoidea) from de Itaboraí Basin, Brazil. *A. P. A. Publicación Especial nº 5*: 35-40.
- Oliveira, E.V. 1999. Quaternary vertebrate and climates from southern Brazil. En Tonni E. P. y Cione, A.L. (eds.). *Quaternary vertebrate palaeontology in South America. Special Volume. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 61-73.
- Ortiz-Jaureguizar, E. 1998. Paleoecología y evolución de la fauna de mamíferos de America del Sur durante La "Edad De Las Planicies Australes" (Mioceno Superior-Plioceno Superior). *Estudios Geol.* 54: 161-169.
- Ortiz-Jaureguizar E. y Cladera, G.A. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66: 498-532.
- Paillard, D. 2001. Glacial cycles: Toward a new paradigm. *American Geophysical Union. Volume 39 (3)*: 325-346.
-

Pardiñas, U.F.J., Gelfo, J., San Cristóbal, J., Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1996.

Una asociación de organismos marinos y continentales en el Pleistoceno superior en el sur de la provincia de Buenos Aires, Argentina. XIII Congreso Geológico Argentino y III Congreso de Exploración de Hidrocarburos Actas 5: 95-112.

Parera A. 2002. Los Mamíferos de la Argentina y la región austral de Sudamérica. 1° ed., Buenos Aires. El Ateneo 453 pp.

Parodi, L.J. y Parodi Bustos, R. 1952. Apuntes para la geología de la Costa Atlántica de la Formación Malacara. Anales de la Sociedad Científica Argentina 153 (4): 139-156.

Pascual, R. 1961. Un nuevo *Cardiomyinae* (Rodentia, Caviidae) de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno inferior) de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 2 (4): 61-64.

Pascual, R. 1965. Los *Toxodontidae* (Toxodonta, Notoungulata) de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno inferior) de la Provincia de Buenos Aires. Características geológicas. *Ameghiniana* 4 (4): 101-132.

Pascual, R. 1984. Late Tertiary mammals of southern South America as indicators of climatic deterioration. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 2: 1-30.

Pascual, R. y Bondesio, P. 1981. Sedimentitas Cenozoicas. Geología de la Provincia de San Luis, VIII Cong. Geol. Arg. Rel.: 117- 154.

- Pascual, R. y Bondesio, P. 1982. Un roedor *Cardiatheriinae* (*Hydrochoeridae*) de la Edad Huayqueriense (Mioceno tardío) de La Pampa. Sumario de los ambientes terrestres en la Argentina durante el Mioceno. *Ameghiniana* 29 (1-2) 19–36.
- Pascual, R. y Ortiz-Jaureguizar, E. 2007. The Gondwanan and South American episodes: two major unrelated moments in the history of South American Mammals. *J. Mammal Evol.* 14 (2) 75-137.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, J., Gondar, D. y Tonni, E.P. 1965. Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires* 6: 165-193.
- Pascual, R., Vucetich, M.G., Scillato-Yané, G.J. y Bond, M. 1985. Main pathways of mammalian diversification in South America. In Stehli, F. G. and Webb, S. D. (eds.), *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York City 219-247.
- Pascual, R., Ortiz-Jaureguizar, E. y Prado, J.L., 1996. Land mammals: paradigm of Cenozoic South American geobiotic evolution. In: G. Arratia (Ed.). *Contribution of Southern South America to Vertebrate Paleontology*, *MuncheGeowissenschaftliche Abhandlungen (A)* 30: 265-319.
- Patterson, B. y Pascual, R. 1968. Evolution of mammals on southern continents. *Quarterly Review of Biology* 43: 409-451.
-

-
- Patterson B., Segall W. y Turnbull W. D. 1989 The ear region in xenarthrans (= Edentata, Mammalia). Part I. Cingulates. *Fieldiana: Geology* n. s. 18: 1-46.
- Patterson, B., Segall, W. y Turnbull, W.D. 1992. The ear region in xenarthrans (=Edentata: Mammalia). Part II. Pilosa (sloths and anteaters), palaeodonts, and a miscellany. *Fieldiana* n.s. 24:1-79.
- Patterson, J.T. 1913. Polyembryonic development in *Tatusia novemcincta*. *Journal of Morphology* 24: 559-684.
- Perea, D. 1993. Xenarthra del Neógeno del Uruguay: La biozona de *Stromaphoropsis* Kragl. (Glyptodontidae), Edad-Mamífero Huayqueriense. Tesis de maestría, Universidad de la República, Uruguay. 139 pp. Inédito.
- Perea, D. 1998. Xenarthra fósiles del Uruguay: Distribución estratigráfica; caracterización osteológica y sistemática de algunos Tardigrada. Facultad de Ciencias, Departamento de Paleontología (Montevideo, Uruguay), Tesis de Doctorado (inédita): 1- 107.
- Perea, D. 2005. *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. (Xenarthra, Glyptodontidae), variabilidad en Sclerocalyptinae y redefinición de una biozona del Mioceno Superior de Uruguay. *Ameghiniana*, 42 (1): 175-190 .
- Perea D., y Martínez, S. 2004. Estratigrafía del Mioceno- Pleistoceno en el Litoral Sur-Oeste de Uruguay. En G. Veroslavsky, M. Ubilla y S. Martínez (eds.), *Cuencas sedimentarias de Uruguay, geología, paleontología y recursos minerales*, DIRAC, Montevideo, pp. 105-124.
-

- Pocock, R.I. 1924. The external characters of the South American Edentates. Proc. Zool. Soc. London (2): 983-1031.
- Poljak, S., Lizarralde, M. y Merani, M.S. 2004. Características ecológico poblacionales en tres especies de armadillos en la provincia de Buenos Aires. En Congreso nacional de Conservación de la Biodiversidad, Temaikén, Escobar, Provincia de Buenos Aires, Argentina 115-116.
- Poljak, S., Escobar, J., Deferrari, G. y Lizarralde, M. 2007. Un nuevo mamífero introducido en la Tierra del Fuego: el “peludo” *Chaetophractus villosus* (Mammalia, Dasypodidae) en Isla Grande. Revista Chilena de Historia Natural 80: 285-294.
- Prado J.L. y Cerdeño, E. 1998. Los Mamíferos Pliocenos De La Fauna Local Quequen Grande (Provincia De Buenos Aires, Argentina). Estudios Geol., 54: 75-83
- Prado J.L., Chiesa, J., Tognelli, G., Cerdeño E. y Strasser, E. 1998. Los Mamíferos de La Formación Rio Quinto (Plioceno), Provincia De San Luis (Argentina). Aspectos Bioestratigráficos, Zoogeográficos y Paleoambientales. Estudios Geol., 54: 153-160.
- Prieto, A.R. 1996. Late Quaternary vegetational and climatic changes in the pampa grassland of Argentina. Quaternary Research 45: 73-88.
- Prieto, A.R. 2000. Vegetational history of the Late glacial–Holocene transition in the grasslands of Eastern Argentina. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 157 (3-4): 167-188.
-

- Quattrocchio, M.E. y Borrromei, A.M. 1998. Paleovegetational and paleoclimatic changes during the late Quaternary in southwestern Buenos Aires Province and southern Tierra del Fuego (Argentina). *Palynology* 22: 67-82.
- Rabassa, J. y Clapperton, C.M. 1990. Quaternary glaciations of the Southern Andes. *Quaternary Science Reviews* 9: 153–174.
- Rabassa, J., Coronato, A. y Salamme, M. 2005. Chronology of the Late Cenozoic Patagonian glaciations and their correlation with biostratigraphic units of the Pampean region (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 20: 81-103.
- Redford, K.H. 1985. Food habits of armadillos (Xenarthra: Dasypodidae). En Montgomery, G.G. (ed.). *The evolution and ecology of armadillos, solths and vermilinguas*. Washington, DC. Smithsonian Institution Press 429-437.
- Redford, K.H. y Eisenberg, J.F. 1992. Order Xenarthra (Edentata): Family Dasypodidae. En Redford, K.H. y Eisenberg, J.F. (eds.). *Mammals of the Neotropics*. The University of Chicago Press 52-68.
- Reguero, M.A., Candela, A.M. y Alonso, R.N. 2007. Biochronology and biostratigraphy of the Uquía Formation (Pliocene-early Pleistocene, NW Argentina) and its significance in the Great American Biotic Interchange. *Journal of South American Earth Sciences* Volume 23: (1) 1-16.
- Reig, O.A. 1957. Nota previa sobre los marsupiales de la Formación Chasicó. *Ameghiniana* 1(3): 27-31.
-

- Reig, O.A. 1958. Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la Formación Chapadmalal. I. Lista faunística preliminar. *Acta Geológica Lilloana* 11: 241-253.
- Reig, O. A. 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographiae Naturae*. Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia": 1-162.
- Riggi, J.C., Fidalgo, F., Martínez, O.R. y Porro, N.E. 1986. Geología de los "sedimentos pampeanos" en el partido de la Plata. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 41 (3-4): 316-333.
- Risso Domínguez, C. 1949. Estratigrafía de las barrancas de Chapadmalal y Vorohué. *Estudios* 81(440): 353-372.
- Rodríguez Brizuela, R y Tauber, A. 2006. Estratigrafía y mamíferos fósiles de la Formación Toro Negro (Neógeno), Departamento Vinchina, noroeste de la Provincia de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 43 (2): 257-272.
- Rose K. D. y Emry, R.J. 1993. Relationship of Xenarthra, Pholidota, and Fossil "Edentates": the morphological evidence, in Szalay f. s., Novacek, M. J. y Mckenna M. C.(eds), *Mammal Phylogeny: Placentals*. Springer-Verlag, New York 81-102.
- Rose, K.D., Krishtalka, L. y Stucky, R.K. 1991. Revision of the Wind River faunas, early Eocene of central Wyoming. Part 11. Palaeonodonta (Mammalia). *Annals of Carnegie Museum* 60: 63-82.
-

