

Facultad de Ciencias Naturales y Museo  
Universidad Nacional de La Plata

**Los Dasypodoidea (Mammalia, Xenarthra) del  
Deseadense (Oligoceno) de América del Sur. Su  
importancia filogenética y bioestratigráfica**



**Lic. Martín R. Ciancio**

**Director: Dr. Alfredo A. Carlini**

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

**Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales**

**La Plata, 2010**

***A mi familia,***

***especialmente a Piky y Camila.***

## AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer a todos aquellos que brindaron apoyo, consejos, compañía y afecto durante el desarrollo de este trabajo de Tesis, tanto a mis familiares y amigos, como a mis colegas: muchas gracias.

Resulta difícil comenzar a enumerar personas a quién agradecer, son muchas las personas que han colaborado de una u otra forma y quisiera ser justo con todas ellas.

A mis padres por su apoyo incondicional en todas las decisiones que he tomado en mi vida.

A mis hermanos Vero, Caro, Mica, Agus y Marcos por estar conmigo siempre que los necesité.

A Piky, quién me acompaña, me aconseja y me apoya en todo momento y con quien estamos disfrutando de una de las experiencias más importantes de nuestras vidas: ser padres.

A Camila, que en sus pocos meses de vida ya me ha dado una inmensa felicidad.

Al resto de mi familia por su constante afecto.

A los Francia, por su cariño constante y por hacerme sentir parte de su familia.

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

A Esteban Soibelzon, Diego Brandoni, Germán Gasparini, Cecilia Krmpotic, Alejo Scarano, Fernando Galliari, Alfredo Zurita, Alejandra Alcaraz, Javier Gelfo, Pati Perez Laureano Gonzalez, Martín Zamorano y Flavio Góis, por su amistad, por la ayuda brindada en diferentes aspectos y por haberme acompañado durante el transcurso de toda la Tesis Doctoral.

A Richard Madden por las valiosas charlas y los momentos compartidos en las campañas científicas a la Patagonia.

A todos aquellos con los que compartí viajes de campaña.

A Marcelo Reguero y Lucas Pomi (MLP); Alejandro Kramarz (MACN); Alejandro Dondas (MMP); Judy Galkin (AMNH); W. Simpson (FMNH); Bruce

MacFadden (FLMNH); Bernardino Mamani Quispe (MNHN, Bolivia); María Teresa Dozo (CENPAT-CONICET); Kate Wellspring y Anne Walton (ACM); Eduardo Ruigómez (MPEF), Francois Pujos (CONICET CCT-Mendoza) por facilitarme el acceso y el estudio de las colecciones de sus instituciones.

A Claudio Barbeito, Rubén Mario, por su buena predisposición y por su colaboración en el procesamiento y estudio de la histología de la coraza armadillos actuales, además hago extensivo el agradecimiento al resto del personal de la Cátedra de Histología y Embriología Animal de la Fac. de Cs. Veterinarias, UNLP.

A los miembros de la Div. Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata y especialmente a Rosendo Pascual, quien en pequeñas charlas me planteó muchos interrogantes que despertaron mi curiosidad, a la vez que me evacuó muchas dudas.

A CONICET, Office of Grants and Fellowships del FLMNH y a la FCNyM (UNLP) por el apoyo económico brindado.

A todos los colegas con quienes he mantenido charlas y discusiones, que han enriquecido mi conocimiento acerca de diversos temas relacionados con esta Tesis, y por ende, mejorado el desarrollo de la misma.

Mi más sincero agradecimiento a quienes arbitraron este trabajo de Tesis (Guillermo López, Graciela Esteban y Daniel Perea) y realizaron comentarios y sugerencias que enriquecieron y mejoraron esta versión final.

Finalmente deseo mi más profundo agradecimiento a mis amigos de siempre, Lucas Basso, Pete Soibelzon, Fede Langard, Manu Ordás, Memo della Croce, Poty Soria, Berna Tejeiro, Juli Tejeiro y Colo Acuña.

A mis amigos y compañeros de facultad, en especial a Lucas Martí, Bocha Almagro, Diego Torres, Santi Tejeda, Nico Cluigh, Sole Santini, Mecha Santos, Negra Lopez-Rumi, Ceci Carballo, Juli Fantinelli, Flor Grandi, Luciana Tranquilini, Lore Zonta, Clara Scaglia, Javi Negrete, Gonza Danielle, Tuco Porchile, Seba Segovia.

A mis amigos y compañeros de la cátedra Anatomía Comparada (FCNyM, UNLP).

A los integrantes de PC, por las fructíferas discusiones acerca de la Filosofía de las Ciencias.

A todos aquellos con quienes comparto los partidos de fútbol de cada sábado.

## RESUMEN

El objetivo principal de este trabajo de Tesis fue obtener un conocimiento más completo de los Dasypodoidea de Edad Deseadense *s.l.* (Oligoceno), lo que permitiría una mejor comprensión de la sistemática de las formas precedentes (Paleoceno y Eoceno) y subsiguientes (Neógeno), y postular una biocronología para esa Edad basada en la diversidad de los Dasypodoidea.

Ameghino fue el primero en establecer lo que hoy conocemos como fauna deseadense. De acuerdo a lo propuesto por él en un primer momento, el Pyrotherén (=Deseadense), correspondía a una fauna pre-santacruzense, que se habría depositado previamente a la ingresión marina Patagoniana. Actualmente el Deseadense *s.l.* queda establecido entre las EMs Tinguiririquense y Colhuehuapense, y separada de ellas por sendos hiatos.

Desde una perspectiva geocronológica, hay fuertes indicaciones de que la fauna tipo del Deseadense (La Flecha, Pto. Deseado, Santa Cruz) tenga una edad Ar/Ar cercana a los 23 Ma (Oligoceno tardío), en tanto que en la Gran Barranca Sur del Lago Colhué Huapí hay una “fauna deseadeana” (considerada como “Pre-Deseadense” o “Tinguiririquense” por algunos autores) cercana a los 30 Ma (Oligoceno temprano). Esto nos ofrece un lapso de al menos 7 Ma de faunas sucesivas en Sudamérica que son referidas a este lapso deseadense. Tomando en consideración los conjuntos faunísticos provenientes de localidades asignadas al Deseadense *s.l.*, no se conoce ninguna fauna de Dasipodoideos que se asemeje en diversidad, lo que nos lleva a plantear las siguientes posibilidades: 1) que durante todo este tiempo hubo una uniformidad climático-ambiental, que permitió el desarrollo de esta fauna extremadamente diversa que se mantuvo homogénea y estable durante este gran lapso, o 2) la posibilidad de que lo que se conoce como EM Deseadense *s.l.*, muy probablemente, sea la visión simplificada de una compleja sucesión de faunas transicionales.

Primeramente se depuró la lista faunística de Dasypodoidea asignados al Deseadense *s.l.*, se describieron nuevos taxones y se recuperó una gran parte de los materiales tipo que estaban extraviados (se recuperaron 12 de las 17 especies de Dasypodidae); además se actualizó la distribución temporal y geográfica de todos ellos.

Se realizó un análisis de similitud faunística (en diversidad de Dasypodoidea) entre todas las localidades asignadas al Oligoceno de Sudamérica

y entre la EM Deseadense y el resto de las unidades biocronológicas del Terciario temprano-medio. A partir de estos análisis se obtuvieron los siguientes resultados: 1) se reconoce la presencia de yacimientos con fauna asignada a la EM Tinguiririquense en Argentina (33,7 y 31,5 Ma; Oligoceno temprano). Se observan algunas diferencias entre la composición faunística de las localidades Patagónicas, con la de la localidad Tipo de la Edad (Tinguiririca, Chile Central), que podrían deberse a causas paleobiogeográficas. 2) Se define a la EM Deseadense con una edad Oligoceno tardío (ca. 27-23 Ma). Dentro del conjunto de localidades que definen la EM Deseadense se establece una diferenciación, probablemente por causas biogeográficas entre la fauna de las localidades deseadenses patagónicas y extrapatagónicas. 3) Se plantea la posibilidad de que las localidades deseadenses estén representando dos lapsos temporales distintos dentro de esa Edad uno más temprano (ca. 27 Ma, Deseadense 1) y otro más tardío (ca. 23 Ma, Deseadense 2). 4) Se reconoce una nueva fauna predeseadense-posttinguiririquense (nombrada como “Predeseadense” en esta Tesis), de edad Oligoceno inferior (31,1-29,5 Ma). Esta fauna está definiendo un ensamble que completa parcialmente el hiatus que se encuentra entre las EMs Tinguiririquense y Deseadense.

De acuerdo a la actualización de la Fauna de los dasipodoideos del Oligoceno, la EM Deseadense quedo definida por la asociación de los siguientes taxones: *Stegotherium* sp. nov.?, *Prozaedyus humilis*, *Prozaedyus tenuissimus*, Gen. nov. A *planus*, *Archaeutatus malaspinensis*, *Amblytatus pandus*, *Amblytatus* sp. nov., Gen. nov. B *petrinus*, Nov. Gen. B sp. nov., ?Gen. nov. C sp. nov., Gen. nov. D *ornatus*, *Meteutatus lageniformis*, *Meteutatus lucidus*, *Sadypus* sp. nov. B, *Eocoleophorus glyptodontoides*, *Peltephilus undulatus*, *Peltephilus* sp. nov. A, ?*Peltephilus* sp. nov. B. Sin embargo, no todas son comunes a todas las regiones; así podrían separarse en: 1) algunas que se han encontrado exclusivamente en Patagonia: *Stegotherium* sp. nov.?, *Prozaedyus humilis*, *Prozaedyus tenuissimus*, Gen. nov. A *planus*, *Archaeutatus malaspinensis*, ?Gen. nov. C sp. nov., Gen. nov. D *ornatus*, *Meteutatus lageniformis*, *Meteutatus lucidus*, *Sadypus* sp. nov., Gen. nov. B *petrinus* y ?*Peltephilus* sp. nov. B; 2) otras que se han encontrado solo en las localidades extrapatagónicas: Nov. Gen. B sp. nov., *Peltephilus* sp. nov. A y *Eocoleophorus glyptodontoides*; y 3) otras que son comunes para ambas áreas: *Amblytatus pandus*, *Amblytatus* sp. nov. y *Peltephilus undulatus*

Por otro lado, el “Predeseadense” está definido por los siguientes taxones: Stegotheriini indet., Gen. nov. *A planus*, *Archaeutatus* sp. nov., *Parutaetus chilensis?*, *?Pachyzaedyus* sp., *Meteutatus* aff. *M. lageniformis*, *Meteutatus percarinatus*, *Barrancatatus* sp. nov.?, *Sadypus tortuosus*, *Peltephilus* sp. nov. C y *Peltephilus undulatus*. Finalmente, la EM Tinguiririquense está caracterizada por el siguiente conjunto de taxones de Dasypodoidea: Stegotheriini indet., *Parutaetus chilensis*, *Meteutatus percarinatus*, *Barrancatatus rigidus*, *Barrancatatus tinguiririquensis*, *Barrancatatus maddenii*, *Sadypus* aff. *S. confluens*, *Sadypus minutus*, *Machlydotherium protervus* y *Peltephilus* sp. nov. C.

Se llevó a cabo un análisis filogenético incluyendo 28 taxones de Cingulata formando parte del ingroup y a *Paramylodon harlani* (Tardigrada). Se seleccionaron 51 caracteres de los cuales 20 corresponden a la coraza y los osteodermos (de la morfología externa e interna), 20 caracteres cráneo-dentarios y 11 caracteres apendiculares. Todos los caracteres fueron trabajados con el mismo peso y sin ordenar los estados y se procesó la matriz con el programa TNT, realizando búsquedas heurísticas tradicionales para encontrar la hipótesis más parsimoniosa. Como resultado de este análisis se obtuvieron seis árboles más parsimoniosos de 147 pasos, a partir de los cuales se obtuvo un árbol de consenso reducido (quitando a *Eocoleophorus*, debido a su inestabilidad). El resultado del árbol de consenso reducido es el siguiente: (*Paramylodon* (((*Palaeopeltis* (*Glyptatelus* (*Glyptodon Propalaeohoplophorus* ))))((*Astegotherium Stegosimpsonia Stegotherium Dasypus*))(*Utaetus Parutaetus* Gen. nov. A (*Amblytatus Archaeutatus* (Gen. nov. B (*Prozaedyus* (*Zaedyus* (*Paleuphractus Chaetophractus* ))))(*Stenotatus* (*Eutatus* (*Proeutatus* Gen. nov. D *Meteutatus* (*Sadypus Barrancatatus*))))))))))(*Machlydotherium Peltephilus* ))).

La inclusión por primera vez de numerosos taxones paleógenos en el análisis ofrece nuevas hipótesis de relaciones entre los Cingulata. Estos taxones han sido excluidos de la mayoría de los análisis previos, debido al carácter fragmentario de sus restos. Sin embargo, a pesar de la gran cantidad de entradas faltantes, la información obtenida de ellos es relevante para la comprensión de las relaciones filogenéticas de los Cingulata, principalmente en taxones presentes en tiempos en los cuales se están registrando eventos cladogenéticos. Los principales puntos del resultado del análisis filogenético son los siguientes: 1) los Dasypodoidea no constituyen un grupo natural y se define un clado Peltephilidae

(*Peltephilus* + *Machlydotherium*) que se ubica como grupo hermano del resto de los Cingulata; 2) los Glyptodontoidea conforman un grupo monofilético, *Palaopeltis* (Palaeopeltidae) se ubica como grupo basal dentro de este clado; 3) los Glyptodontoidea son considerados un grupo natural y se ubican como grupo hermano de los Dasypodidae. Dentro de este clado los Glyptatelinae (*Glyptatelus*) constituyen un clado basal; 4) se comprueba la monofilia de los Dasypodidae y dentro este clado se definen dos clados principales, Dasypodinae y Euphractinae; 5) los Dasypodinae constituyen un clado, pero la distribución de caracteres en este análisis no resuelve las relaciones entre los diferentes grupos que componen el clado; 6) se comprueba la ancestralidad común de todos los Euphractinae, los resultados indican que los Utaetini no son un grupo natural, y se ubican junto con varios Euphractinae como “stem group” del clado que reúne a Eutatini y Euphractini. Estos taxones (*Utaetus*, *Parutaetus*, Gen. nov. A, *Archaeutatus* y *Amblytatus*), de acuerdo a este análisis deberían considerarse Euphractinae *inc. sedis*; 7) el “crown group” de los Euphractinae está representado por una tricotomía en la cual están definidos dos clados, los Eutatini y los Euphractini *s.str.*, y un taxón de posición incierta (Gen. nov. B); 8) la posición filogenética de *Eocoleophorus* permanece incierta.

Finalmente, se estudió la sucesión de cambios en la composición de faunas de Cingulata a lo largo del Paleógeno. La información disponible acerca de las condiciones paleoambientales a lo largo del Oligoceno muestran que estas no fueron homogéneas. Los Cingulata muestran una importante correlación con los cambios climático-ambientales registrados, evidenciado por cambios composicionales en la sucesión de faunas.

Por otro lado, el análisis faunístico de los Cingulata, permitió reconocer dos áreas biogeográficas diferentes para el Oligoceno, una exclusivamente patagónica y otra incluyendo las actuales provincias de Corrientes y Entre Ríos en Argentina, Uruguay, Brasil y Bolivia. Estas dos áreas coinciden con la Región Andina (dentro del Reino Austral) y la Región Neotropical (dentro del Reino Holotropical) respectivamente.

## ABSTRACT

The principal objective of this Thesis was to get to know the Dasypodoidea of the Deseadan Age *s.l.* (Oligocene) allowing us to understand better the systematic classification of the previous (Paleocene and Eocene) and the following (Neogene) forms. Also to propose a biochronology for that age based on the diversity of Dasypodoidea.

Ameghino was the first one to settle what we today know as Deseadan fauna. According to Ameghino's first proposal, the Pyrotheréen (=Deseadan) matched a pre-Santacrucense fauna that probably was deposited previously to the Patagonian marine ingression. Nowadays the Deseadan *s.l.* is settle between the Tinguirirican and Colhuehuapian SALMAs and, in both cases, separated by a hiatus.

From a geochronological perspective there is strong evidence that the type fauna of the Deseadan SALMA (La Flecha, Pto. Deseado, Santa Cruz) has an age Ar/Ar close to 23 Ma (Late Oligocene). On the other hand on the Gran Barranca Sur from the Lago Colhué-Huapí there is a "deseadan fauna" (by some authors considered as "Pre-Deseadan" or "Tinguirirican"). This give us a gap of, at least, 7 Ma of successive faunas refered to this age in South America.

Taking in consideration the faunistic groups coming from localities assigned to the Deseadan *s.l.* it is not known any Dasypodid fauna that resembles it in diversity. This take us to suggest the following possibilities: 1) that there was a climatological and environmental uniformity over this long period of time that helped the development of this extremely diverse fauna that kept itself homogenous and stable or 2) that it is very likely that what we today know as the EM Deseadan *s.l.* it is a simplify vision of a complex succession of transitional faunas.

Firstly, fauna list of the Dasypodoidea assigned to the Deseadan *s.l.* was corrected, new taxa was described, a most of the lost type material was recovered (12 of the 17 species of Dasypodidae) and the time and geographical distribution of all the species was actualized.

Also an analysis of faunistical similarity (based on Dasypodoidea diversity) was performed between all the localities assigned to the Oligocene of South America and between the Deseadan SALMA and the rest of biochronological unities belonging to the early-mid Tertiary. As a result of these analysis: 1) The

presence of sites with assigned fauna to the Tinguirirican SALMA in Argentina (33.7 and 31.5 Ma; early Oligocene) is recognized. Some differences are detected in the faunistical composition between the Patagonian localities and the type locality (Tinguiririca, Central Chile). This was probably due to paleobiogeographic causes; 2) A new predeseadan-postinguirirican fauna (named “Predeseadan” in this Thesis) is recognized (early Oligocene, 31.1- 29.5 Ma). This fauna is defining an assemblage that partially completes the hiatus between the Tinguirirican and Deseadan SALMAs; 3) The Deseadan SALMA it is defined as a late Oligocene age (ca. 27-23 Ma). A differentiation is made into the group of localities that defines the EM Deseadense. This may be due to biogeographic differences between patagonian and extra-patagonian deseadan faunas; 4) The possibility that the localities from the Deseadan are representing two different periods inside the Deseadan SALMA, one early (ca. 27 Ma, Deseadan 1) and a later one (ca. 23 Ma, Deseadan 2).

According to the fauna actualization of the dasipodids belonging to the Oligocene, the Deseadan SALMA was defined by the following taxa: *Stegotherium* sp. nov.?, *Prozaedyus humilis*, *Prozaedyus tenuissimus*, Gen. nov. *A planus*, *Archaeutatus malaspinensis*, *Amblytatus pandus*, *Amblytatus* sp. nov., Gen. nov. *B petrinus*, Nov. Gen. *B* sp. nov., ?Gen. nov. *C* sp. nov., Gen. nov. *D ornatus*, *Meteutatus lageniformis*, *Meteutatus lucidus*, *Sadypus* sp. nov., *Eocoleophorus glyptodontoides*, *Peltephilus undulatus*, *Peltephilus* sp. nov. *A*, ?*Peltephilus* sp. nov. *B*. However, not all species are common to all areas; so they could be divided in: 1) some that have been found only in Patagonia: *Stegotherium* sp. nov.?, *Prozaedyus humilis*, *Prozaedyus tenuissimus*, Gen. nov. *A planus*, *Archaeutatus malaspinensis*, ?Gen. nov. *C* sp. nov., Gen. nov. *D ornatus*, *Meteutatus lageniformis*, *Meteutatus lucidus*, *Sadypus* sp. nov., Gen. nov. *B petrinus* y ?*Peltephilus* sp. nov. *B*.; 2) some others that have been found only in localities outside Patagonia: Nov. Gen. *B* sp. nov., *Peltephilus* sp. nov. *A*. y *Eocoleophorus glyptodontoides*, 3) and only three that can be found in both areas: *Amblytatus pandus*, *Amblytatus* sp. nov. and *Peltephilus undulatus*.

On the other hand, the “Predeseadan” it is defined by the following taxa *Stegotheriini* indet., Gen. nov. *A planus*, *Archaeutatus* sp. nov., *Parutaetus chilensis*?, ?*Pachyzaedyus* sp., *Meteutatus* aff. *M. lageniformis*, *Meteutatus percarinatus*, *Barrancatatus* sp. nov.?, *Sadypus tortuosus*, *Peltephilus* sp. nov. *C*

and *Peltephilus undulatus*. Finally the Tinguirirican SALMA is characterized by the next group of taxa belonging to the Dasypodoidea: Stegotheriini indet., *Parutaetus chilensis*, *Meteutatus percarinatus*, *Barrancatatus rigidus*, *Barrancatatus tinguiririquensis*, *Barrancatatus maddenii*, *Sadypus* aff. *S. confluens*, *Sadypus minutus*, *Machlydotherium protervus* y *Peltephilus* sp. nov. C.

A phylogenetic analysis was performed with 28 Cingulata taxa and *Paramylodon harlani* (Tardigrada) as part of the ingroup. Of the 51 characters selected, 20 correspond to the armor and osteoderms (external and internal morphology), 20 to the cranium and teeth and the last 11 are appendicular ones. There was no differentiation on the weight of each character and no state assignment was done. The matrix was processed by the TNT Software and regular heuristic searches were made to find the most parsimonious hypothesis.

As a result of this analysis six most parsimonious trees were found, each one of them having a 147 steps. A consensus tree was reached (*Eocoleophorus* was taken out because of its instability): (*Paramylodon* (((*Palaeopeltis* (*Glyptatelus* (*Glyptodon Propalaeohopliphorus* )))(*Astegotherium Stegosimpsonia Stegotherium Dasypus* ))(*Utaetus Parutaetus* Gen. nov. A (*Amblytatus Archaeutatus* (Gen. nov. B (*Prozaedyus* (*Zaedyus* (*Paleuphractus Chaetophractus* )))(*Stenotatus* (*Eutatus* (*Proeutatus* Gen. nov. D *Meteutatus* (*Sadypus Barrancatatus*)))))))))(*Machlydotherium Peltephilus* ))).

The fact that many Paleogene taxa were included in this analysis raise up a new relationship hypothesis among the Cingulata. This taxa had been excluded from other analysis due to the fragmentary situation of their material. Although there is some information missing about these taxa, the information gathered is relevant to understand the phylogenetical relationships of the cingulata, mainly for those taxa present in times when cladogenetics events were registered.

The main results from the phylogenetic analysis are 1) the Dasypodoidea is not a natural group and the clade Peltephilidae (*Peltephilus* + *Machlydotherium*) is defined as a sister group of the Cingulata; 2) the Glyptodontoidea is a monophyletic group with *Palaopeltis* (Palaeopeltidae) as a basal group; 3) the Glyptodontoidea is considered a natural group and sister group of the Dasypodidae. The Glyptatelineae (*Glyptatelus*) is considered a basal clade inside the Glyptodontidae 4) the Dasypodidae is confirmed as a monophyletic group with two main clades: Dasypodinae y Euphractinae; 5) the Dasypodinae is considered

a clade but the character distribution used in this analysis does not figure out the relationships among them. 6) the Euphractinae have a common ancestor and the Utaetini is not a natural group. They are placed, together with many Euphractinae, as a stem group of the Eutatini – Euphractini clade. According to the analysis, these taxa (*Utaetus*, *Parutaetus*, Gen. nov. A, *Archaeutatus* y *Amblytatus*) must be considered Euphractinae *inc. sedis*. 7) the Euphractinae “crown group” is represented by a trichotomy in which two clades are defined, the Eutatini and Euphractini *s.str.*, and a taxon with an uncertain position (Gen. nov. B); 8) the phylogenetic position of *Eocoleophorus* remains uncertain.