- Rose, K.D., Emry, R.J., Gaudin, T.J. y Storch, G. 2005. Xenarthra and Pholidota. En Rose, K.D. Y Archibald, J.D. (eds.). The rise of placental mammals: origins and relationships of the major extant clades. Johns Hopkins University Press, Baltimore 106-126.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires 25: 1-250.
- Rusconi, C. 1944. Algunos terrenos del Cuaternario, Terciario Superior de Mendoza. Anales de la Sociedad Científica Argentina. Entrega I 137: 18-45, Buenos Aires.
- Santa Cruz, J.N. 1979. Geología de las unidades sedimentarias aflorantes en el área de las cuencas de los ríos Quinto y Conlara, provincia de San Luis, República Argentina. VII Congreso Geológico Argentino Actas 335-349.
- Sarich, V.M. 1985. Xenarthran systematics: albumin immunological evidence. En Montgomery, G.G. (ed.). The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas. Washington, DC. Smithsonian Institution Press. 77-81.
- Savage, D.E. 1962. Cenozoic geochronology of the fossil Mammals of the Western Hemisphere. Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat. Bernardino Rivadavia, Cienc. Zool. 8 (4): 53-67.
- Scheyer, T.M. y Sánchez-Villagra, M.R. 2007. Carapace bone histology in the giant pleurodiran turtle *Stupendemys geographicus*: phylogeny and function. Acta Palaeontologica Polonica 52: 137-154.
-

- Schultz, P.H., Zárate, M., Hames, B., Koeberl, C., Bunch, T., Storzer, D., Renne, P. y Wittke, J. 2004. The Quaternary impact record from the Pampas, Argentina. *Earth and Planetary Science* 219: 221-228.
- Scillato-Yané, G.J. 1975. Presencia de *Macroeuphractus retusus* (Xenarthra, Dasypodidae) en el Plioceno del Área Mesopotamia (Argentina). Su importancia bioestratigráfica y paleobiogeográfica. *Ameghiniana* 12: 322-328.
- Scillato-Yané, G.J. 1976. Sobre un Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) de Edad Riochiquense (Paleoceno superior) de Itaboraí (Brasil). *An. Acad. Brasil. Ciênc.*, 48 (3): 527-530.
- Scillato-Yané, G.J. 1979. Notas sobre los Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Plioceno del territorio argentino. I. Los restos de edad Chasiquense (Plioceno inferior) del sur de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 14 (1-4): 133-144.
- Scillato-Yané, G.J. 1980. Catálogo de los Dasypodidae fósiles (Mammalia, Edentata) de la República Argentina. *Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología* (Buenos Aires, 1978) 3: 7-36.
- Scillato-Yané, G.J. 1982. Los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno y Pleistoceno de la Argentina. Tesis Doctoral. 159 pp, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. (Inédita).
-

- Scillato-Yané, G.J. 1986. Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía: 151-155.
- Scillato-Yané, G.J. y Carlini, A.A. 1998. Nuevos Xenarthra del Friasense (Mioceno Medio) de Argentina. Stvdia Geologica Salamanticensia 34: 43-67.
- Scillato-Yané, G.J., Carlini A. A., y Vizcaíno, S.F. 1993. Los Xenarthra (Mammalia Edentata) del Mioceno medio de Argentina. Ameghiniana 30 (3): 352.
- Scillato-Yané, G.J., Carlini, A.A., Vizcaíno, S.F. y Ortiz-Jaureguizar, E. 1995. Los Xenartros. En Alberdi, M.T., Leone, G. y Tonni, E.P. (eds.). Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo Occidental. Museo Nacional de Cienc. Nat., Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid 181-209.
- Scillato-Yané, G.J., Tonni, E.P., Carlini, A.A. y Noriega, J.I. 1998. Nuevos hallazgos de mamíferos del Cuaternario en el Arroyo Toropí, Corrientes, Argentina. Aspectos bioestratigráficos, paleoambientales, paleozoogeográficos. X Congreso Latinoamericano de Geología y VI Congreso Nacional de Geología Económica, Actas 3: 263-268.
- Scott, W.B. 1903-1904. Mammalia of the Santa Cruz beds. Pt. 1. Edentata. Reports of the Princeton Univ. Exped. to Patagonia (1896-1899) 5: 1-364.
-

- Shoshani, J. 1986. Mammalian phylogeny: comparison of morphological and molecular results *Mol. Biol. Evol* 3: 222-242.
- Shoshani, J. y MacKenna, M.C. 1998. Higher taxonomic relationships among extant mammals based on morphology, with selected comparisons of results from the molecular data. *Mol. Phylogenet. Evol.*9: 572-584.
- Simpson, G.G. 1931. A new classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 59 (5): 259-293.
- Simpson, G.G. 1945. The principles of classification and classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: 1-350.
- Simpson, G.G. 1948. The beginning of the age of mammals in South America. Part 1. *Bulletin of American Museum of Natural History* 91: 1-232.
- Soibelzon, E. 2005. Los mamíferos del Ensenadense (Pleistoceno inferior medio) del este de la región pampeana: asociaciones faunísticas, bioestratigrafía y diversidad. Una aproximación a su estudio en Cabaleri N., Cingolani, C.A., Linares, E., López de Luchi, M.G., Osters, H.A. y Panarello, H.O. (eds .) *Actas del XV Congreso Geológico Argentino*: 233-239.
- Soibelzon, E. 2008. Los Mamíferos del Ensenadense (Pleistoceno Inferior -Medio) del Este de la Región Pampeana, con énfasis en los Xenarthra. *Bioestratigrafía, Diversidad y Correlaciones Biogeográficas*. Tesis doctoral inédita, FCNyM (UNLP): 304pp.
-

- Soibelzon, E., Zurita, A.E. y Carlini, A. A. 2006. *Glyptodon munizi* (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae): redescipción y anatomía. *Ameghiniana*, 43 (3): 377-385.
- Soibelzon, E., Daniele, G., Negrete, J., Carlini A.A. y Plischuk, S. 2007. Annual diet of the little hairy armadillo, *Chaetophractus vellerosus* (Mammalia, Dasypodidae) in Buenos Aires Province, Argentina. *Journal of Mammalogy* 88 (5):1319-1324.
- Soibelzon, E., Gasparini, G.M., Zurita, A.E. y Soibelzon, L.H. 2008a. Las “toscas del Río de La Plata” (Buenos Aires, Argentina). Análisis paleofaunístico de un yacimiento paleontológico en desaparición. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 10 (2): 291-308.
- Soibelzon, E., Tonni, E.P y Bidegain, J.C. 2008b. Cronología, magnetoestratigrafía y caracterización bioestratigráfica del Ensenadense (Pleistoceno inferior-medio) en la ciudad de Buenos Aires. Enviado a la *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 63 (3): 421-429
- Springer, M.S., Murphy, W.J., Eizirik, E. y O’Brien, S.J. 2003. Placental mammal diversification and the Cretaceous-Tertiary boundary. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 1056–1061.
- Springer, M.S., Stanhope, M.J., Madsen, O., y de Jong, W.W. 2004. Molecules consolidate the placental mammal tree. *Trends Ecol. Evol.* 19:430–438.
- Superina, M., Miranda, F. y Tinka, P. 2008. Maintenance of *Xenarthra* in Captivity. En: S.F. Vizcaíno y W.J. Loughry (eds.). *The Biology of the Xenarthra. The biology of the Xenarthra*, Univ. Press of Florida 232-243.
-

- Tauber, A.A. 2000. Las Caleras, Provincia de Córdoba, primer yacimiento fosilífero de origen cárstico de Argentina. *Revista Española de Paleontología* 15 (2): 233-244.
- Tonni, E.P. 2007. Geología del cuaternario de las regiones Mesopotámica y Pampeana de la Argentina. *Quaternario R.S: integrando conocimientos* 17-19.
- Tonni, E.P. 2007a. Los conceptos estratigráficos de Ameghino un siglo después. *Sextas Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses, resúmenes*, pp. 17.
- Tonni, E.P. y Noriega, J.I. 1996. Una nueva especie de *Nandayus* Bonaparte, 1854 (Aves: Psittaciformes) del Plioceno tardío de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 97-104.
- Tonni, E.P., Prado, J.L., Fidalgo, F. y Laza, J.H. 1992. Piso/Edad Mothermosense (Plioceno) y sus mamíferos. *III Jornadas Geológicas Bonaerenses Actas* 113-118.
- Tonni, E.P., Scillato Yané, G.J., Cione, A.L. y Carlini, A.A. 1998. Bioestratigrafía del Mioceno continental en el curso inferior del arroyo Chasicó, provincia de Buenos Aires. *VII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Resúmenes*: 135.
- Tonni, E.P., Nabel, P., Cione, A.L., Etchibury, M., Tófaló, R., Scillato-Yané, G. J., San Cristóbal, J., Carlini A. A. y Vargas, D. 1999a. The Ensenada and Buenos Aires Formation (Pleistocene) in a quarry near La Plata, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 12: 273-291.
-

- Tonni, E.P., Cione, A.L. y Figini, A.J. 1999b. Predominance of arid climates indicated by mammals in the pampas of Argentina during the late Plesitocene and Holocene. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 147: 257-281.
- Tonni, E.P., Huarte, R.A., Carbonari, J.E. y Figini, A.J. 2003. New radiocarbon chronology for the Guerrero Member of the Luján Formation (Buenos Aires, Argentina): paleoclimatic significance. *Quaternary International* 109-110: 45-48.
- Turner, J.C. 1973. Descripción geológica de la Hoja 11d Laguna Blanca. Boletín Servicio Geológico Nacional 142, 71pp. Buenos Aires.
- Ubilla, M., Perea, D., Goso, C. y Lorenzo, N. 2004. Late Pleistocene vertebrates from northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction. *Quaternary International* 114:129-142
- Ubilla, M., Perea, D., Rinderknecht, A. y Corona, A. 2007. Mamíferos Del Cuaternario de Uruguay. Bioestratigrafía y paleoambientes. Quaternário RS: 45-47. ULBRA-Canoas, RS, Brasil.
- Urrutia, J.J. 2004. Sistemática y distribución estratigráfica de la Familia Dasypodidae (Xenarthra, Cingulata) en el Mioceno tardío de la provincia de La Pampa. Tesis, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UNLP (inédita).
- Urrutia, J.J., Montalvo, C.I. y Scillato-Yané, G.J. 2008. Dasipodidae (Xenarthra, Cingulata) de la Formación Cerro Azul (Mioceno tardío) de la provincia de La Pampa, Argentina. *Ameghiniana* 45 (2) 289-302.
-

- Verzi, D.H. 1999. The dental evidence on the differentiation of the ctenomyine rodents (Caviomorpha, Octodontidae, Ctenomyinae). *Acta Theriologica* 44: 263–282.
- Verzi, D.H. y Lezcano, M. 1996. Un nuevo resto de tuco-tuco del Ensenadense (Pleistoceno inferior- medio) de Necochea y el estatus de "*Megactenomys*" *kraglievichi* (Rodentia, Octodontidae). *Notas del Museo de La Plata. Paleontología, Nueva Serie. IX* (60): 239-246.
- Verzi, D.H., Montalvo, C.I. y Tiranti, S.I. 2003. Un nuevo *Xenodontomys* (Rodentia, Octodontidae) del Mioceno tardío de La Pampa, Argentina. Patrón evolutivo y bioestratigrafía. *Ameghiniana* 40 (2): 229–238.
- Verzi, D.H., Deschamps, C.M., Tonni, E.P. 2004a. Biostratigraphic and palaeoclimatic meaning of the Middle Pleistocene South American rodent *Ctenomys kraglievichi* (Caviomorpha, Octodontidae). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 212 (3-4): 315-329.
- Verzi, D.H., Vieytes, E.C. y Montalvo, C.I. 2004b. Dental evolution in *Xenodontomys* and first notice on secondary acquisition of radial enamel in rodents (Rodentia, Caviomorpha, Octodontidae). *Geobios* 37: 795–806.
- Verzi, D.H., Montalvo, C.I. y Deschamps, C.M. 2008. Biostratigraphy and biochronology of the Late Miocene of central Argentina: evidence from rodents and taphonomy. *Geobios* 41: 145-155.
-

- Vickaryous, M.K. y Hall B.K. 2006. Osteoderm morphology and development in the nine-banded armadillo, *Dasypus novemcinctus* (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). *J. of Morphol.* 267: 1273 – 1283.
- Vicq d'Azyr, M.F. 1792. *Système anatomique des quadrupedes*. *Encycl. Methodique*. París, Vve. Agasse, vol. 2.
- Vignati, M.A. 1925. La geología de Monte Hermoso. *Physis* 8: 126-127.
- Vizcaíno, S.F. y Bargo, M.S. 1998. The masticatory apparatus of the armadillo *Eutatus* (Mammalia, Cingulata) and some allied genera: paleobiology and evolution. *Paleobiology* 24 (3): 371-383.
- Vizcaíno, S.F., Milne, N. y Bargo, M.S. 2003. Limb reconstruction of *Eutatus seguini* (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). *Paleobiological implications*. *Ameghiniana* 40 (1): 89-101.
- Vizcaíno, S.F., Fariña, R.A., Bargo, M.S. y De Iuliis, G. 2004. Functional and phylogenetic assessment of the masticatory adaptations in Cingulata (Mammalia, Xenarthra). *Ameghiniana* 41 (4): 651-664.
- Vucetich, M.G. y Verzi, D.H. 2002. First record of Dasypodidae (Rodentia) in the Pleistocene of Argentina: paleoclimatic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 178: 67-73.
- Wagler, J.G. 1830. *Natürliches System der Amphibien, mit vorangehender Classification der Säugethiere und Vögel*. Gotta'schen, München VI + 354 pp.
- Webb, S.D. 1978. A History of Savanna Vertebrates in the New World. Part II: South America and the Great Interchange. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9: 393-426.
-

- Webb, S.D. 1991. Ecogeography and the Great American Interchange. *Paleobiology*, 17 (3): 266-280.
- Weber, M. 1904. Die saugetiere. Jena, Gustav Fischer, 866 pp.
- Wetzel, R.M. 1985. Taxonomy and distribution of armadillos, Dasypodidae. En Montgomery, G.G. (ed.). *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*. Washington, DC. Smithsonian Institution Press. 23-46.
- Wible, J.R. y Gaudin, T.J. 2004. On the cranial osteology of the yellow armadillo *Euphractus sexcinctus* (Dasypodidae, Xenarthra, Placentalia). *Annals of the Carnegie Museum of Natural History* 73 (3): 117-196.
- Wible, J. R., Miao, D. y Hopson, J.A. 1990. The septomaxilla in fossil and recent synapsids and the problem of the septomaxilla of monotremes and armadillos. *Zool. J. Linn. Soc.* 98: 203-228.
- Wildman, D.E., Uddin. M., Opazo, J.C, Liu, G., Lefort, V., Guidon, S., Gascuel, O., Grossam, L.I., Romero, R. y Goodman, M. 2007. Genomics, biogeography, and diversification of placental mammals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* , 104(36): 14395-14400.
- Woolfenden, W.B. 1996. Quaternary vegetation history. Vol. II, Assessments and scientific basis for management options, Sierra Nevada Ecosystem Project: Final report to Congress 4: 47-70.
- Yrigoyen, M.R. 1994. Revisión estratigráfica del Neógeno de las Huayquerías de Mendoza septentrional. Argentina. *Ameghiniana* 31 (2): 125-138.
-

- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. y Billups, K., 2001a. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686-693.
- Zachos, J., Shackleton, N.J. Revenaugh, J.S., Pälike, H. y Flower, B.P. 2001b. Climate response to orbital forcing across the Oligocene-Miocene boundary. *Science* 292: 274-278.
- Zárate, M. 2002. Cambios climáticos durante el Cuaternario. XVIII Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo, Suelo, Medio Ambiente y Sociedad, Puerto Madryn, 16 al 19 de abril de 2002. CD-ROM 26 pp.
- Zárate, M.A., Schultz, P.H., Blasi, A. Heil, C., King, J., Hames, W. 2007. Geology and geochronology of type Chasicoan (late Miocene) mammal-bearing deposits of Buenos Aires (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 23: 81-90.
- Zavala, C.A. 1993. Estratigrafía de la localidad farola Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires. XII Congreso Geológico Argentino y II de Exploración de Hidrocarburos Actas 2: 228-235.
- Zurita, A.E., Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J. y Tonni, E.P. 2004. Mamíferos extintos del Cuaternario de la provincia del Chaco (Argentina) y su relación con aquéllos del este de la región pampeana y de Chile. *Revista Geológica de Chile* 31: 65-87.
-

Tablas de medidas

Cráneos de *Eutatus*

Col.	Nº	LCM	AMC	AIM	LEP	LSCD	LP
AMNH	11231	241,18	110,93	48,95	82,03	76,87	142,17
MLP	69-VIII-1-5	264,5	120,9	53,7	-	82,5	-
MMCIPAS	2901-3068	242,25	113,8	53,1	74,1	76,02	154,4

Tabla IV.1

Mandíbulas de *Eutatus*

Col.	Nº	LEM	LSDM	LMM
MLP	69-VIII-9-3	45	74	165
MMCIPAS	2901-3068	63	78	179

Tabla IV.2

Húmeros, Cúbito y Radios de *Eutatus*

Húmeros					
Col.	Nº	MLH	AMEPH	AMEDH	LTD
MLP	00-VIII-5-1	125,45	39,78	61,5	69,02
MACN	10425	146,83	45,9	-	-
MACN	1746	133,99	43,24	-	79,84
MLP	69-VIII-5-4	114,48	37,69	-	67,11
Cúbito					
Col.	Nº	LC			
MLP	00-VIII-5-1	144			
Radios					
MLP	00-VIII-5-1	86,2			
MLP	38-X-2-1	87,9			

Tabla IV.3

Fémures de *Eutatus*

Col.	N°	LMF	AEDF	APT
MACN	5697	196,04	-	91,45
MLP	69-IX-9-7	198,57		95,94
MLP	38-X-2-1	-	56,6	-
MACN	2268	-	-	59,57
MACN	8823	208,17	-	92,26
MLP	00-VIII-5-1	186,27	-	55,3

Tabla IV.4

Cráneo y mandíbulas de *Doellotatus*

Cráneos								
Col.	N°	LCM	AM C	AIM	LEP	LSC D	LP	LN
MACN	7945	123	62	49	28	46	79	-
MNHN	2207	-	-	31	-	48	-	53