Finally, the successional changes along the Palaeogene in the faunistical composition of the Cingulata were studied. The available information for the paleoenvironmental conditions along the Oligocene, shows that they were not homogenous. The Cingulata are strongly correlated with the climatological and environmental changes registered. The compositional changes in the succession of faunas support the former statement.

As a final result, the faunistical analysis regarding the Cingulata let us recognized two different biogeographic areas in the Oligocene. A Patagonian one and another one including Uruguay, Brazil y Bolivia and the argentine provinces of Corrientes y Entre Ríos. These two areas matches the ones proposed by Morrone: the Andean Region (inside the Austral Kingdom) and the Neotropical Region (Inside the Holotropical Kingdom).

# INDICE

AGRADECIMIENTOS.....	i
RESUMEN.....	iii
ABSTRACT.....	vii
<b>1. INTRODUCCION.....</b>	<b>1</b>
1.1. HIPOTESIS.....	9
1.2. OBJETIVOS.....	9
<b>1.2.1. Objetivo general.....</b>	<b>9</b>
<b>1.2.2. Objetivos específicos.....</b>	<b>9</b>
<b>2. METODOLOGIA.....</b>	<b>10</b>
2.1. NOMENCLATURA PARA LA DESCRIPCIÓN DE LOS OSTEODERMOS.....	13
<b>2.1.1. Morfología externa de los osteodermos.....</b>	<b>15</b>
<b>2.1.2. Paleohistología y morfología interna de los         osteodermos.....</b>	<b>17</b>
2.2. VARIACIÓN DE LOS OSTEODERMOS DENTRO DE LA CORAZA...17	
<b>3. EDAD MAMIFERO DESEADENSE.....</b>	<b>20</b>
3.1. ANTECEDENTES.....	20
3.2. LA EDAD DEL DESEADENSE.....	25
<b>3.2.1. Bioestratigrafía.....</b>	<b>25</b>
<b>3.2.1.1. El Astraonotense más superior versus la EM             Tinguiririquense.....</b>	<b>28</b>
<b>3.2.2. Geocronología.....</b>	<b>29</b>
<b>3.2.3. Magnetoestratigrafía.....</b>	<b>32</b>
3.3. DISCUSION.....	33

<b>4. LOCALIDADES ESTUDIADAS</b> .....	35
4.1. ARGENTINA.....	37
<b>4.1.1. Patagonia</b> .....	37
PROVINCIA DE SANTA CRUZ.....	37
LA FLECHA.....	37
PICO TRUNCADO.....	38
PICO 1.....	39
LA MESETA.....	41
PROVINCIA DEL CHUBUT.....	42
CABEZA BLANCA.....	42
SCARRITT POCKET.....	44
LAS CASCADAS.....	45
LA FLORIDA.....	46
EL PAJARITO.....	47
LA CURANDERA.....	48
LAGUNA DE LOS MACHOS.....	49
CAÑADON BLANCO.....	50
GRAN BARRANCA.....	51
BARRANCAS BLANCAS.....	54
PROVINCIA DE RÍO NEGRO.....	55
ROCAS BAYAS.....	55
PROVINCIA DE MENDOZA.....	56
QUEBRADA FIERA.....	56
<b>4.1.2. Localidades extra-Patagónicas</b> .....	57
PROVINCIAS DE CORRIENTES Y ENTRE RÍOS.....	57
ARROYO MARÍA GRANDE y RÍO CORRIENTES.....	57
4.2. BOLIVIA.....	58
<b>4.2.1. Dpto. de La Paz</b> .....	58
SALLA.....	58
LACAYANI.....	60
4.3. URUGUAY.....	61
<b>4.3.1. Dpto. de Canelones</b> .....	61
RÍO SANTA LUCÍA.....	61
4.4. BRASIL.....	62

<b>4.4.1. Estado de San Pablo</b> .....	62
TREMembÉ.....	62
4.5. CHILE.....	62
<b>4.5.1. Chile Central</b> .....	62
TINGUIRIRICA.....	62
4.6. RELACIONES ENTRE LAS LOCALIDADES ESTUDIADAS.....	63
<b>4.6.1. Metodología</b> .....	65
<b>4.6.2. Resultados</b> .....	66
Relaciones entre localidades.....	66
Relaciones entre unidades biocronológicas.....	67
<b>4.6.3. Discusión</b> .....	67
Relaciones entre localidades.....	67
Relaciones entre unidades biocronológicas.....	71
<b>5. LOS DASYPODOIDEA DEL OLIGOCENO DE AMÉRICA DEL SUR</b> .....	73
5.1. ANTECEDENTES.....	73
5.2. EJEMPLARES TIPO DE DASYPODOIDEA DESEADENSES.....	79
5.3. SISTEMÁTICA PALEONTOLOGICA.....	83
XENARTHRA Cope, 1889.....	83
CINGULATA Illiger, 1811.....	83
DASYPODOIDEA Gray, 1821.....	83
DASYPODIDAE Gray, 1821.....	83
DASYPODINAE Gray, 1821.....	83
STEGOTHERIINI Ameghino, 1889.....	83
<i>Stegotherium</i> Ameghino, 1887.....	83
<i>Stegotherium</i> sp. nov. ?.....	85
EUPHRACTINAE Winge, 1923.....	87
EUPHRACTINI Winge, 1923.....	87
<i>Prozaedyus</i> Ameghino, 1891.....	87
<i>Prozaedyus humilis</i> Ameghino 1902b.....	87
<i>Prozaedyus tenuissimus</i> Ameghino, 1902a.....	89
<b>Gen. nov. A</b> .....	90
Gen. nov. A <i>planus</i> (Ameghino, 1897) nueva combinación.....	91

<b>Archaeutatus Ameghino, 1902a</b> .....	93
<i>Archaeutatus malaspinensis</i> Ameghino, 1902a.....	94
<i>Archaeutatus</i> sp. nov.....	95
<b>Amblytatus Ameghino, 1902a</b> .....	96
<i>Amblytatus pandus</i> Ameghino, 1902a.....	97
<i>Amblytatus</i> sp. nov.....	98
<b>Nov. Gen. B</b> .....	101
Nov. Gen. B <i>petrinus</i> (Ameghino, 1902a) nueva combinación.....	102
Nov. Gen. B sp. nov.....	104
<b>Parutaetus</b> Ameghino, 1902a.....	106
<i>Parutaetus chilensis</i> .....	106
?Gen. nov. C sp. nov.....	107
? <i>Pachyzaedyus</i> sp.....	108
EUTATINI Bordas, 1933.....	109
<b>Gen. nov. D</b> .....	109
Gen. nov. D <i>ornatus</i> (Ameghino, 1897:509) nueva combinación.....	110
<b>Meteutatus</b> Ameghino, 1902a.....	112
<i>Meteutatus lageniformis</i> (Ameghino, 1897).....	114
<i>Meteutatus</i> aff. <i>M. lageniformis</i> (Ameghino, 1902a)...	117
<i>Meteutatus lucidus</i> Ameghino, 1902a.....	117
<i>Meteutatus percarinatus</i> Ameghino, 1902a.....	118
<b>Barrancatatus</b> Carlini et al. 2010.....	119
<i>Barrancatatus rigidus</i> (Ameghino 1902a) nueva combinación.....	121
<i>Barrancatatus tinguiriquensis</i> (Carlini et al. 2009) nueva combinación.....	122
<i>Barrancatatus maddenii</i> Carlini et al. 2010.....	122
<i>Barrancatatus</i> sp. nov.? .....	124
<b>Sadypus</b> Ameghino, 1902a.....	124
<i>Sadypus</i> aff. <i>S. confluens</i> Ameghino 1902a.....	126
<i>Sadypus minutus</i> Carlini et al. 2010.....	127

<i>Sadypus tortuosus</i> (Ameghino, 1902a) nueva combinación.....	128
<i>Sadypus</i> sp. nov.....	131
PELTEPHILIDAE Ameghino, 1894.....	132
<b><i>Peltephilus</i></b> Ameghino, 1897.....	132
<i>Peltephilus undulatus</i> Ameghino, 1897.....	133
<i>Peltephilus</i> sp. nov. A.....	135
? <i>Peltephilus</i> sp. nov. B.....	136
<i>Peltephilus</i> sp. nov. C.....	137
DASYPODOIDEA INC SEDIS.....	138
<b><i>Eocoleophorus</i></b> Oliveira et al. 1997.....	138
<i>Eocoleophorus glyptodontoides</i> Oliveira et al. 1997..	138
<b><i>Machlydotherium</i></b> Ameghino 1902.....	139
<i>Machlydotherium protervus</i> (Ameghino, 1897) Nueva combinación.....	139
<b>6. ANALISIS FILOGENETICO.....</b>	142
6.1. ANTECEDENTES.....	142
6.2. HIPOTESIS FILOGENETICAS PREVIAS.....	146
6.3. ANÁLISIS FILOGENÉTICO.....	147
<b>6.3.1. Caracteres utilizados y sus respectivos estados.....</b>	149
<b>6.3.2. Procedimiento.....</b>	158
<b>6.3.3. Resultados.....</b>	159
<b>6.3.4. Descripción de los nodos.....</b>	161
6.4. DISCUSIÓN DE LOS RESULTADOS.....	165
<b>7. LOS CAMBIOS CLIMÁTICOS DURANTE EL PALEÓGENO: CLADOGÉNESIS Y DISTRIBUCIÓN DE LOS CINGULATA.....</b>	171
7.1. INTRODUCCIÓN.....	172
7.2. SUCESIÓN TEMPORO-ESPACIAL DE LOS CINGULATA.....	173
<b>7.2.1. Paleoceno tardío-Eoceno medio.....</b>	173
<b>7.2.2. La Transición Eoceno-Oligoceno.....</b>	175
<b>7.2.3. Oligoceno temprano-Oligoceno tardío.....</b>	177
<b>7.2.4. La Transición Paleógeno-Neógeno.....</b>	180

7.3. DISCUSIÓN.....	181
<b>8. CONCLUSIONES.....</b>	<b>183</b>
8.1. BIOESTRATIGRÁFICAS.....	183
8.2. SISTEMÁTICAS.....	184
8.3. FILOGENÉTICAS.....	186
8.4. PALEOCLIMÁTICAS Y PALEOBIOGEOGRÁFICAS.....	187
<b>9. BIBLIOGRAFIA.....</b>	<b>189</b>
<b>FIGURAS, TABLAS y ANEXOS.....</b>	<b>217</b>

---

# 1. INTRODUCCION

*“La observación y el análisis de los fenómenos nos hacen penetrar en la naturaleza. Y nadie sabe hasta donde nos puede llevar eso con el tiempo.”*

Emmanuel Kant

---

Los Xenarthros (osos hormigueros, perezosos y armadillos) conforman un grupo de placentarios característico de la fauna Neotropical que ha tenido en América una exitosa y larga historia evolutiva durante la mayor parte del Cenozoico, con registros desde el Paleoceno tardío hasta la actualidad (Patterson y Pascual 1968a, Scillato-Yané 1976, 1986, Pascual 2006). La divergencia de los xenartros dentro de los placentarios, a base de estimaciones hechas sobre relojes moleculares, podría haberse producido en el transcurso del Cretácico temprano (Springer et al. 2003, Delsuc et al. 2004). Sin embargo la evidencia paleontológica no apoya totalmente esta estimación (Wible et al. 2007). Su diversidad actual (aproximadamente 13 géneros con unas 31 especies) no representa la notable diversificación alcanzada en el pasado, en el cual se reconocen más de 160 géneros (ver Hoffstetter 1958, McKenna y Bell 1997) que probablemente incluyan más de 400 especies (ver Mones 1986). El origen de este clado se encuentra muy posiblemente en América, aunque han sido hallados también restos en sedimentos eocénicos de la Antártida, que se encontraba conectada al extremo sur de América del Sur durante el Cenozoico temprano (Carlini et al. 1994, Vizcaíno y Scillato-Yané 1995). La condición de continente isla que tuvo América del Sur durante la mayor parte del Cenozoico permitió la notable evolución y diversificación de este clado, que pudo explotar una gran diversidad de ambientes (Patterson y Pascual 1968a, Pascual 2006).

Originalmente, los xenartros fueron incluidos dentro de los “edentados” (Edentata Cuvier, 1798), que incluía además a las formas del Viejo Mundo, Pholidota (pangolines) y Tubulidentata (cerdos hormigueros) (ver Glass 1985). Posteriormente, Cope (1889) separa a los edentados del Viejo Mundo, de los del Nuevo Mundo, nominando a los primeros como Nomarthra y a los segundos como Xenarthra. Algunos autores han reunido en Edentata a los Palaeanodonta y

Xenartha (Simpson 1945, Hoffstetter 1958); otros autores han utilizado Edentata como sinónimo de Xenarthra (McKenna, 1975), mientras que algunos han retenido la categoría de Edentata para incluir a los Pholidota y a los Xenarthra *s. st.* (Novacek y Wyss 1986a, Novacek 1992).

Los Xenarthra se caracterizan por poseer apófisis articulares accesorias en las últimas vértebras torácicas y en las lumbares (xenartría), este carácter es el que le dio el nombre al grupo (Cope 1889, Gaudin 1999). A esta característica se puede sumar: la usual pérdida del esmalte y de la dentición (parcial o total), formación de sinsacro, metapófisis vertebrales alargadas, porción esternal de las costillas osificadas, entre otros (Hoffstetter 1958, Paula Couto 1979, Scillato-Yané 1982, Engelmann 1985).

Dentro de Xenarthra se incluyen tres agrupaciones principales: los Tardigrada (los perezosos), los Vermilingua (los osos hormigueros) y los Cingulata (los acorazados). Los dos primeros grupos se reúnen bajo la categoría Pilosa, dada por aquellos que tienen una cobertura de pelos, la arcada zigomática incompleta, entre otras sinapomorfías (Scillato-Yané 1982, Engelmann 1985); el otro gran clado incluye a los que se caracterizan por poseer el cuerpo cubierto por una “armadura” compuesta por osteodermos relacionados entre sí. Los Vermilingua (entre los otros Xenarthra) y los Pholidota (pangolines) son los únicos que han alcanzado la condición de edentados estrictos, además de poseer algunas otras convergencias (Engelmann 1985, Novacek y Wyss 1986a), seguramente vinculada a su tipo de alimentación especializado hacia la mirmecofagia (Szalay y Schrenk 1998, Rose et al. 2005).

El recubrimiento dorsal de los Cingulata se divide en un escudete cefálico que protege la cabeza, una coraza dorsal que cubre la mayor parte del cuerpo y un estuche caudal envolviendo la cola, la presencia de este recubrimiento dorsal es una de las sinapomorfías del clado Cingulata (Engelmann 1985).

Dentro de los Cingulata se reconocen clásicamente las siguientes agrupaciones: Dasypodidae, Glyptodontidae, Pamphathiidae, Peltephilidae y Palaeopeltidae, esta última problemática ya que la ausencia de registros significativos y su morfología impiden su adecuada caracterización (Simpson 1945, Hoffstetter 1958, Patterson y Pascual 1968a, Scillato-Yané 1982, Rose et al. 2005, McKenna y Bell 1997, McDonald y Naples 2007).

La gran mayoría de las especies de Cingulata descritas se dividen entre los Glyptodontidae (los acorazados de gran tamaño y con corazas semirígidas), y los Dasypodidae (los armadillos, únicos Cingulata con representantes actuales). Si bien es posible establecer claramente una separación temprana de los Cingulata entre estos dos grandes grupos, todavía no es clara la relación de parentesco con los demás grupos, menos diversos y con caracteres intermedios (o en mosaico) entre los gliptodontes y los armadillos; por ende, las relaciones dentro de los Cingulata distan de estar resueltas.

Los registros más tempranos de cingulados son del Paleoceno tardío de Brasil. Allí se encuentran osteodermos que documentan la presencia de un Dasypodidae Astegotheriini, *Riostegotherium yanei* (Scillato-Yané 1976, Oliveira y Berqvist 1998). Además, se han hallado, en los mismos depósitos, restos de postcráneo de Cingulados, especialmente dos astrágalos con caracteres primitivos, que fueron referidos a un dasipódido y a un gliptodonte, aunque esta última asignación es incierta (Cifelli 1983, Berqvist et al. 2004).

La aparente semejanza entre los cinco grandes grupos de cingulados (gliptodóntidos, paleopéltidos, pampatéricos, dasipódidos y peltefílicos) sugiere un estrecho grado de parentesco, sin embargo la evidencia paleontológica indica claramente que estos han tenido historias evolutivas independientes desde, por lo menos, el Eoceno (Scillato-Yané 1986, Flynn y Swisher 1995, Carlini et al. 2005b), al menos 50 millones de años atrás. Estos cinco grandes grupos de Cingulados se han reunido dentro de dos agrupaciones, los Glyptodontoidea y los Dasypodoidea (Simpson 1931, 1945, Hoffstetter 1958, Scillato-Yané 1982, McKenna y Bell 1997, Rose et al. 2005, Croft et al. 2007), aunque no siempre de la misma manera.

Para algunos autores los Dasypodoidea, incluirían a los dasipódidos, peltefílicos y pampatéricos (Simpson 1931, 1945, Hoffstetter 1958, Paula Couto 1979, Scillato-Yané 1982, Edmund 1985); sin embargo, para otros los pampatéricos están más cercanamente relacionados a los Glyptodontidae (McKenna y Bell 1997, Rose et al. 2005, Engelmann 1985) (ver Capítulos 5 y 6). En esta Tesis, en principio, se consideran a los Dasypodoidea incluyendo a los pampatéricos, dasipódidos y peltefílicos, más próximos entre sí que con los

gliptodontes. Sin embargo, los resultados del análisis filogenético que se ha llevado a cabo sugieren otras posibilidades discutidas en el Capítulo 6.

Los Dasypodidae son los Cingulata de mayor distribución cronológica y geográfica, como se ha dicho, sus primeros registros se remontan al Paleoceno tardío de Itaboraí, Brasil (EM Itaboraiense). En el Eoceno temprano (EM Riochiquense), son muy poco conocidos y aparentemente poco diversos, pero a partir del Eoceno medio-tardío se han registrado consistentemente en casi todas las faunas que componen las distintas Edades Mamífero de Sudamérica (Ameghino 1906, Simpson 1948, Scillato-Yané 1980, Carlini et al. 2002a, b, c, Ciancio y Carlini 2008b, Tejedor et al. 2009), e incluso han llegado a colonizar tardíamente (Plioceno medio-tardío) centro y norte América. Los Peltephilidae, en cambio, se conocen con dudas desde el Eoceno temprano (EM Riochiquense, Scillato-Yané 1986) hasta el Mioceno tardío en Argentina (EM Chasiquense) (Scillato-Yané 1977), en Bolivia para el Oligoceno tardío (EM Deseadense) de Salla (Hoffstetter, 1968) y recientemente también han sido dados a conocer para el Norte de Chile (Chucal, Mioceno temprano) (Croft 2007). En cuanto a los Pampatéridos, estos se conocen sin dudas durante el lapso Mioceno medio-Pleistoceno tardío; pero si incluimos a *Machlydotherium* (Eoceno medio, EMs Casamayoreense y Mustersense)<sup>(1)</sup>, considerado por varios autores como un Pampatheridae (Simpson 1931, 1945, Castellanos 1937, Hoffstetter 1958, Scillato-Yané 1982, McKenna y Bell 1997, Croft et al. 2007), el biocrón sería mucho mayor. Durante el Oligoceno no se registran Pampatheridae, sin embargo, se encuentra presente *Eocoleophorus*, un Cingulata de posición incierta, pero probablemente más vinculado a los Pampatheridae (Oliveira et al. 1997).

Uno de los rasgos anatómicos más evidentes de los armadillos es la estructura de la coraza protectora formada por osteodermos a los que se les superponen escamas córneas epidérmicas. Los osteodermos cubren de manera constante el dorso de la cabeza (escudete cefálico), el tronco (coraza dorsal) y envuelven la cola (estuche caudal). Además, ellos también pueden estar presentes en el tegumento del rostro, de la región ventral del tronco y de los

---

<sup>(1)</sup> Bond et al. 1998 mencionan la presencia de *Machlydotherium* en los sedimentos asignados al Deseadense (Oligoceno tardío) de la Formación Fray Bentos en Corrientes. Sin embargo, Carlini et al. (2007), corrigen esta asignación indicando que los restos pertenecen a un Peltephilidae indet.

miembros; sin embargo, en estas áreas no llegan a formar ningún tipo de escudo continuo. Si bien este diseño de la coraza protectora es el mismo que se halla en el otro gran grupo de Cingulata, los gliptodontes, la diferencia más evidente entre ambos se encuentra en la configuración del recubrimiento que forman. La coraza dorsal de los gliptodontes es rígida, aunque en algunos se puede observar una pequeña zona de articulación lateral en los flancos, como por ejemplo en *Propalaeohoplophorinae* (ver Scott 1903-5, Croft 2007), pero sin llegar a formar bandas móviles completas. En los dasipódidos la coraza dorsal posee, generalmente, una amplia zona articular, que se denomina región de bandas móviles. Esta zona tiene una extensión anterior variable, ocupando incluso los dos tercios anteriores de la coraza en las formas más primitivas o quedando restringida a un número menor (y variable) de bandas entre dos escudos fijos (el escapular y el pélvico).

La escasez de restos completos de coraza de *Peltephilidae*, dificulta el conocimiento de la morfología de su “armadura”; sin embargo, por lo que se conoce de los osteodermos se interpreta la presencia de una coraza con una “zona fija” (¿escudo pélvico?) y otra con “zonas móviles” (¿bandas?).

Al intentar reconstruir la historia evolutiva de los *Dasypodoidea* nos encontramos con el inconveniente de que la mayoría de los restos son osteodermos desarticulados, principalmente los del Terciario inferior (Ameghino 1902, Simpson 1948, Scillato-Yané 1982, Ciancio y Carlini 2008b). Sin embargo, cuando es posible comparar osteodermos de regiones homólogas de la coraza, se pone en evidencia su alto valor diagnóstico, y no sólo para los representantes del Terciario temprano (Scillato-Yané, 1980 y 1982; Carlini et al, 2002a, b, c, 2004a, 2005b, 2010, Ciancio et al. 2005, Krmpotic et al. 2009a).

De la mayoría de los linajes básicos de *Xenarthra* se desconoce o discute cuáles fueron o podrían haber sido sus grupos hermanos. La casi constante ausencia de la mayor parte de los grandes grupos de *Xenarthra* en las unidades portadoras de mamíferos del Paleoceno de América del Sur es uno de los más enigmáticos aspectos del estudio de este Superorden (Carlini et al. 1994). No se han registrado aún en el Cretácico y Paleoceno más temprano, son escasos en el Itaboraiense (Paleoceno tardío) y el Riochiquense (Eoceno temprano), son mucho más abundantes a partir del Eoceno (Kay et al. 1999, Carlini et al. 2002a, b, c,

2005b, 2010, Tejedor et al. 2009) y son particularmente variados a partir del Oligoceno (ver Flynn and Swisher 1993, 1995, Kay et al. 1998).

Durante el Eoceno medio (Edad Casamayorensis), los cingulados sufrieron una importante radiación (Carlini et al. 2002a, b, c), incluyendo probablemente en este momento la diferenciación del poco conocido *Machlydotherium*. Durante el Eoceno más tardío, EM Mustersense, los Dasypodidae fueron menos variados que en la EM Casamayorensis, pero en este lapso se registran los primeros Palaeopeltidae y Glyptodontidae, a partir de la poco conocida subfamilia Glyptatelinae (Ameghino, 1902; Scillato-Yané, 1986, Carlini et al. 2005a). En el Oligoceno temprano (EM Tinguiriquense), se mantienen estos mismos linajes, pero se observa una radiación importante de los Eutatini (Dasypodidae, Euphractinae) (Carlini et al. 2004b, 2009, 2010).