Mandíbulas				
Col.	N°	LEM	LSDM	LMM
MACN	7946	12	46	86

Tabla IV.5

Húmero de *Doellotatus*

Col.	N°	AMEPH	AMEDH	LTD	LMH
MNHN	2207	21	35	58,7	109

Tabla IV.6

Fémur de *Doellotatus*

Col.	N°	LMF	APT	AEDF
MNHN	2207	111	46	26,8

Tabla IV.7

Mandíbula de *Ringueletia*

Col.	Nº	LEM	LSDM	LMM
MMP	M610	22	62	126

Tabla IV.8

Tabla de Materiales

Museo de Ciencias Naturales de La Plata

Col.	Número	Ident.	Descripción	Localidad	Proc. Estra.
MLP	28-X-11-43	<i>Chasicotatus</i>	Parte de un caparazón	Chasicó, Bs.As.	Fm. Arroyo Chasicó
MLP	28-X-11-64	<i>Chasicotatus</i>	Varias placas	Chasicó, Bs.As.	Fm. Arroyo Chasicó
MLP	55-IV-28-47	<i>Chasicotatus</i>	parte de la coraza	A. Chasicó	Mb. Las Barrancas
MLP	76-VI-12-19	<i>Chasicotatus</i>	1 placa incompleta	A. Chasicó	Fm. Arroyo Chasicó (M. Las Barrancas)
MLP	76-VI-12-26	<i>Chasicotatus</i>	Placas y 4 restos óseos	A. Chasicó	Mb. Las Barrancas
MLP	76-VI-12-38	<i>Chasicotatus</i>	2 placas	A. Chasicó	Mb. Las Barrancas
MLP	76-VI-12-111	<i>Chasicotatus</i>	Ocho placas incompletas	Quebrada del Hacha	Fm. Arroyo Chasicó
MLP	76-VI-12-136	<i>Chasicotatus</i>	Placas	A. Chasicó	Fm. Arroyo Chasicó (M. Las Barrancas)
MLP	76-VI-12-137	<i>Chasicotatus</i>	4 placas	A. Chasicó	Mb. Las Barrancas
MLP	76-VII-12-58	<i>Chasicotatus</i>	1 placa	A. Chasicó	Mb. Las Barrancas
MLP	82-X-25-4	<i>Chasicotatus</i> ?			Neuquén
MLP	46-V-13-57a60	<i>Doellotatus</i>	2 placas	Bcas. De Monte Hermoso	Hermosense
MLP	46-V-13-58	<i>Doellotatus</i>	1 placa móvil	Bcas. De Monte Hermoso	Hermosense
MLP	52-IX-27-93	<i>Doellotatus</i>	Numerosas placas de la coraza	Miramar	Chapadmalalense
MLP	60-VI-14-12	<i>Doellotatus</i>	Porción rama mand. derecha y 5 placas	Río Sauce Grande	Hermosense
MLP	76-VI-12-117	<i>Doellotatus</i>	1 placa	Quebrada del Hacha	F. Chasicó
MLP	86-V-10-15	<i>Doellotatus</i>	Frag. De coraza	Esquina Blanca, Provincia de Jujuy	
MLP	91-III-1-61	<i>Doellotatus</i>	14 placas móviles	Quequén Salado	Fm. Irene (perfil B)
MLP	91-III-1-96	<i>Doellotatus</i>	1 placa	Quequén Salado	Fm. Irene (perfil A, sector 1)
MLP	91-IV-5-138	<i>Doellotatus</i>		Acantilados Cruz del Sur	Nivel 4
MLP	91-IV-5-142	<i>Doellotatus</i>	1 placa	Balneario Siempre Verde	Nivel B
MLP	91-VII-1-44	<i>Doellotatus</i>	Frag. de coraza	Quequén Salado	Fm. Irene (perfil B)
MLP	97-IV-1-1	<i>Doellotatus</i>	1 placa móvil	Bca. Parodi	
MLP	97-V-1-26	<i>Doellotatus</i>	2 placas	Las Palomas, Mar del Plata	Chapadmalalense
MLP	00-VIII-5-1	<i>Eutatus</i>	Gran parte de postcráneo	Chascomus	Pleistoceno
MLP	16-221	<i>Eutatus</i>	N. Placas		Pampeano
MLP	16-146	<i>Eutatus</i>	1 átlas, 4 vert, frag. Mand der. 3 mol.		
MLP	16-225	<i>Eutatus</i>	Varios trozos de coraza		
MLP	38-X-2-1	<i>Eutatus</i>	Fémur, cub.-rad. varios restos esq. Poscraneal y coraza	Mar del Sur	Pampeano sup.
MLP	40-VI-17-10	<i>Eutatus</i>	1 placa de la coraza	Pta. Hermengo, Miramar	Ensenadense
MLP	42-IX-1-2	<i>Eutatus</i>	Tib., fém., ast., calcáneo, rad., etc.	Villa Est. Ramallo	Pleistoceno
MLP	49-XII-6-64	<i>Eutatus</i>	Tib. izq y astr. derecho	Salto, Marcelino Ugarte	Pampeano sup.
MLP	52-IX-28-8	<i>Eutatus</i>	1 placa	Miramar	Chapadmalalense?
MLP	52-IX-28-9	<i>Eutatus</i>	1 placa	Mar del Plata, Miramar	Chapadmalalense?
MLP	52-IX-28-10	<i>Eutatus</i>	1 placa	Miramar	Chapadmalalense?

MLP	52-IX-28-19	<i>Eutatus</i>	Dos porciones de caparazón	Bcas. Las Cuevas, Necochea	Pre Belgranense
MLP	52-IX-28-50	<i>Eutatus</i>	4 placas de la coraza	Ramal a Río IV Córdoba	Platense inf.
MLP	52-IX-30-28	<i>Eutatus</i>	Gran porción de húm.	Miramar, Punta Hermengo	Pampeano inf.
MLP	52-IX-30-82	<i>Eutatus</i>	6 placas de la coraza	Pta. Mogotes, Mar del Plata	Belgranense
MLP	52-X-1-38	<i>Eutatus</i>	1 placa de la coraza	Bs. As.	Ensenadense
MLP	52-X-1-42	<i>Eutatus</i>	1 placa de la coraza	Ensenada	Ensenadense
MLP	52-X-1-86	<i>Eutatus</i>	Último molar inf. derecho	Altos de San Vicente	Cordobense inf.
MLP	52-X-2-27	<i>Eutatus</i>	Nº placas del caparazón	Río carcarañá (La Salada)	Pre Belgranense
MLP	52-X-2-44	<i>Eutatus</i>	1 placa de las bandas móviles de la coraza.	Espinillo, Paraná	Pre Belgranense
MLP	52-X-2-84	<i>Eutatus</i>	Una placa de la coraza	Ao. de la Ensenada, Paraná	Pampeano
MLP	52-X-2-99	<i>Eutatus</i>	Porc. cráneo, mand. y placas	A. la Tigra. Mar del Sur	Loess Platense
MLP	52-X-3-56	<i>Eutatus</i>		Miramar	Chapadmalalense
MLP	52-X-5-6	<i>Eutatus</i>	Ext. distal de tibia peroné	Pta. Hermengo, Miramar	
MLP	54-VI-19-5	<i>Eutatus</i>	Fémur izq. incompleto	Pta. Olivos y Pta. Anchorena	Ensenadense
MLP	55-X-17-2	<i>Eutatus</i>	Porción del caparazón	Camino a Pta. Lara	Ensenadense
MLP	59-VI-19-9a	<i>Eutatus</i>	Húm. derecho y 5 placas	e/ Punta Olivo y Pta.	Fm. Ensenada
MLP	59-XI-10-1	<i>Eutatus</i>	Varios frag. postcraneanos, placas	Dique San Roque, Cord.	Cuaternario
MLP	59-XI-10-1	<i>Eutatus</i>	Varios huesos y placas	Dique San Roque, Cord.	Cuaternario
MLP	62-VII-27-3	<i>Eutatus</i>	Porción del escudo pélvico, placas y vértebras.	Bcas. Paraná, Vuelta Obligado	Ensenadense
MLP	62-VII-27-108	<i>Eutatus</i>	Placas sueltas, gran porción del cap. doblado.	2000 mts al sur del lim. Gral. Pueyrredón, Mar Chiquita	Pampeano
MLP	62-VII-27-112	<i>Eutatus</i>	2 placas inc. y coraza.	Mar Chiquita	Pampeano
MLP	62-VII-27-127	<i>Eutatus</i>	4 placas de la coraza	Ruta Bs. As. – Mar del Plata	Pampeano
MLP	62-VII-27-168	<i>Eutatus</i>	3 placas	Cantera Sierra Chica Olav.	Pampeano sup.
MLP	62-VII-27-169	<i>Eutatus</i>	1 falange ungueal	Cantera Sierra Chica Olav.	Pampeano sup.
MLP	62-VII-127	<i>Eutatus</i>	7 plac. coraza		Lujanense
MLP	62-XI-27-4	<i>Eutatus</i>	Porc. de rama mand. der. con 4 molarifomes.	Malacara, Miramar	Pampeano
MLP	69-IX-5-3	<i>Eutatus</i>	2 placas		Pleistoceno
MLP	69-IX-8-15	<i>Eutatus</i>	Húmero izq.		Pampeano
MLP	69-IX-8-17	<i>Eutatus</i>	Fémur derecho incompleto		Pleistoceno
MLP	69-IX-9-4	<i>Eutatus</i>	Tibia-peroné		Pleistoceno
MLP	69-IX-9-7	<i>Eutatus</i>	Fémur, tibia-peroné, 2 cúbitos		Pleistoceno
MLP	69-VII-22-5	<i>Eutatus</i>	Max. sup., tib, rot, parte de ext., 2 vért.		Pampeano
MLP	69-VIII-1-4	<i>Eutatus</i>	Cráneo		
MLP	69-VIII-1-5	<i>Eutatus</i>	Cráneo y mand.	Arrecife, Bs. As.	Pleistoceno
MLP	69-VIII-1-6	<i>Eutatus</i>	Numerosas placas de la coraza		Pampeano
MLP	69-VIII-1-8	<i>Eutatus</i>	Rama mand. inf	Pta. Hermengo, Miramar	Ensenadense

MLP	69-VIII-4-1	<i>Eutatus</i>	Fémur derecho incompleto		
MLP	69-VIII-4-4	<i>Eutatus</i>	Atlas, vért. cúb. 2 fal.		Pampeano
MLP	69-VIII-5-1	<i>Eutatus</i>	Placas de la coraza		
MLP	69-VIII-5-2	<i>Eutatus</i>	4 placas de las bandas móviles		
MLP	69-VIII-5-5	<i>Eutatus</i>	Fém. izq. húm. izq., rad. der.	Mar del Plata	Pampeano?
MLP	69-VIII-6-1	<i>Eutatus</i>	Fém. izq. incompleto		
MLP	69-VIII-6-2	<i>Eutatus</i>	Rama mand. izq.		
MLP	69-VIII-6-3	<i>Eutatus</i>	Radio izq.		Pampeano
MLP	69-VIII-8-3	<i>Eutatus</i>	Numerosas placas de la coraza		
MLP	69-VIII-8-6	<i>Eutatus</i>	Parte de omoplato, vértebras, 2 falanges ungueales		
MLP	69-VIII-8-7	<i>Eutatus</i>	Numerosas placas del caparazón		
MLP	69-VIII-9-1	<i>Eutatus</i>	Sacro incompleto		
MLP	69-VIII-9-2	<i>Eutatus</i>	Rama mand. derecha		
MLP	69-VIII-9-3	<i>Eutatus</i>	Ram. mand. derecha c/ todos los molarifomes		
MLP	69-VIII-9-4	<i>Eutatus</i>	Húm. izq. incompleto.		
MLP	69-VIII-13-5	<i>Eutatus</i>	13 placas de la coraza		Pampeano
MLP	69-VIII-19-1	<i>Eutatus</i>	3 placas		Pampeano
MLP	69-VIII-22-1	<i>Eutatus</i>	Numerosas placas de la coraza.		
MLP	69-VIII-22-2	<i>Eutatus</i>	Frag. de max. derech. ext. tib.-per. der. y 3 vért.		
MLP	69-VIII-22-4	<i>Eutatus</i>	Cráneo		Pampeano?
MLP	69-VIII-22-5	<i>Eutatus</i>	Placas de la coraza		Pampeano
MLP	69-VIII-22-6	<i>Eutatus</i>	Fémur inkompl.		
MLP	69-VIII-22-6	<i>Eutatus</i>	Fem. peroné y varias placas		
MLP	69-VIII-22-13	<i>Eutatus</i>	Rot. 2 cal. 1 ast. y parte del otro. 6 vért.		
MLP	69-VIII-22-14	<i>Eutatus</i>	Rad. izq y varias placas	Luján	Lujanense
MLP	69-VIII-25-8	<i>Eutatus</i>	Num. placas		
MLP	69-VIII-25-12	<i>Eutatus</i>	Fragm. de ram. mand. c/ 4 mol.		
MLP	69-VIII-25-20	<i>Eutatus</i>	Porción de escudo pélvico		
MLP	69-VIII-25-21	<i>Eutatus</i>	Part. ant. de rama mand. cúb. y extr.		
MLP	69-VIII-29-9	<i>Eutatus</i>	Porción de caparazón		
MLP	69-XII-26-5	<i>Eutatus</i>	Num. placas		Pampeano
MLP	70-12-1-2	<i>Eutatus</i>	2 placas incompletas	Chapadmalal	Pleistoceno
MLP	70-III-10-2	<i>Eutatus</i>	10 placas de la coraza	Miramar	Fm. Vorohué
MLP	70-XII-23-1	<i>Eutatus</i>	Ext. dist. de fém. ext. izq. próx. tib. fér. y varias placas		
MLP	70-XVI-23-3	<i>Eutatus</i>	Porción de la rama mand. izq.		Pleistoceno
MLP	71-X-17-10	<i>Eutatus</i>	2 placas	Paso de Otero. Q. Grande	Lujanense
MLP	76-VII-2-11	<i>Eutatus</i>	1 placa móvil	Fm. Malacara	
MLP	80-VIII-13-2	<i>Eutatus</i>	Placa móvil de la coraza	Necochea	Fm. Luján. Mb. Guerrero

MLP	80-VIII-13-56	<i>Eutatus</i>	Placas de coraza y falanges.	Paso Otero	Fm. Luján. Mb. Guerrero
MLP	81-VII-20-6	<i>Eutatus</i>	Placa de la coraza	Pta. Hermengo, Miramar	
MLP	82-IV-10-1	<i>Eutatus</i>	Num. placas		Playa de Punta Indio
MLP	84-II-6-1	<i>Eutatus</i>		Laguna la Barrancosa, Juárez	Sed. Limoarenos de origen eólico
MLP	86-VI-10-1	<i>Eutatus</i>	5 placas de la coraza	Cantera de Hernández, La Plata	Belgranense
MLP	86-VI-23-7	<i>Eutatus</i>	5 placas de la coraza	Centinela del mar	Nivel 6 Eólico
MLP	86-XI-20-3	<i>Eutatus</i>	1 placa	Río Quequén Salado, usina Oriente	Fm. Luján. Mb. Guerrero
MLP	86-XI-23-6	<i>Eutatus</i>	Placas de la coraza	Centinela del mar	Nivel 6 médanos consolidados
MLP	89-X-1-1	<i>Eutatus</i>	1 placa móvil		Diamigton, 200 mts al S de Pesquera III
MLP	90-V-1-3	<i>Eutatus</i>		Centinela del mar	"Eolomarino" Medano, no estratifica
MLP	91-IV-5-165	<i>Eutatus</i>		El Marquesado	Nivel B1
MLP	91-IV-5-174	<i>Eutatus</i>	1 placa móvil, 1 fija	Chapadmalal	Nivel A
MLP	91-IV-5-182	<i>Eutatus</i>	1 placa móvil	Chapadmalal	Fm. La Postrera. Chapadmalal
MLP	91-IV-5-183	<i>Eutatus</i>	Frag. placa móvil	Arenas de Oro. Miramar	Sobre la tosca de A
MLP	91-IV-5-238	<i>Eutatus</i>	1 placa móvil y 1 fija	N. de Arroyo Seco	B2 a techo
MLP	91-IV-15-39	<i>Eutatus</i>		Centinela del mar	Nivel sup.
MLP	91-IV-15-40	<i>Eutatus</i>		Centinela del mar	Nivel sup.
MLP	91-IV-15-43	<i>Eutatus</i>	1 placa	Centinela del mar	Nivel sup.
MLP	91-IV-15-47	<i>Eutatus</i>	1 placa	Centinela del mar	Nivel sup.
MLP	91-IV-15-48	<i>Eutatus</i>	1 placa	Centinela del mar	Nivel A2
MLP	91-IV-15-51	<i>Eutatus</i>		Centinela del mar	Nivel sup.
MLP	91-IV-15-53	<i>Eutatus</i>	2 placas	Centinela del mar	Nivel sup.
MLP	91-IV-25-1	<i>Eutatus</i>	Placas sueltas, cal., fal., huesos varios	Sierra Bachicha, Bs. As.	Pleistoceno
MLP	91-IV-25-66	<i>Eutatus</i>	4 placas y sinsacro	Las Grutas	B1
MLP	91-IV-25-81	<i>Eutatus</i>		Las Grutas	A
MLP	91-IV-25-86	<i>Eutatus</i>	Frag. placa móvil	Pta. Negra. 400 mts al N de Banco	Nivel D B2
MLP	91-IV-25-90	<i>Eutatus</i>	2 placas móviles	Las Grutas	CI Base
MLP	91-IV-25-149	<i>Eutatus</i>	Placas móviles	Las Grutas	B2 a techo
MLP	91-IV-30-4	<i>Eutatus</i>	7 placas	Pta. Hermengo, Miramar	Pleistoceno
MLP	91-IV-30-5	<i>Eutatus</i>	1 placa	Pta. Hermengo, Miramar	Pleistoceno
MLP	91-IV-30-8	<i>Eutatus</i>	1 placa	Pta. Hermengo, Miramar	Nivel 5
MLP	91-IV-30-38	<i>Eutatus</i>		Centinela del mar	Nivel sup.
MLP	91-IV-35-1	<i>Eutatus</i>	2 placas	Mar Chiquita	
MLP	94-5-1-10	<i>Eutatus</i>		Bca. Parodi	Nivel A
MLP	94-II-1-67	<i>Eutatus</i>	1 placa	Quequén Salado	Pleistoceno inf.
MLP	95-X-2-1	<i>Eutatus</i>	Frag. caparazón	Pta. Chapadvoro	Chapadvorense
MLP	95-XII-1-26	<i>Eutatus</i>	2 placas	Punta Negra, Necochea	Ensenadense
MLP	95-XII-1-27	<i>Eutatus</i>	Falange ungueal	Las Grutas, Necochea	Ensenadense
MLP	95-XII-1-28	<i>Eutatus</i>	1 placa	Las Grutas, Necochea	Ensenadense
MLP	97-II-1-24a	<i>Eutatus</i>	Placa	Costa Bonita, Necochea	Nivel B
MLP	97-II-1-45	<i>Eutatus</i>	4 placas	Las Grutas, Necochea	Nivel C

MLP	97-XI-8-1	<i>Eutatus</i>	Fém. tibia y rótula.	e/ Bcas. las Brusquitas y Pta. Vorohué	Chapadmalalense
MLP	M-136	<i>Eutatus</i>	Paladar con dentadura		
MLP	38-X-2-13	<i>Ringueletia</i>	3 placas del caparazón	Las Brusquitas, Miramar	Chapadmalalense
MLP	38-X-2-16	<i>Ringueletia</i>	Frag. de la coraza	Baliza Chica, Miramar	Chapadmalalense
MLP	52-IX-28-2	<i>Ringueletia</i>	Varias placas, huesos y vértebras		
MLP	52-IX-29-42	<i>Ringueletia</i>	3 placas de la coraza	Golf de Miramar	Chapadmalalense
MLP	52-IX-30-64	<i>Ringueletia</i>	6 placas de la coraza	Baliza Chica, Miramar	Chapadmalalense
MLP	52-X-1-47	<i>Ringueletia</i>	6 placas de la coraza	Baliza Chica, Miramar	Chapadmalalense
MLP	52-X-1-49	<i>Ringueletia</i>	2 placas de la coraza	Baliza Chica, Miramar	Chapadmalalense
MLP	52-X-3-35	<i>Ringueletia</i>	3 placas	Baliza Chica, Miramar	Chapadmalalense
MLP	52-X-4-59	<i>Ringueletia</i>	10 placas incompletas	Baliza Chica, Miramar	Chapadmalalense
MLP	57-X-10-9	<i>Ringueletia</i>	Porción pequeña de la coraza	Salinas de Hidalgo	
MLP	57-X-10-175	<i>Ringueletia</i>	2 placas de la coraza y partes de otras cinco	Lago Herecuen, Bs.As.	Huayqueriense
MLP	60-X-4-64	<i>Ringueletia</i>	2 placas de la coraza	Cascada Oran del Río Quequén Salado	
MLP	60-X-4-70	<i>Ringueletia</i>	1 placa	Cascada Grande. Río Quequén Salado	Fm. Irene
MLP	60-X-4-72	<i>Ringueletia</i>	1 placa	Cascada Grande. Río Quequén Salado	Fm. Irene
MLP	91-IV-5-132	<i>Ringueletia</i>	5 placas móviles y fijas	Arroyo Las Brusquitas, restingas	Nivel A. al sur de niveles verdosos
MLP	91-IV-5-154	<i>Ringueletia</i>	1 placa	El Marquesado	Nivel B (Base)
MLP	91-IV-5-164	<i>Ringueletia</i>	1 placa fija y mitad distal del húmero de un juvenil	Bajada al sur de antenas	Nivel B1
MLP	91-IV-5-236	<i>Ringueletia</i>	Placas fragm.	1ra bajada al N del mar avesado	Nivel B1
MLP	91-IV-5-239	<i>Ringueletia</i>	1 placa	Barranca Parodi	Nivel A
MLP	91-IV-5-468	<i>Ringueletia</i>	1 placa	Balneario Arenas de Oro	B1
MLP	91-X-5-179	<i>Ringueletia</i>	37 placas móviles y fijas de la coraza dorsal	Barranca Parodi	Cuadrícula B
MLP	93-I-1-8	<i>Ringueletia</i>	Fém. inc. rest. varios	Río Quequén Salado	Plioceno, capa 3
MLP CF	45	<i>Chaetophractus</i>	Cráneo		
MLP CF	75	<i>Dasytus</i>	Cráneo		
MLP CF	769	<i>Chaetophractus</i>	Cráneo		
MLP CF	785	<i>Chaetophractus</i>	Postcráneo		
MLP CF	795	<i>Chaetophractus</i>	Postcráneo		
MLP CF	911	<i>Chaetophractus</i>	Postcráneo		
MLP CF	1271d	<i>Chaetophractus</i>	Postcráneo		
MLP CF	1300d	<i>Chaetophractus</i>	Postcráneo		
MLP CF	1352	<i>Chaetophractus</i>	Cráneo		
MLP CF	1462	<i>Chaetophractus</i>	Cráneo		
MLP CF	Xld	<i>Chaetophractus</i>	Postcráneo		
MLP SM	2.III.00.6	<i>Chaetophractus</i>	Coraza		
MLP SM	3.X.94.5	<i>Chaetophractus</i>	Coraza y cráneo		