A la EM Deseadense *s.l.* corresponde una diversidad y abundancia de Cingulata, mucho mayor que la registrada en lapsos precedentes (Scillato-Yané 1986). En esta Edad ya no se registran formas típicamente eocenas, como los "Utaetini", *Machlydotherium* y los Astegotheriini. En cambio, aparecen otros taxa vinculados a formas pansantacruceñas: Peltephilidae, *Stenotatus*, *Prozaedyus*, *Stegotherium* y Propalaehoplophorinae (Glyptodontidae).

La EM Deseadense *s.l.* marca un lapso significativo en la historia de los mamíferos sudamericanos. En ella culmina la radiación adaptativa de muchos grupos, iniciada en el Paleoceno, y a su vez comienza la cladogénesis de otros taxones, vinculados a los precedentes, y que alcanzan su mayor diversidad durante la EM Santacruceña (Mioceno temprano alto) (Pascual y Odreman Rivas 1971, Scillato-Yané 1977).

Los dasipodoideos del Deseadense son variados y abundantes, destacándose de lo que sucede en unidades mamalíferas más antiguas y, de hecho, se siguen encontrando nuevos taxones (Carlini et al. 2004a). Durante el lapso Deseadense *s.l.* se reconocen taxones registrados desde las EM Casamayorensis y Mustersense, y que hacen su última aparición en el Deseadense, otros taxones exclusivos y propios este lapso, aunque con cierta afinidad con los de la nueva Edad Tinguiriquense (Flynn et al. 2003, Carlini et al. 2009). Por último, se registran otros taxones que hacen su primera aparición en el Deseadense y se conocen hasta la EM Santacruceña, e incluso hasta el

“Mayoense” (Mioceno medio-tardío). Además, hay taxones muy próximos a los registrados en el Colhuehuapense (Mioceno temprano bajo) (Carlini et al. 2004a).

Las condiciones paleoclimáticas de Patagonia durante la Edad Deseadense, parecen haber sido particularmente propicias para la diversificación de los Xenarthra (Scillato-Yané 1986). La notable diversidad reportada probablemente se habría desarrollado en relación a un clima templado-cálido, húmedo-subhúmedo, que habría prevalecido durante la depositación de parte del Deseadense (Bellosi 1995) en las zonas bajas. Según el mismo autor, en la zona de la Cuenca San Jorge y alrededores, se desarrolló una abundante vegetación arbustivo boscosa; sin embargo, en las zonas serranas más altas próximas a la Península Deseado y Protopatagonia el ambiente dominante habría sido un bosque templado frío y húmedo, especialmente hacia la última parte del Deseadense.

Existen varios elementos que hacen pensar que el Deseadense fue un momento muy especial en la radiación de los Dasypodidae. Así, podemos citar: 1) la gran abundancia de Eutatini, de tamaños y tipos estructurales muy variados y únicos, y con un sistema pilífero inferido mucho mayor que el de cualquier otro Dasypodidae conocido, actual o extinto; 2) Euphractini sin vinculación aparente con ninguna de las formas posteriores de la Tribu; 3) ausencia de Astegotheriini, muy abundantes en unidades mamalíferas anteriores; 4) la presencia de especies de Euphractinae próximas a las de la precedente fauna Tinguiririquense; 5) la presencia de una especie de Stegotheriini muy próxima a las colhuehuapenses. Sin embargo, y como veremos más adelante, desde un punto de vista biocronológico, es difícil pensar que todas las faunas que fueron referidas al Deseadense estén representando una única Edad sin, al menos, divisiones en Subedades (ver Capítulos 3 y 4).

Desde una perspectiva geocronológica, hay fuertes indicaciones de que la fauna tipo del Deseadense (La Flecha, Pto. Deseado, Santa Cruz) tenga una edad Ar/Ar cercana a los 23 Ma (dataciones sin publicar, Marshall et al. 1986, Carlini et al. 2005a), en tanto que en la Gran Barranca Sur del Lago Colhué Huapí hay una “fauna deseadeana” (considerada como “Pre-Deseadense” o “Tinguiririquense” por Hitz et al. 2000 y Reguero et al. 2003a) cercana a los 30 Ma (Carlini et al. en prensa, Re et al. en prensa). Esto nos ofrece un lapso de ca.

7 Ma de faunas sucesivas en Sudamérica que son referidas a esta Edad en términos generales (Madden et al. 2003). Por último, tomando en consideración cualquiera de los conjuntos faunísticos provenientes de una misma zona, no se conoce ninguna fauna de dasipódidos que se asemeje en diversidad. Siendo justamente uno de los elementos más importantes que justifican el desarrollo de este estudio, dado que, o estamos ante una sucesión de faunas que distan mucho de poder ser consideradas como una Edad Mamífero, o tenemos la más espectacular diversidad conocida de dasipódidos en una Edad Mamífero.

Los yacimientos asignados a la EM Deseadense en los que se han hallado Dasypodoidea tienen sus principales afloramientos argentinos en las provincias de Santa Cruz y de Chubut; de hecho, su localidad tipo, "La Flecha", está situada en cercanías de Pto. Deseado (Santa Cruz). Además, también se encuentran sedimentos portadores de fauna oligocena en Mendoza -Quebrada Fiera- (Goroño et al. 1979, Bond y Pascual 1983, Scillato-Yané 1988); Río Negro -Rocas Bayas- (Bond et al. 2007a, Hitz et al. 2000); y en Corrientes y Entre Ríos (Álvarez 1978, Herbst y Santa Cruz 1985, Bond et al. 1998, Carlini et al. 2007).

En otros países sudamericanos los principales yacimientos se encuentran en Salla y Lacayani, Bolivia (Hoffstetter 1968, 1971, Carlini y Scillato-Yané 1999); Fray Bentos, Uruguay (Mones y Ubilla 1978, Perea 1993) y Tremembé, Brasil (Oliveira et al. 1997).

De acuerdo a conclusiones a las que se ha llegado en estudios recientes de faunas paleógenas (Carlini et al. 2002a, b, c; 2004a, b; 2005a, b y Ciancio et al. 2005) se está en condiciones de reafirmar la importancia de los Dasypodoidea como herramienta biocronológica, además de ser elementos significativos a la hora de evaluar condiciones paleoambientales (Carlini et al. 2005a, b, 2010).

Por último, habría que, en virtud de lo que se demuestra en la propia Tesis y en las últimas propuestas bioestratigráficas, el término Deseadense en el título de este trabajo de Tesis debería ir entrecomillado y seguido de "s.l." Si bien esta forma de referir el término Deseadense sería más apropiada, se mantuvo el título original de la Tesis, ya que el desarrollo del plan es previo a las conclusiones abordadas en ella y ajustado a lo que en ese momento era utilizado.

## 1.1. HIPÓTESIS

A base de lo expuesto, se generaron las siguientes hipótesis, las cuales se ponen a prueba en esta Tesis:

- a) Los Dasypodoidea de yacimientos asignados al Deseadense son muy diversos y esa diversidad tiene un alto valor desde el punto de vista bioestratigráfico.
- b) Las faunas de los distintos yacimientos asignados al Deseadense no son todas sincrónicas, ni corresponden a las mismas condiciones paleoambientales.

## 1.2. OBJETIVOS

### 1.2.1. Objetivo general

Obtener un conocimiento completo de los Dasipodoidea de Edad Deseadense (Oligoceno) que permitiría una mejor comprensión de la sistemática de las formas precedentes (Paleoceno y Eoceno) y subsiguientes (Neógeno) y postular una biocronología para esa Edad.

### 1.2.2. Objetivos específicos

- 1) Obtener un panorama sistemático lo más completo posible de los Dasypodoidea del Deseadense de América del Sur, reconociendo las principales líneas filéticas (taxones de nivel Familia, Subfamilia y Tribu), así como los géneros y especies que las integran, su caracterización y sus relaciones filogenéticas.
- 2) Desde el punto de vista bioestratigráfico, considerar las faunas de Dasypodoidea de distintos yacimientos asignados genéricamente a la Edad Deseadense dentro del marco geocronológico conocido, y proponer un esquema bioestratigráfico que incluya todas las localidades de esa Edad.
- 3) Inferir los requerimientos paleoecológicos para los dasipodoideos para poder utilizarlos como formas indicadoras de condiciones climático-ambientales.

---

## 2. METODOLOGÍA

*“Ninguna cantidad de experimentación puede probar definitivamente que tengo razón; pero un solo experimento puede probar que estoy equivocado.”*

Albert Einstein

---

El desarrollo de esta tesis siguió las siguientes etapas:

1. Recopilación Bibliográfica y Antecedentes
2. Estudio de los materiales depositados en colecciones:

Nacionales:

- MLP; Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata (La Plata, Prov. de Buenos Aires).
- MACN; Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, CONICET (Capital Federal).
- MUFyCA; Museo Florentino y Carlos Ameghino, Universidad Nacional de Rosario (Rosario, Prov. de Santa Fe).
- CENPAT-CONICET; Laboratorio de Paleontología del Centro Nacional Patagónico, (Puerto Madryn, Prov. del Chubut).
- MMP; Museo Municipal de Ciencias Naturales “Lorenzo Scaglia” (Mar del Plata, Prov. de Buenos Aires).
- Fundación “Miguel Lillo”, Universidad Nacional de Tucumán (San Miguel de Tucumán, Prov. de Tucumán).
- CECOAL-CONICET; Área de Paleontología del Centro de Ecología Aplicada del Litoral, (Corrientes, Prov. de Corrientes).
- MEF; Museo Paleontológico “Edigio Feruglio” (Trelew, Chubut).

Extranjeras:

- AMNH, American Museum of Natural History (New York, E.E. U.U.).
- FC-DPV, Facultad de Ciencias, Depart. Paleont. Vert. (Uruguay)
- FMNH, Field Museum of Natural History (Chicago, E.E. U.U.).
- FLMNH, Florida Museum of Natural History (Florida, E.E. U.U.).
- ACM, Amherst College Museum (Massachusetts, E.E. U.U.).

- MNHN, Museo Nacional de Historia Natural de La Paz (La Paz, Bolivia).
- MNHN, Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo (Montevideo, Uruguay).
- MNRJ, Museu Nacional do Rio de Janeiro (Rio de Janeiro, Brasil).
- Colección de Vertebrados Fósiles, Facultad de Ciencias, Universidad de la República (Montevideo, Uruguay).
- YPM PU, Yale Peabody Museum of Natural History (New Haven, E.E. U.U.).
- SGOPV, Paleontología de Vertebrados, Museo Nacional de Historia Natural, Santiago (Chile).

### 3. Viajes de Campo.

En el marco del desarrollo de esta Tesis, se han realizado campañas paleontológicas a diferentes sitios de la Argentina, y en todos ellos se ha recuperado nuevos materiales. Además, en los viajes se ha prospectado en busca de nuevos sitios:

- Viaje a distintos sitios del Paleógeno del centro de Chubut, desde 23/2 a 15/3 de 2005. Co-financiado por la DUKE University (Carolina del Norte, E.E. U.U.), PICT-R 074 G3 y por PIP2585.
- Viaje a distintos sitios del Paleógeno del centro del Chubut, desde 1/12 a 15/12 de 2005. Financiado por PICT-R 074 G3 y PIP2585.
- Viaje de campaña a distintos sitios del Paleógeno de Santa Cruz y Chubut, desde 12/2 a 2/3 de 2007. Financiado por PICT-R 074 G3 y PIP2585.
- Viaje a Corrientes con el objetivo de prospectar los afloramientos oligocenos correspondientes a la Fm. Fray Bentos, desde el 18 a 28 de Julio de 2007. Financiado por PICTO 164.
- Viaje a distintos sitios del Paleógeno de Chubut desde 15/1 a 2/2 de 2008. Financiado por PICT 1860.

### 4. Estudios anatómicos y paleohistológicos de los ejemplares de estudio y ejemplares de referencia, actuales y fósiles.