MLP SM	15.x.98.3	<i>Chaetophractus villosus</i>	Postcráneo		
MLP SM	29.IV.99.5	<i>Chaetophractus</i>	Postcráneo		
MLP SM	30.XII.02.69	<i>Chaetophractus</i>	Postcráneo		

Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”

Col.	Núm.	Ident.	Descripción	Localidad	Estratigrafía	
MACN	6263	<i>Doellotatus</i>	Fragmento de caparazón	Sección VIII	Fm. Araucana. 35 m. de profundidad en un bloque del terreno	
MACN	6356	<i>Doellotatus</i>	Placas de caparazón (cuatro) y dos fragmentos, pequeño bloque de arenisca azulada con fragmentos de placas	Valle del Río Negro. lote VI. Cerca de los límites con el partido de Patagones	Fm. Rionegrense ?	
MACN	7944	<i>Doellotatus</i>	Fragmento de caparazón	Monte Hermoso	Fm. Araucana	
MACN	7945	<i>Doellotatus</i>	Cráneo completo	Monte Hermoso	Fm. Araucana	
MACN	7946	<i>Doellotatus</i>	Mandíbula, fragmento anterior del cráneo y placas	Monte Hermoso	Fm. Araucana	
MACN	8474	<i>Doellotatus</i>	Fragmento del cráneo, mandíbula y fragmentos	Huayquerías	Fm. Araucana	
MACN	8667	<i>Doellotatus</i>	Nueve placas de caparazón	Miramar. Vuelta Mala		
MACN	10021	<i>Doellotatus</i>	Placa de caparazón	Miramar. Punta Vorohué. Cercanías		Chapadmalense
MACN	15070	<i>Doellotatus</i>	Fragmento de rama mandibular izquierda con seis molares	Jáureguy. Río Luján		Pampeano
MACN	17105	<i>Doellotatus</i>	Placa de caparazón	Arroyo Lobería. Barrancas al Norte		Chapadmalense
MACN	17106	<i>Doellotatus</i>	Placa de caparazón	Miramar. Punta Vorohué. Al S.W. Barrancas		Chapadmalense
MACN	17410	<i>Doellotatus</i>	Placas fijas de caparazón (siete), una incompleta	Miramar. Barranca Parodi. Barranca costera atlántica. Plataforma de abrasión		Chapadmalense Capa I - g
MACN	17967	<i>Doellotatus</i>	Placa	Chapadmalal. Playa de los Lobos	Fm. Chapadmalal, Nivel IX	
MACN	982	<i>Eutatus</i>	Mandíbula incompleta con dentadura sin un molar	Arroyo del Medio		Pampeano
MACN	985	<i>Eutatus</i>	Cráneo imperfecto con molares			Pampeano
MACN	986	<i>Eutatus</i>	Cráneo con parte del escudo cefálico y molares	Chascomús		
MACN	1309	<i>Eutatus</i>	Fragmento de caparazón		Fm. Pampeana	
MACN	1634	<i>Eutatus</i>	Metacarpiano 3°		Fm. Pampeana	
MACN	1635	<i>Eutatus</i>	Vértebra caudal		Fm. Pampeana	Ensenadense

MACN	1636	<i>Eutatus</i>	Fragmento del cráneo con placas cefálicas y dientes, ulna, radio y mano todo articulado, tibia, fibula, fragmentos de costillas, gran sesamoide de la mano y dos pequeños sesamoides, tres metatarsianos y placas de caparazón	Barracas, calle Suárez (de una excavación)	Fm. Pampeana	Ensenadense
MACN	1638	<i>Eutatus</i>	Ulna y mano derecha articulada, fragmento del cráneo con molares, vértebras de la cola, cuatro vértebras y fragmentos, gran sesamoide de la mano, placas de escudo cefálico, tres falanges de la mano		Fm. Pampeana	Bonaerense ?
MACN	1639	<i>Eutatus</i>	Metacarpiano y cuatro falanges		Fm. Pampeana	
MACN	1743	<i>Eutatus</i>	Fragmento proximal de metacarpiano IV izquierdo		Fm. Pampeana	Ensenadense
MACN	1744	<i>Eutatus</i>	Fragmento proximal de metacarpiano III derecho		Fm. Pampeana	Ensenadense
MACN	1746	<i>Eutatus</i>	Húmero incompleto con extremo proximal	Río de la Plata. Olivos	Fm. Pampeana	Ensenadense
MACN	1747	<i>Eutatus</i>	Astrágalo derecho	Río de la Plata. Olivos	Fm. Pampeana	Ensenadense
MACN	1820	<i>Eutatus</i>	Falange	Río de la Plata. Olivos	Fm. Pampeana	Ensenadense
MACN	1825	<i>Eutatus</i>	Calcáneo derecho	Río de la Plata. Olivos		Ensenadense
MACN	1893	<i>Eutatus</i>	Rótula		Fm. Pampeana	
MACN	1914	<i>Eutatus</i>	Fragmento de rama mandibular izquierda con cuatro molares	Río de la Plata. Olivos	Fm. Pampeana. Toscas	Ensenadense
MACN	1918	<i>Eutatus</i>	Falanges (tres) y dos huesecillos entoscados	Río de la Plata. Olivos	Fm. Pampeana	Ensenadense
MACN	1942	<i>Eutatus</i>	Falange ungueal del pie	Río de la Plata. Olivos	Fm. Pampeana	Ensenadense
MACN	1982	<i>Eutatus</i>	Cráneo entoscado con la región frontal deficiente	Río de la Plata. Olivos	Fm. Pampeana. Toscas	Ensenadense
MACN	1985	<i>Eutatus</i>	Falange ungueal dedo IV izquierdo	Río de la Plata. Olivos	Fm. Pampeana	Ensenadense
MACN	1988	<i>Eutatus</i>	Fragmento pequeño de caparazón envuelto en el terreno	Río de la Plata. Olivos	Fm. Pampeana. Toscas	Ensenadense
MACN	1999	<i>Eutatus</i>	Placas (cinco)	Río de la Plata. Olivos	Fm. Pampeana	Ensenadense
MACN	2210	<i>Eutatus</i>	Metatarsiano III	Río de la Plata. Olivos	Fm. Pampeana	Ensenadense
MACN	2268	<i>Eutatus</i>	Fémur izquierdo, falta un fragmento del trocánter mayor y del tr. tertius	Río de la Plata. Olivos	Fm. Pampeana. Toscas	Ensenadense
MACN	2436	<i>Eutatus</i>	Fémur casi completo		Fm. Pampeana	Bonaerense
MACN	2772	<i>Eutatus</i>	Fragmento de caparazón	Arroyo Los Lobos	Fm. Pampeana	
MACN	5169	<i>Eutatus</i>	Placas aisladas	Mar del Plata	Fm. Pampeana	Interensenadense
MACN	5189	<i>Eutatus</i>	Placas		Fm. Pampeana	