Parte de los resultados se encuentran desarrollados en las siguientes contribuciones:

- Krmpotic, C.M., Ciancio, M.R., Barbeito, C., Mario, R.C. and Carlini, A.A. 2009. *Osteoderm morphology in recent and fossil euphractine xenarthrans*. Acta Zoologica (Stockholm) 90 (4): 339-351.
  - Ciancio, M.R., Krmpotic, C.M. Carlini, A.A. y Barbeito, C. 2007. *Morfología interna de los osteodermos de Dasypodinae y Euphractinae (Xenarthra, Dasypodidae)*. III Congreso de Mastozoología en Bolivia, Santa Cruz de La Sierra, Bolivia. 29 y 30 de Octubre de 2007. Resúmenes: p. 50.
  - Ciancio, M.R. y Carlini, A.A. 2007. *Morfología del sistema pilífero en Eutatinos (Xenarthra, Dasypodidae) del Oligoceno de Patagonia (Argentina)*. III Congreso de Mastozoología en Bolivia, Santa Cruz de La Sierra, Bolivia. 29 y 30 de Octubre de 2007. Resúmenes: p. 49-50.
  - Ciancio, M.R. y Krmpotic, C.M. 2006. *La paleohistología y su utilidad en el estudio de los Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra)*. II Jornadas de Jóvenes Investigadores, Fac. de Cs. Naturales y Museo, UNLP. Resúmenes en CD. La Plata, Octubre de 2006.
5. Revisión Sistemática. Búsqueda e identificación de materiales Tipo.
6. Contrastación y comprensión de los esquemas filogenéticos previos.
7. Selección de caracteres para nuevos análisis filogenéticos y desarrollo del análisis filogenético.
- La realización de estudios anatómicos y paleohistológicos de los ejemplares de estudio y ejemplares de referencia, actuales y fósiles permitió identificar nuevos caracteres a tener en cuenta para el análisis filogenético. Ver contribuciones en el punto 4 y además:
- a. Carlini, A.A., Ciancio, M.R. y Chimento N.R. 2008. *Neoglyptatelus (Mammalia, Cingulata), caracteres y latitudes, en una discusión de afinidades*. III Congreso Latinoamericano de Paleontología de

- Vertebrados, Neuquén, Argentina. Del 22 al 25 de Septiembre de 2008. Resúmenes: p.49.
- b. Ciancio, M.R. y Carlini, A.A. 2008. *Cambios en el patrón morfológico de los osteodermos de Dasypodidae (Xenarthra, Mammalia)*. III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Neuquén, Argentina. Del 22 al 25 de Septiembre de 2008. Resúmenes: p.58.
- c. Ciancio, M.R., Carlini, A.A. y Scillato-Yané, G.J. 2008. *Un Armadillo del Oligoceno de Salla (Bolivia) con un conjunto de caracteres peculiar*. III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Neuquén, Argentina. Del 22 al 25 de Septiembre de 2008. Resúmenes: p.59.
8. Caracterización de la fauna de Dasypodoidea presente en cada una de las localidades estudiadas. Correlación entre las distintas localidades y análisis biogeográfico.
9. Interpretación y contrastación de los resultados.

## 2.1. NOMENCLATURA PARA LA DESCRIPCIÓN DE LOS OSTEODERMOS

Los osteodermos aislados son los elementos más frecuentemente preservados en el registro fósil de los Cingulata, y sobre su morfología externa, así como sobre la disposición de las distintas secciones de la coraza, se han construido la mayoría de los esquemas sistemáticos del grupo; aunque no siempre bajo la misma terminología. Es por ello que resulta necesaria una unificación de la nomenclatura aplicada a la descripción de las corazas y los osteodermos que la componen. Además, para evitar la sobreestimación de taxones debida a variación morfológica intraespecífica, se definen las variaciones observadas en los osteodermos según su ubicación dentro de la coraza. Siempre debe remarcarse que el valor diagnóstico de los osteodermos está subordinado a que las comparaciones entre

distintos individuos se efectúen entre regiones homólogas de la coraza (especialmente se consideran las especies actuales para las observaciones).

El “caparazón” dorsal de los Dasypodoidea comprende: un escudo cefálico, una coraza dorsal y un estuche caudal. A su vez, la coraza dorsal se subdivide en un escudo escapular (anterior), una zona de bandas móviles (intermedia) y por último un escudo pélvico (posterior) (Figura 2.1). En algunos casos es común observar unas pocas (2-3) de bandas bucales móviles ubicadas anteriormente, entre el escudo cefálico y la coraza dorsal.

La presencia de escudo escapular no es constante dentro de los Dasypodoidea. Los taxones primitivos no poseen este escudo, y según se observa en muchos restos, este escudo comienza a desarrollarse en los flancos a nivel de la porción anterior de las bandas móviles. En este caso, Scillato-Yané (1975) lo denomina pseudo-escudo escapular (ver Capítulo 6, carácter 2), con dos partes una a cada lado, en tanto que la región central de la coraza está conformada por bandas móviles. Finalmente, en formas más modernas este escudo está totalmente conformado por hileras completas de osteodermos fijos que se extienden de lado a lado en la coraza.

En la coraza dorsal encontramos dos tipos principales de osteodermos, los fijos que componen ambos escudos (escapular y pélvico) y los móviles que, en hileras transversales, conforman las bandas móviles. La primera hilera del escudo pélvico y la última del escapular, poseen un tipo peculiar del osteodermo, que se denomina semimóvil. Los osteodermos semimóviles interpuestos entre el escudo escapular y las bandas móviles poseen en la porción anterior del osteodermo una morfología equivalente a los osteodermos fijos del escudo escapular, pero su mitad posterior tiene una morfología equivalente a la de las bandas móviles, dado que esta porción tiene que solaparse con la porción anterior de los osteodermos móviles. Los osteodermos semimóviles posteriores (intercalados entre bandas móviles y escudo pélvico) tienen las mismas modificaciones pero a la inversa. De esta manera, en su porción anterior estos osteodermos poseen una tecla que articula con la porción posterior de los osteodermos de la última banda móvil (Figura 2.2).

En la descripción de la morfología general de osteodermos, diferentes investigadores han utilizado diferentes términos para indicar estructuras

específicas. Estos términos tienden a mejorar la nomenclatura, pero igualmente pueden generar confusiones. Aquí se presenta un resumen de la terminología utilizada en esta Tesis, y el equivalente utilizado por otros autores.

### 2.1.1. Morfología externa de los osteodermos

Se prefiere la utilizar el término osteodermo, para denominar a las pequeñas osificaciones dérmicas que se ubican en la dermis y que pueden conformar la coraza o ubicarse de manera aislada; en lugar de placa, *scute* u osículo como lo han referido otros autores.

Las superficies de los osteodermos se denominan, externa e interna [= *superficial and deep surfaces of the osteoderm* (Hill 2006)], la superficie externa también ha sido denominada como superficie expuesta (e.g. Ameghino 1902a)]. Además, se encuentran las superficies laterales, anterior y posterior, denominadas como *sutures* (Simpson 1948), bordes (Ameghino 1902a), *articulation surfaces* (Vickaryous y Hall 2006).

La superficie de los osteodermos, en vista macroscópica puede ser lisa o rugosa, y con ayuda de una lupa se observa que la superficie se encuentra perforada por pequeños orificios y recorrida por surcos. Estas estructuras corresponden a la salida de vasos y nervios, y a su recorrido por debajo del epitelio formador de las escamas córneas.

Sobre la superficie externa de los osteodermos se puede reconocer una ornamentación, dada por la presencia de figuras y los surcos que las delimitan. Estas figuras se corresponden aproximadamente con el patrón de ubicación de las escamas córneas que cubren a los osteodermos, tal como se aprecia en los armadillos vivientes.

Las figuras (*scale areas* según Simpson 1948) se diferencian en figura principal (figura central, Ameghino 1902a), que es la figura de mayor tamaño y ocupa una posición medial centro-posterior o central; generalmente se encuentra rodeada por otras figuras de menor tamaño, las figuras periféricas. Las figuras periféricas se nombran de acuerdo a sus posiciones respecto de la figura principal (anteriores, posteriores, laterales) (Figura 2.3). Además, suele haber figuras más pequeñas que no entran en contacto con la figura principal, son las figuritas accesorias, que también tienen posiciones variables.

Además de las figuras, sobre la superficie externa pueden observarse forámenes bastante conspicuos. Estos forámenes han sido denominados como *central perforations* (Simpson 1948), *pits for hair follicle* (Hill 2006) o forámenes glandulares (Lydekker 1894) pero aquí se van a referir como forámenes de la superficie externa. Estos forámenes están relacionados a glándulas sebáceas y sudoríparas, y pueden o no contener folículos pilosos (Hill 2006 y Krmpotic et al. 2009a).

Los osteodermos móviles se pueden dividir claramente en dos porciones. Anteriormente existe una porción elevada, que no se encuentra esculpida, denominada porción anterior o tecla (*base*, Holmes y Simpson 1931; *tecla*, Scillato-Yané 1982, y *anterior region* Hill 2006), y ocupa aproximadamente todo el tercio/cuarto proximal del osteodermo (Figura 2.3). Esta zona se encuentra siempre por debajo de la parte posterior de la hilera de osteodermos que le antecede. La porción posterior del osteodermo (*posterior region*, Hill 2006 y *tongue*, Holmes y Simpson 1931), los dos tercios a tres cuartos siguientes, poseen sobre su cara externa una ornamentación al igual que los osteodermos fijos (*i.e.* una figura principal, figuras periféricas). Entre la parte posterior del osteodermo y la tecla existe una depresión transversal, que separa ambas porciones, esta puede estar bien definida por un resalto pronunciado o bien puede ser superficial. Además, esta zona puede ser lisa o tener estriaciones que le dan un aspecto rugoso. Esta depresión transversal se denomina zona de transición.

La superficie interna de los osteodermos fijos y móviles, presenta una superficie lisa con la presencia de perforaciones. Estas perforaciones se corresponden con el ingreso de haces neurovasculares hacia el interior del osteodermo. Por ello, se las denomina perforaciones neurovasculares.

Las perforaciones presentes sobre los márgenes de los osteodermos (generalmente sobre el posterior) se denominan forámenes pilíferos (*periferal follicles*, Simpson 1948). Esta denominación es correcta porque según se ha identificado en cortes histológicos y paleohistológicos, estos forámenes se comunican con un conducto interno que alberga los forámenes pilíferos (ver Ciancio y Carlini 2007 y Krmpotic et al. 2009a; Figura 2.4). En general para referirse a la morfología del conjunto de estos forámenes se hace referencia a la morfología del sistema pilífero.

### 2.1.2. Paleohistología y morfología interna de los osteodermos

La paleohistología es una rama de la paleontología que estudia la estructura microscópica de los huesos fósiles (Chinsamy y Raath 1992). Existen diferencias entre la paleohistología clásica y la que se ha desarrollado aquí. Las técnicas desarrolladas para paleohistología no se han utilizado sólo para observar la microestructura del hueso fosilizado, sino que se ha estudiado la morfología interior del osteodermo como un sistema, formado por cavidades con diferentes formas y la configuración del tejido óseo que las delimitan. La morfología de las cavidades ha servido para interpretar el tipo de tejido que pudo haber estado alojando. El punto de partida de este estudio ha sido el análisis de la histología de los osteodermos actuales de diferentes especies de Dasypodidae, propios y de otros investigadores (Fernandez 1922, 1931, Cooper 1930, Hill 2006, Vickaryous y Hill 2006, Krmpotic et al. 2005, 2009a y b). Según los resultados obtenidos en esos estudios histológicos de especies actuales, se han podido homologar e identificar algunas de esas estructuras observadas en los osteodermos fósiles, como por ejemplo: los conductos y forámenes por los cuales emergen los pelos, las cavidades que alojan glándulas, o las que alojan tejido adiposo (Figura 2.4).

El análisis comparativo de estas secciones en las distintas especies nos provee una herramienta más, tanto para los estudios en la sistemática y filogenia, como para las inferencias paleoecológicas (Krmpotic et al. 2005, 2009a, Ciancio et al. 2007, Ciancio y Carlini 2007, Carlini et al. 2008).