MACN	5238	<i>Eutatus</i>	Placas de caparazón		Fm. Pampeana	
MACN	5264	<i>Eutatus</i>	Placas de caparazón		Fm. Pampeana	Lujanense
MACN	5514	<i>Eutatus</i>	Placa	Río de la Plata. Olivos	Fm. Pampeana	Ensenadense
MACN	5547	<i>Eutatus</i>	Metatarsiano	Tandil	Fm. Pampeana. Médanos Bonaerenses	
MACN	5565	<i>Eutatus</i>	Placas de caparazón	Chascomús	Fm. Pampeana	Bonaerense
MACN	5572	<i>Eutatus</i>	Placa de anillos	Tandil	Fm. Pampeana. Médanos Bonaerenses	
MACN	5580	<i>Eutatus</i>	Fragmento de fémur, el caput y cóndilo articular		Fm. Pampeana	
MACN	5631	<i>Eutatus</i>	Mitad proximal de tibia		Fm. Pampeana	
MACN	5633	<i>Eutatus</i>	Ulna		Fm. Pampeana	
MACN	5675	<i>Eutatus</i>	Metatarsiano III	Bahía de San Borombón. Punta Piedras	Fm. Pampeana	Ensenadense
MACN	5697	<i>Eutatus</i>	Fémures, tibias, ulna, rótula, huesecillos de los pies, fragmento de pelvis, vértebras del dorso y caudales, fragmento de escápula, hipoapófisis, fragmentos de costillas, placas, fragmentos de huesos y dos molares		Fm. Pampeana	
MACN	5698	<i>Eutatus</i>	Fémur y parte de la pelvis		Fm. Pampeana	
MACN	5715	<i>Eutatus</i>	Fragmento occipito - parietal	Arroyo Tapalqué	Fm. Pampeana	Lujanense
MACN	5803	<i>Eutatus</i>	Mitad anterior del cráneo con pocos dentadura y trozo de caparazón	General Pinto	Fm. Pampeana	Ensenadense
MACN	5829	<i>Eutatus</i>	Placas (dos)	Mar del Plata	Fm. Ensenada ?	
MACN	5851	<i>Eutatus</i>	Placas de caparazón	Río de la Plata. Olivos	Fm. Pampeana. Toscas	Ensenadense
MACN	5852	<i>Eutatus</i>	Fragmento occipital del cráneo		Fm. Pampeana	Ensenadense
MACN	5870	<i>Eutatus</i>	Placas	Necochea. La Chata	Fm. Pampeana	
MACN	5909	<i>Eutatus</i>	Placa	Miramar		
MACN	6035	<i>Eutatus</i>	Fragmentos de ramas mandibulares (dos) con molares, metatarso III, falange ungueal, falange y fragmento de falange ungueal articulada, huesos de un pie articulados y entoscados, dos grupos de tres placas	Miramar	Fm. Pampeana ?	Bonaerense
MACN	6255	<i>Eutatus</i>	Fémur imperfecto		Fm. Pampeana	Bonaerense
MACN	6256	<i>Eutatus</i>	Fémur imperfecto		Fm. Pampeana	Bonaerense
MACN	6383	<i>Eutatus</i>	Placas de caparazón (cinco)	Miramar	Fm. Pampeana	
MACN	6388	<i>Eutatus</i>	Placas (dos) y fragmentos	Mar del Plata. Punta Porvenir	Fm. Pampeana	
MACN	6389	<i>Eutatus</i>	Fragmento pequeño de caparazón y fragmentos de placas	Mar del Plata. Punta Porvenir	Fm. Pampeana	
MACN	6485	<i>Eutatus</i>	Placas de caparazón	Miramar	Fm. Pampeana	

MACN	6520	<i>Eutatus</i>	Tibia	Río de la Plata. Olivos	Fm. Pampeana	Ensenadense
MACN	6650	<i>Eutatus</i>	Placa	Miramar	Fm. Chapadmalal ?	
MACN	6719	<i>Eutatus</i>	Fragmento de caparazón	Monte Hermoso	Fm. Araucana	
MACN	6881	<i>Eutatus</i>	Extremo distal de fémur	Río de la Plata	toscas	
MACN	6910	<i>Eutatus</i>	Rama mandibular izquierda con ocho dientes, tibia y fíbula derechos, fragmento de tibia izquierda, de húmero y de fémur, vértebra y cuerpo de dos, metatarso III, falange ungueal, fragmentos pequeños de caparazón	Chapadmalal. Cuenca del primer arroyo 6 km al sur de Bajada de Martínez de Hoz	Fm. Pampeana, horizonte más superior	
MACN	6951	<i>Eutatus</i>	Fragmento de rama mandibular derecha con cinco molares		Fm. Pampeana ?	
MACN	7031	<i>Eutatus</i>	Fragmentos pequeños de caparazón (cinco)	Chascomús	Fm. Pampeana	
MACN	7039	<i>Eutatus</i>	Fragmento de caparazón			
MACN	7069	<i>Eutatus</i>	Caparazón	Chascomús	Fm. Pampeana	
MACN	7095	<i>Eutatus</i>	Húmero incompleto	Río Salado	Fm. Pampeana	
MACN	7582	<i>Eutatus</i>	Placas de caparazón	Monte Hermoso	Fm. Araucana	
MACN	7608	<i>Eutatus</i>	Falange ungueal	Monte Hermoso	Fm. Araucana	
MACN	7726	<i>Eutatus</i>	Cajas con placas de caparazón (dos)	Monte Hermoso	Fm. Araucana	
MACN	7770	<i>Eutatus</i>	Rama mandibular derecha	Monte Hermoso	Fm. Araucana	
MACN	7771	<i>Eutatus</i>	Astrágalo izquierdo	Monte Hermoso	Fm. Araucana	
MACN	8612	<i>Eutatus</i>	Placas de caparazón	Malacara		
MACN	8613	<i>Eutatus</i>	Placas de caparazón	Malacara		
MACN	8614	<i>Eutatus</i>	Porciones de dos fémures	Malacara		
MACN	8628	<i>Eutatus</i>	Fragmentos de caparazón, placas aisladas, astrágalo y huesecillo	Chascomús. Laguna Adela	Fm. Pampeana	
MACN	8789	<i>Eutatus</i>	Cráneo con escudo cefálico, fragmento de escápula, parte terminal de sacro y parte de caparazón	Río de La Plata. Cauce, cerca de Olivos	Fm. Pampeana	Ensenadense
MACN	8796	<i>Eutatus</i>	Astrágalo	Río de La Plata. Cauce, cerca de Olivos	Fm. Pampeana	Ensenadense
MACN	8823	<i>Eutatus</i>	Calcáneo, fragmento de astrágalo y fémur incompleto	Río de La Plata. Cauce, cerca de Olivos	Fm. Pampeana	Ensenadense
MACN	8824	<i>Eutatus</i>	Metápodo	Río de La Plata. Cauce, cerca de Olivos	Fm. Pampeana	Ensenadense
MACN	8964	<i>Eutatus</i>	Fragmento de rama mandibular con último molar	Arroyo Espinillo	Fm. Pampeana	
MACN	9207	<i>Eutatus</i>	Porción mandibular			Pampeano
MACN	9681	<i>Eutatus</i>	Parte de caparazón	Río Quequén Salado. Barrancas. Cerca de Paso del Médano	Fm. Araucana, tobas calcáreas grises, pumiceas o cineríticas	

MACN	9890	<i>Eutatus</i>	Placas de caparazón	Río Quequén Salado. Oriente. Aguas abajo		Araucanense
MACN	9954	<i>Eutatus</i>	Placa de caparazón	Río Quequén Salado. Paso del Médano		Araucanense
MACN	10002	<i>Eutatus</i>	Placas (dos) y fragmentos de caparazón	Miramar. Costa Atlántica. Entre Brusquitas y Durazno		Chapadmalalense
MACN	10064	<i>Eutatus</i>	Fragmento de rama mandibular con tres molares	Estación Rosas		Pampeano y post. Pampeano
MACN	10097	<i>Eutatus</i>	Astrágalo	Río de La Plata. Cauce. Entre Olivos y Anchorena		Pampeano inferior
MACN	10177	<i>Eutatus</i>	Rama mandibular derecha con siete molares completos	Río de La Plata. Cauce, cerca de Anchorena		Ensenadense
MACN	10232	<i>Eutatus</i>	Placa de caparazón	Chapadmalal		Chapadmalalense
MACN	10234	<i>Eutatus</i>	Placa de caparazón	Chapadmalal		Chapadmalalense
MACN	10417	<i>Eutatus</i>	Placas de caparazón	Chapadmalal. Barrancas. Frente al galpón de padrillos		Bonaerense
MACN	10425	<i>Eutatus</i>	Húmero incompleto, fragmentos mandibulares y placas	Chapadmalal		Chapadmalalense
MACN	10583	<i>Eutatus</i>	Parte distal de tibia y fíbula, dos falanges, hueso tarsal y fragmentos	Quequén Grande. Campo Las Horquetas de Lamarca		Pampeano inferior ?
MACN	10845	<i>Eutatus</i>	Placas y dos vértebras	Arroyo Camet al norte		Ensenadense
MACN	10960	<i>Eutatus</i>	Fémur sin epífisis. Ejemplar juvenil	Miramar		Chapadmalalense
MACN	11071	<i>Eutatus</i>	Cráneo			
MACN	11073	<i>Eutatus</i>	Fémur	Oliva		Pampeano
MACN	12015	<i>Eutatus</i>	Placa	Río Carcarañá. Puente del F.C.		
MACN	12400	<i>Eutatus</i>	Fragmento distal de fémur	Río de La Plata. Cauce. Olivos		
MACN	13225	<i>Eutatus</i>	Ulna, fragmento distal de húmero y placas		Fm. Pampeana	
MACN	13268	<i>Eutatus</i>	Fragmento de rama mandibular derecha con siete molariformes		Fm. Pampeana	
MACN	13587	<i>Eutatus</i>	Esqueleto incompleto y caparazón en malas condiciones	Necochea	Fm. Pampeana	
MACN	13737	<i>Eutatus</i>	Placa	Río Carcarañá. Puente del F.C. Cercanías		Pampeano
MACN	13833	<i>Eutatus</i>	Placas aisladas (tres)	Necochea		Pampeano
MACN	13967	<i>Eutatus</i>	Placas aisladas (dos)	Necochea		Pampeano
MACN	13969	<i>Eutatus</i>	Placas (cuatro)	Necochea		Pampeano
MACN	14057	<i>Eutatus</i>	Fragmento de rama mandibular izquierda con tres molariformes		Fm. Pampeana	
MACN	14058	<i>Eutatus</i>	Fragmento de rama mandibular derecha con ocho molariformes		Fm. Pampeana	
MACN	14060	<i>Eutatus</i>	Húmero restaurado		Fm. Pampeana	
MACN	14075	<i>Eutatus</i>	Fémur		Fm. Pampeana	

MACN	14076	<i>Eutatus</i>	Húmeros (dos), derecho e izquierdo, muy incompletos		Fm. Pampeana	
MACN	14077	<i>Eutatus</i>	Fragmentos de ramas mandibulares y maxilares con molares		Fm. Pampeana	
MACN	14080	<i>Eutatus</i>	Tibia y fíbula izquierda		Fm. Pampeana	
MACN	14081	<i>Eutatus</i>	Cavidad cotiloidea de pelvis		Fm. Pampeana	
MACN	14082	<i>Eutatus</i>	Fémures incompletos (dos), derecho e izquierdo		Fm. Pampeana	
MACN	14083	<i>Eutatus</i>	Mano entoscada		Fm. Pampeana	
MACN	14965	<i>Eutatus</i>	Placa	Río Carcarañá. Puente del F.C.		Pampeano
MACN	15034	<i>Eutatus</i>	Fragmento de escápula			Pampeano
MACN	15709	<i>Eutatus</i>	Placas (dos)	Mar del Sur. Costa Atlántica		Pampeano
MACN	16638	<i>Eutatus</i>	Rama mandibular entoscada	Río Las Conchas. Parada Km. 26 del F.C.E.		Bonaerense
MACN	17469	<i>Eutatus</i>	Porciones de caparazón y placas	Arroyo Alcaráz	Fm. Pampeana	Pleistoceno
MACN	18253	<i>Eutatus</i>	Placa pequeña dorsal	Azul. Estancia San Ramón Nicolás Ortiz Basualdo (h.)		
MACN	19195	<i>Eutatus</i>	Placas fijas y móviles de caparazón	Santa Clara del Mar		Pleistoceno
MACN	19737	<i>Eutatus</i>	Cráneo	Río Arrecifes		
MACN	10160a	<i>Eutatus</i>	Placas de caparazón, fragmentos de tibia, cuatro vértebras, ulna, radio y tres vértebras	Río Luján. Barrancas. Entre Golney y Agote		Pampeano superior
MACN	17998a	<i>Eutatus</i>	Placas (cinco)	Las Barrancas		Ensenadense
MACN	bis5121	<i>Eutatus</i>	Húmero	Tandil	Fm. Pampeana superior arenoso	
MACN	1742	<i>Eutatus ?</i>	Fragmento proximal de radio			
MACN	1750	<i>Eutatus ?</i>	Falanges (dos)		Fm. Pampeana	
MACN	5914	<i>Eutatus ?</i>	Placas	Miramar	Fm. Chapadmalal	
MACN	6079	<i>Eutatus ?</i>	Falange	Miramar	Fm. Chapadmalal	
MACN	6988	<i>Eutatus ?</i>	Metacarpiano	Arroyo Malacara. Yacimiento Los Sapitos	Fm. Pampeana	Ensenadense ?
MACN	7006	<i>Eutatus ?</i>	Calcáneo izquierdo	Malacara	Fm. Pampeana	Interensenadense
MACN	8099	<i>Eutatus ?</i>	Fragmentos (cuatro) de arenisca de caparazón	Andalhualá	Fm. Araucana	
MACN	8306	<i>Eutatus ?</i>	Fragmento de húmero, fémur, tibia, calcáneo completo, falange y huesecillos del pie	Andalhualá	Fm. Araucana	
MACN	9130	<i>Eutatus ?</i>	Extremo distal de tibia y fíbula	Paraná	Fm. Entrerriana	
MACN	9793	<i>Eutatus ?</i>	Placas completas (dos) y fragmento	Río Quequén Salado. Cerca del Puente de Oriente	Fm. Araucana	
MACN	13842	<i>Eutatus ?</i>	Fragmento caudal	Necochea		Pampeano
MACN	19208	<i>Eutatus ?</i>	Restos de caparazón, columna vertebral y huesos largos	San Miguel. Barrio Sta. Brígida, 8 cuadras de la Brigada Aerea Moreno		Lujanense

MACN	19211	<i>Eutatus</i> ?	Placas de caparazón y fémur izquierdo completo	José C. Paz	3,5 m de profig.	Pleistoceno
MACN	7527	<i>Ringueletia</i>	Placas de caparazón	Monte Hermoso	Fm. Araucana	
MACN	16951	<i>Ringueletia</i>	Placa	Chapadmalal. Barranca de Los Lobos		Chapadmalalense
MACN	16952	<i>Ringueletia</i>	Placa	Chapadmalal. Barranca de Los Lobos		Chapadmalalense
MACN	17043	<i>Ringueletia</i>	Placa de caparazón	Chapadmalal. Barrancas al N. de Arroyo Lobería		Chapadmalalense
MACN	17089	<i>Ringueletia</i>	Placa de caparazón	Chapadmalal. Barrancas al N. E. del Arroyo Lobería		Chapadmalalense
MACN A	511	<i>Eutatus</i>	Fragmento mandíbula	La Plata	Belgranense	
MACN A	2340	<i>Eutatus</i>	Placas	La Plata	Belgranense	
MACN A	2277	<i>Eutatus</i>	Una Placa	Luján	Lujanense?	

Otros Museos Nacionales

Col.	Número	Identificación	Descripción	Localidad	Estratigrafía
IFG	73	<i>Eutatus</i>	Coraza	Río de la Plata. Toscas del fondo del río	Ensenadense cuspidal
IFG	100	<i>Eutatus</i>	Coraza	Río de la Plata. Playa de Olivos	Ensenadense cuspidal
IFG	131	<i>Eutatus</i>	Coraza	Río de la Plata. Playa de Olivos	Ensenadense
IFG	367	<i>Eutatus</i>	Varias Placas	Barrancas de Pizarro, margen derecha del río Grande de Nono	Ensenadense cuspidal (Capa M) Estrato superior
IFG	1195	<i>Eutatus</i>	Varios	Playa de Olivos, margen derecha del río de la Plata	Ensenadense cuspidal
IFG	1074	<i>Eutatus</i>	Placas	Timbués	
IFG	1082	<i>Eutatus</i>	Placas	Río Carcaraña	Bonaerense
IFG	1179	<i>Eutatus</i>	Placas y falanges	Canal de Cañada San Antonio, Tortugas	Bonaerense superior
MCA	2015	<i>Glytodon</i>	Cráneo		
MLF	454	<i>Eutatus</i>	Coraza muy completa	Las Flores	Bonaerense
MCNL	6.21	<i>Eutatus</i>	Coraza	Río Quequén La Galia	Pleistoceno tardío
MMCIPAS	2901-3068	<i>Eutatus</i>	Cráneo y postcráneo	Lobos	Formación Buenos Aires
MMCNCD	85-34-I-D	<i>Eutatus</i>	Cráneo parcial	Playa del Barco	Pleistoceno tardío
MMCNMH	85-7-1	<i>Eutatus</i>	placas		
MMCNMH	85-7-34	<i>Eutatus</i>	placas		
MMP	63-S	<i>Eutatus</i>	Mandíbula parcial		
MMP	130-S	<i>Eutatus</i>	Escudo pseudoescap.	Base Barranca frente a Playa Otegui	
MMP	171-S	<i>Eutatus</i>	Coraza cráneo	Playa Bristol	Ensenadense
MMP	514-S	<i>Eutatus</i>	Cráneo parcial		
MMP	1212	<i>Eutatus</i>	Escudo pélvico		Ensenadense

MMPH	0031	<i>Eutatus</i>	Grupo de huesos en sedimentos	Barranca Parodi	
PVL	755	<i>Eutatus</i>	Placas, astrágalo parcial, radio parcial, vértebras caudales con placas	Villa Lugano	Bonaerense
PVL	1318	<i>Eutatus</i>	Vértebras	Anchorena	Ensenadense
PVL	3212	<i>Chasicotatus</i>	Numerosas placas	Valle del Cajón	Huayqueriense
PVL	3214	<i>Chasicotatus</i>	Numerosas placas	Valle del Cajón	Huayqueriense
PVL	4796	<i>Chasicotatus</i>	Numerosas placas	Valle del Cajón	Huayqueriense
UNSGH	47	<i>Doellotatus</i>			
UNSGH	57	<i>Chasicotatus</i>			
UNSGH	75	<i>Eutatini</i>			

Museos Extranjeros

Col.	Número	Ident.	Descrip.	Localidad	P. Estrat.
AMNH	11231	<i>Eutatus</i>	Cráneo, escudete cefálico, fragmento de escudo pélvico, vértebras cervicales, torácicas, lumbares, cuadales asociadas con osteodermos, cúbito radio, miembro anterior parcial, cintura pélvica, fémur, tibia-fíbula	Arroyo Frías	
AMNH	11232	<i>Eutatus</i>	Fragmento de escudo pélvico y osteodermos aislados		
AMNH	28668	<i>Utaetus</i>	Fragmento de cráneo, ambas hemimandíbulas, osteodermos del escudete cefálico y de la coraza dorsal, cubito y radio parciales, astrágalo.	Lago Colhué Huapí	Casamayoreense
FMNH	P-13197	<i>Proeutatus</i>	Cráneo y mandíbula	Santa Cruz	Formación Santa Cruz
FMNH	P-13199	<i>Proeutatus</i>	Cráneo y mandíbula		
MNHN	2188	<i>Eutatus</i>	Osteodermos	Arroyo las Piedras. Departamento de Montevideo	
MNHN	2199	<i>Eutatus</i>	Osteodermos	Arroyo Aparicio. Departamento de Canelones	
MNHN	2204	<i>Eutatus</i>	Osteodermos	Departamento de Colonia	Plioceno tardío?
MNHN	2207	<i>Doellotatus</i>	Osteodermos, cráneo parcial, vértebras, fémur, húmero, cúbito, cintura pélvica, etc.	Departamento de San José	Formación Camacho. Mioceno tardío

MNHN PAM	273		Cráneo, vértebras cervicales, húmeros derecho e izquierdo, radios derecho e izquierdo, cúbito izquierdo, carpales, metacarpales y falanges de ambos miembros anteriores, fémures derecho e izquierdo, tibia-fíbula derecha, metatarsales, falanges de ambos miembros posteriores	Río Salado	
MPV	Museo Paleontológico de Valencia	<i>Eutatus</i>	Esqueleto completo y coraza completa	Puerto de Buenos Aires	Ensenadense
PIMUZ	415	<i>Eutatus</i>	Cráneo, mandíbula, osteodermos, húmero, cubito radio, basipodio anterior	Pergamino	Pampeano superior
PIMUZ	416	<i>Eutatus</i>	Basipodio anterior	Pergamino	Pampeano superior
PIMUZ	419	<i>Eutatus</i>	Cráneo parcial y algunos osteodermos	Ramallo	Pampeano inferior
PIMUZ	420	<i>Eutatus</i>	Fragmento de Coraza	San Pedro	Pampeano superior
YPM	15863	<i>Stenotatus</i>	Cráneo y coraza	Kilik Aike	Santacruzense