## 2.2. VARIACIÓN DE LOS OSTEODERMOS DENTRO DE LA CORAZA

La mayoría de los restos de Dasypodoidea del Paleógeno consisten casi exclusivamente en osteodermos aislados. Si bien estos restos componen solo una parte del animal, sus características morfológicas son altamente diagnósticas, tal es así que su morfología externa ha sido la base de la mayoría de los esquemas sistemáticos del grupo (e.g. Ameghino 1897, 1902a, b, Simpson 1948, Scillato-Yané 1982, Vizcaíno 1994, Carlini y Scillato-Yané 1996, Carlini et al. 1997, Carlini et al. 2002a, b, c, 2004a, 2005a, b, 2009, 2010, Krmpotic et al. 2005, , Ciancio et al. 2005).

Si bien la mayoría de los restos de Dasypodoidea deseadenses consisten en osteoderms aislados, en algunos casos se cuenta con porciones de coraza o restos asociados, pero no articulados. Estos restos, junto a otros de especímenes de otras edades compuestos por porciones de corazas o grupos de osteoderms asociados (e.g. SGOPV 3122, SGOPV 2841, MLP 61-VIII-3-272, MLP 61-VIII-3-271, MLP 61-VIII-3-273, AMNH 28668, AMNH 29036, FMNH P13199, FMNH P12069, entre otros), han permitido evaluar su variación dentro de la coraza y establecer en qué posición habrían estado. De este modo, cada especie reconocida como válida, abarca un amplio rango de variaciones morfológicas. Además, las variaciones intraespecíficas observadas en corazas de especies vivientes (e.g. *Chaetophractus villosus*, *Zaedyus pichiy*, *Dasypus hybridus*, *D. novemcinctus*) también han sido consideradas, como otra fuente empírica a tener en cuenta al definir los límites de las especies.

En la descripción de los osteoderms se tomaron en cuenta aquellos que se habrían ubicado en el tercio central del escudo pélvico y de las bandas móviles (dado que son las porciones más “conservadoras” de la coraza), a fin de poder comparar osteoderms de regiones homólogas en los distintos taxones. Por otro lado, no se tienen en cuenta los osteoderms del escudo escapular, dado que este escudo está ausente o muy poco desarrollado en las formas más primitivas.

**Escudo pélvico.** En la zona central los osteoderms son simétricos. Hacia los laterales de la coraza los osteoderms tienden a comprimirse lateralmente haciéndose más delgados, además las figuras y los forámenes del borde posterior pierden su simetría y tienden a dirigirse hacia el lado marginal de la coraza (Figuras 2.5 y 2.6). De este modo, es posible que el máximo de figuras periféricas (e. g. tres figuras anteriores y dos laterales anteriores) se reduzca al mínimo (una anterior y dos periféricas). Hacia el borde posterior de la coraza los osteoderms tienden a acortarse (Figuras 2.5 y 2.6). Esto conlleva a un cambio en la distribución de las figuras, la figura central se acorta y se reduce el número de figuras laterales.

Los forámenes pilíferos que se encuentran en el borde posterior de los osteoderms también se modifican de acuerdo a la ubicación de los osteoderms. En los osteoderms que se encuentran hacia los márgenes de la coraza los forámenes tienden a agruparse hacia el ángulo postero-externo del osteodermo

dirigiéndose hacia el margen y reduciéndose en número y tamaño (principalmente en aquellos que el sistema pilífero se encuentra muy desarrollado).

**Bandas móviles.** Las variaciones que se registran desde la zona medial de las bandas móviles hacia los márgenes laterales son equivalentes a las que se observan en el escudo pélvico. Las variaciones en sentido antero-posterior no llevan a un acortamiento de los osteodermos (Figuras 2.5 y 2.6). En los dasipódidos que no desarrollan escudo escapular, los osteodermos móviles anteriores son más pequeños (más cortos y angostos) y los que se ubican más posteriormente se hacen más largos y anchos (Figura 2.6). En cambio en los que tienen escudo escapular desarrollado, los osteodermos no tienen variaciones importantes en sentido antero-posterior.

Las modificaciones en el sistema pilífero son equivalentes a las descritas en el escudo pélvico.

---

## 3. EDAD MAMÍFERO DESEADENSE

*“La fauna mamalógica de la formación del Pyrotherium es una de las más interesantes y su conocimiento está destinado a aclarar muchos misterios biológicos concernientes al origen de los distintos grupos de la clase de los mamíferos.”*

Florentino Ameghino

---

### 3.1. ANTECEDENTES

#### “COUCHES A *PYROTHERIUM*”

Antonio Romero (El Capitán del Ejército Argentino) en el año 1885 le regala a Florentino Ameghino restos fósiles provenientes de la provincia de Neuquén, de entre los cuales llamo la atención de Ameghino, un fragmento de defensa y un molar de gran tamaño. Junto con estas piezas también había restos que el propio Ameghino clasificó como de dinosaurios (Ameghino, 1894a). A base de estos restos, Ameghino destaca lo siguiente: “... *tous ces débris provenaient de la partie supérieure de la formation Crétacée, ou peut-être d’une formation de transition entre l’Eocène inférieur et le Crétacée supérieur.*” (1894a: 603). Ameghino describe el molar y la defensa, y lo nomina *Pyrotherium romeroi* (Ameghino 1888). Ese mismo año, en su segundo viaje a Patagonia, Carlos Ameghino encuentra en Chubut un yacimiento que contenía *Pyrotherium*, junto con otros restos, además de observar la presencia próxima de sedimentos arenosos rojizos con fósiles de dinosaurios y madera silicificada, de los cuales no extrajo restos (Ameghino, 1984a).

Florentino Ameghino, en 1889, nuevamente recibe de Neuquén más restos de *Pyrotherium* y otros mamíferos fósiles y huesos de dinosaurios asignando los sedimentos portadores al Paleoceno (Larámico de América del Norte) (Ameghino 1889).

En su tercer viaje a Patagonia (Noviembre de 1889 a Mayo de 1890, Chubut y Santa Cruz), Carlos Ameghino halla en la cabecera del Río Deseado otro yacimiento con la misma fauna. Si bien no pudo traer todos los materiales allí recolectados, unos pocos fueron suficientes para notar la presencia de

*Pyrotherium*. A partir del cuarto (1890-1891) y quinto viaje (1891-1892) de Carlos a Patagonia, Florentino comienza a evaluar la presencia de una nueva formación con fauna casi completamente desconocida. Con motivo de comprobar estas sospechas, Carlos emprende su séptimo viaje a Patagonia (Octubre 1893 a Julio de 1894) para explorar las capas que estaban caracterizadas por la presencia de *Pyrotherium* con el fin de reconocer su extensión y definir su edad (Ameghino, 1894a).

En su séptima expedición, Carlos Ameghino, descubre nuevos yacimientos con mamíferos al norte de Santa Cruz, en la zona del Río Deseado cerca del Puerto que lleva el mismo nombre (yacimiento conocido como “La Flecha”) y en el Golfo San Jorge. Allí descubre que la fauna con *Pyrotherium* era más antigua que la Santacrucense, y estaba situada por debajo de la Formación Marina Patagónica. Florentino Ameghino (1894) describió esta fauna fósil y llamó “Couches a *Pyrotherium*” o capas con *Pyrotherium* a los sedimentos portadores y los definió geológicamente como depósitos de origen lacustre o fluvial incrustados en la parte superior de la “formation Cretacée” y les asignó una antigüedad Cretácico superior (equivalente al Larámico de América del Norte). De esta manera, Ameghino sostiene que la fauna caracterizada por el *Pyrotherium* es la fauna mastozoológica más antigua que se conoce en ese momento en Sudamérica y contiene los géneros antecesores de la fauna que se desarrolló durante la Edad Santacrucense y otros taxones que alcanzaron grandes tamaños, pero que se extinguieron (Ameghino 1894).

Florentino Ameghino en 1897 nuevamente describe materiales recogidos entre los años 1893-1896 por Carlos Ameghino en los yacimientos fosilíferos cretáceos (*sensu* Ameghino) de Patagonia (desde el Río Chubut hasta el Río Gallegos y desde las costas del Atlántico hasta la base de los Andes). En esta contribución sitúa estratigráficamente a las capas con *Pyrotherium* y señala que: “*Tout porte donc à croire que les couches argileuses à Pyrotherium ne constituent pas un étage indépendant des grès rouges à Dinosaurens, sinon tout simplement des couches intercalées entre ces mêmes grès rouges...les couches à Pyrotherium se trouvent à la partie inférieure de la formation Guaranienne, reposant directement en stratification concordante sur la formation des Grès bigarrés...*” (Ameghino 1897: 409). A base de ello, Ameghino propone que los

mamíferos del “Pyroteriense” vivieron en la misma época geológica que los dinosaurios, por lo tanto, durante la parte más alta del Cretácico.

La última contribución de Florentino Ameghino al conocimiento de la “fauna Pyrotheriense” fue realizada en 1902, y en ella da a conocer una gran cantidad de restos fósiles. Esta gran cantidad compone la base del conocimiento de las faunas pre-santacrucenses, representadas por tres faunas principales (de la más antigua a la más moderna): Notostylopense (Couches à *Notostylops*), Astraponotense (Couches à *Astraponotus*) y Pyrotheriense (Couches à *Pyrotherium*). Ese mismo año, en otra contribución Ameghino (1902b) da a conocer una nueva fauna posterior al Pyrotheriense y previa al Santacrucense, el Colpodonense (Couches à *Colpodon*), completando así el esquema de faunas pre-santacrucenses.

#### “ETAGE DU DESEADO”

En 1898, André Tournouër, por interés del Museo de Paris, fue enviado por Albert Gaudry a Patagonia a visitar los yacimientos descubiertos por Carlos Ameghino. Tournouër (guiado por Carlos Ameghino), realizó una serie de expediciones a Patagonia donde colectó fósiles y los envió a Paris, para ser estudiados por Gaudry. Uno de los yacimientos explotados por Tournouër fue “La Flecha”, denominado por él como Deseado (*Gisement du Deseado*), justamente localizado en cercanías del Río Deseado, de donde colectó varios restos fósiles.

A partir de los reportes de Tournouër (1903) y de los fósiles colectados por él, Gaudry (1906) propone una nueva nomenclatura para referirse a las distintas faunas reconocidas por Ameghino. De este modo, utiliza la denominación “*Étage du Deseado*” para referirse a las “Capas con *Pyrotherium*” de Ameghino. Sin embargo, el Piso Deseado de Gaudry, no es estrictamente equivalente al Pyrotheriense de Ameghino, ya que según menciona Gaudry: “*Le riche gisement du Coli-Huapi, exploité par M. Carlos Ameghino et ensuite par M. Tournouër, a fourni des formes semblables à celles du Deseado... Provisoirement, je crois pouvoir réunir les assises du Coli-Huapi avec celles du Deseado dans un même gran étage.*” (1906:112). Esto, en contra de lo que pensaban Ameghino (1906) y Tournouër (1903). Además, Gaudry considera que el Piso Deseado pertenece al Eoceno superior.

#### “DESEADO FORMATION”

El siguiente aporte al conocimiento de las faunas deseadenses fue realizado por Loomis, quien en 1911 realiza una expedición (Amherst College Expedition) a la Provincia de Chubut, a una localidad situada a unos 5 km al este de Río Chico donde colecta una gran cantidad de fósiles (este yacimiento hoy se conoce como “Cabeza Blanca”) (Loomis 1914).

Loomis propone llamar al “Pyrotheréen” de Ameghino como “Formación Deseado”. En cuanto a la ubicación temporal, Loomis interpreta que la transgresión marina “Patagoniana” se produce inmediatamente después del Deseadense. A base de ello y siguiendo la propuesta de Ortmann (1902), quien asume al Patagoniano como Mioceno temprano, Loomis establece que el Deseadense pertenece al Oligoceno.

Algunos años más tarde, entre los años 1922-1924, los niveles referidos al Deseadense fueron objeto de las expediciones de E. S. Riggs, líder de las “Marshall Field Expeditions”. Durante estas campañas, se colectaron varios fósiles de “La Flecha” y de otras localidades deseadenses, “Pico Truncado”, “Gran Barranca” y “Cabeza Blanca” (Patterson y Marshall 1978). Muchos de estos fósiles han sido estudiados por Bryan Patterson, quien contribuyó en gran medida al conocimiento de la fauna deseadense (e. g. Patterson 1934, 1935, 1940).

Entre los años 1930-1934, el American Museum of Natural History (New York) envía una serie de expediciones a Sudamérica con el objetivo de colectar y estudiar los mamíferos fósiles del Terciario temprano, con énfasis en aquéllos pre-deseadenses. Estas expediciones fueron financiadas por H. S. Scarrit, motivo por el cual, se conocieron como “The Scarrit Expeditions”. Estuvieron lideradas por G. G. Simpson, secundado por C. S. Williams, y además ha sido muy importante la participación de Justino Hernández, como apoyo local (Simpson 1934), ya que él había colaborado con los hermanos Ameghino.

Durante las expediciones de Simpson a Patagonia, se colecta fauna de la región sur del Lago Colhué-Huapí, y de varios lugares al norte del Río Chico del Chubut, como “Cañadon Vaca”, “Cañadon Hondo” y “Cabeza Blanca” (Simpson 1934). Durante la segunda expedición (1933-1934), encontraron una nueva

localidad Deseadense, en el área conocida como Rinconada de los López, esta localidad fue nominada como “Scarrit Pocket” (en honor a H. S. Scarrit).

A partir de la información geológica registrada en las expediciones, así como aquella obtenida a partir de la fauna recolectada, Simpson ha publicado numerosos trabajos acerca de los mamíferos fósiles del Terciario inferior de Patagonia (e. g. Simpson 1940, 1948, 1967). Los trabajos de Simpson han ordenado y compendiado la información disponible desde las primeras contribuciones de Ameghino, perfeccionando su marco geológico, temporal y faunístico para la comprensión del Paleógeno de Sudamérica.

#### “EDAD MAMÍFERO DESEADENSE”

Los restos de mamíferos fósiles son muy abundantes en los sedimentos continentales del Cenozoico de Sudamérica, se registran desde el Jurásico medio-tardío (Rauhut et al. 2002) y a partir de entonces durante todo el Cenozoico (Pascual et al. 1996 y bibliografía allí citada). Este amplio registro nos ofrece una gran información acerca de los patrones de distribución temporal y geográfica, lo que nos permite reconocer eventos biológicos y geológicos a lo largo del Cenozoico sudamericano (Patterson y Pascual 1968a, Pascual y Odreman Rivas 1971, Marshall et al. 1983, Pascual y Ortiz-Jaureguizar 1990, Ortiz-Jaureguizar y Cladera 2006, Pascual 2006)

El reconocimiento de diferentes faunas mamalíferas que se sucedían unas a otras durante la historia del Cenozoico en Sudamérica ya había sido propuesto por Ameghino (1906), mediante un esquema básico que sirvió como base para la biocronología que hoy utilizamos. Sin embargo, desde los trabajos de Ameghino en adelante se han generado varias confusiones, debido a que se utilizaba la misma nomenclatura para denominar rocas, tiempo y unidades faunísticas. Simpson (1940) ordenó y sintetizó toda esta información, proponiendo una nueva nomenclatura para el Cenozoico sudamericano.

Basado en las faunas mamalíferas propuestas por Ameghino y en la síntesis de Simpson, Pascual et al. (1965, 1966) y Pascual y Odreman-Rivas (1971) proponen una secuencia faunística para Argentina, introduciendo el concepto de Edad Mamífero propuesto por Savage (1962) para Norteamérica

(Norte American Land Mammals Ages, NALMAs). De este modo se establecen las Edades Mamífero Sudamericanas.

El concepto de Edades Mamífero (Land Mammal Ages) fue acuñado por Wood et al. (1941), en lo que él llamó “Provincial Ages”, al establecer secuencias cronológicas sobre la base de la fauna de mamíferos de los sedimentos portadores. El concepto de EM está basado en la asociación de taxones que convivieron durante un lapso restringido del tiempo geológico. Estas “Edades” fueron establecidas sobre la base de una vasta comprensión acerca de los grados evolutivos, además de los tiempos de primera o última aparición de taxones en el registro fósil y los cambios de las asociaciones faunísticas a través del tiempo (Pascual et al. 1996, Ortiz-Jaureguizar 1996). Ameghino (1906), implícitamente, ya tenía en cuenta esto para discriminar sus diferentes faunas: “...*le véritable chronomètre invariable, qui se prête à des conclusions générales toujours d'égal valeur et comparables les unes aux autres, sans en excepter celles des régions les plus éloignées, est celui que juge l'âge des formations selon le degré de l'évolution de la faune.*” (1906:30).

Las EM no están reconocidas por los códigos estratigráficos, y además poseen varias limitaciones (ver Cione y Tonni 1995). Sin embargo, no dejan de ser una herramienta útil a la hora de establecer correlaciones entre las distintas faunas de mamíferos, al menos para el Terciario.

### 3.2. LA EDAD DEL DESEADENSE

#### 3.2.1. Bioestratigrafía

Las primeras escalas geológicas para el sur de Sudamérica fueron desarrolladas a partir de la segunda mitad del S.XIX por d'Orbigny, Darwin, Bravard y Doering. A partir de estos primeros esquemas, Ameghino, siguiendo las ideas reinantes entre muchos paleontólogos y geólogos europeos, propuso una escala temporal basada en las unidades marinas y terrestres de Argentina (Cione y Tonni 1995).

En lo que concierne a Patagonia, los primeros aportes a la geología y paleontología fueron hechos por Moreno principalmente en las regiones costeras. A partir de la información recogida por Moreno, comienzan las fructíferas

campañas de Carlos Ameghino, aportando no solo gran cantidad de fósiles, sino también mucha información geológica. Florentino Ameghino, describe los fósiles traídos por Carlos y recopila toda la información geológica para proponer una escala biocronológica que represente la sucesión de faunas en un contexto temporal.

De acuerdo a lo expuesto hasta aquí, Ameghino fue el primero en establecer lo que hoy conocemos como fauna deseadense. De acuerdo a lo propuesto por Ameghino en un primer momento (1894a), el *Pyrotherén* (=Deseadense), correspondía a una fauna pre-santacruzense, que se habría depositado previamente a la ingresión marina “Patagoniana” y era la fauna de mamíferos más antigua conocida.

Sin embargo, Carlos Ameghino, en su décima expedición (1898-1899), reconoce que hay una fauna más vieja que la *Pyroteriense* (= Deseadense) a la cual corresponden parte de los fósiles colectados en 1895-1896 (publicado en 1897 por su hermano Florentino), a la cual, este último denomina *Notostylopense* (= Casamayoreense). Incluso en 1899-1900 se da cuenta que en realidad hay dos faunas *pre-pyroterienses*, la ya mencionada *Notostylopense*, y otra posterior a ésta y previa al *Pyroteriense*, a la cual Florentino Ameghino llamó *Astraponotense* (= Mustersense) (ver Ameghino 1906).

En 1902, Ameghino, describe una nueva fauna que estaba presente en sedimentos de varios puntos en el interior del Chubut que se corresponden a la parte inferior de la Formación Patagónica marina de la costa, o sea que son sincrónicos con el Juliense, el piso marino más bajo del Patagoniense (sic Ameghino 1902b). Ameghino denomina a estos depósitos como “Couches à *Colpodon*”, la fauna *Colpodonense* (=Colhuehuapense), los cuales representan, según cree él, la base del Terciario y son posteriores al *Pyroteriense*. Además, según este autor, las diferencias entre ambas faunas son bastante grandes e indican que debe haber una fauna de transición entre ellas, aún no descubierta (sic Ameghino 1902b). De esta manera, queda definida la secuencia de faunas pre-santacruzenses dada por cuatro faunas sucesivas, las cuales se mantienen vigentes (con algunos cambios) hasta hoy: *Notostylopense* (= Casamayoreense), *Astraponotense* (= Mustersense), *Pyrotheriense* (= Deseadense) y *Colpodonense* (=Colhuehuapense) (Figura 3.1).

Pascual y Ortiz-Jaureguizar (1990) y Pascual et al. (1996) establecen una nueva nomenclatura para formalizar el uso de las Edades Mamífero en Sudamérica, a partir de la propuesta de Ortiz-Jaureguizar (1986), quien propone la distinción de “eventos faunísticos” y “episodios faunísticos” basados en la correlación entre los procesos físicos y biológicos durante el desarrollo de la fauna de mamíferos sudamericanos a lo largo del Cenozoico. Esta nueva escala biocronológica, esta basada en los cambios que se observan en las comunidades de mamíferos, en respuesta a las diferentes variables climático-ambientales que las afectan. De esta manera, se definieron diferentes unidades faunísticas (edades mamífero) ordenadas en grupos subordinados reconocidos como “ciclos faunísticos” (megaciclos, superciclos, ciclos, subciclos). Dentro de este contexto, la EM Deseadense quedó definida dentro del Subciclo Deseadense; a su vez, este subciclo junto al subciclo Pansantacruciano (EM Colhuehuapense + EM Santacruicense) se incluyen dentro del Ciclo Patagoniano. Este ciclo ha sido caracterizado por los primeros registros de Primates (Platyrrhini) y Roedores (Caviomorpha) en Sudamérica, la presencia de los primeros “ungulados nativos” hipsodontes y la presencia de una mezcla de ambientes boscosos y sabanas (Pascual 2006).

La EM Deseadense clásicamente ha sido situada entre la EM Mustersense y la EM Colhuehuapense, separada de estas edades por sendos hiatos. Los sedimentos portadores de esta fauna, en Argentina, corresponden a las “Tobas del Eógeno” (Simpson 1940) o “Tobas de Sarmiento” (Feruglio 1949), estos sedimentos están incluidos en lo hoy se conoce como Formación Sarmiento (Lesta et al. 1980).

La Formación Sarmiento tiene una importante extensión geográfica y temporal, se conoce desde el centro-este de la provincia de Chubut hasta el norte de la provincia de Santa Cruz y abarca desde el Eoceno hasta el Mioceno temprano (Mazzoni 1985, Feruglio 1938, 1949). Un rasgo fundamental de la Fm. Sarmiento es la constancia de los caracteres litológicos. Los depósitos tienen fundamentalmente un carácter piroclástico de grano fino. Estos depósitos indican eventos volcánicos explosivos de extensión regional (Mazzoni 1985). Las tobas de Sarmiento, se relacionan con un proceso de dispersión eólico, provenientes de

centros eruptivos lejanos ubicados al oeste y noroeste (Feruglio 1949, Mazzoni 1985, Legarreta y Uliana 1994).

La Formación Sarmiento se depositó por encima de la Formación Río Chico y esta delimitada en su parte superior por la depositación de los sedimentos marinos correspondientes a la ingresión marina Superpatagónica (Legarreta y Uliana 1994, Bellosi 1995). Los sedimentos asignables a esta formación incluyen faunas correspondientes a Edades Mamífero (Casamayorenses, Mustersenses, Tinguiririquenses, Deseadenses, Colhuehuapenses y "Pinturenses"), además de faunas locales intercaladas entre éstas (Pascual y Odreman Rivas 1973, Pascual et al. 1996, Cifelli 1985, Bond et al. 1995, Flynn et al. 2003, Carlini et al. 2010, Re et al. 2010 a) (Figura 3.2).

El estudio de la secuencia de sucesiones faunísticas que se desarrollaron en Patagonia durante el Terciario temprano ha tenido un amplio desarrollo histórico. Desde finales del siglo XIX con las primeras contribuciones de los hermanos Ameghino, los aportes de Simpson y las nuevas propuestas de Pascual y colaboradores, incluso en la actualidad, esta temática sigue siendo uno de los principales objetos de estudio de varios investigadores. Los numerosos trabajos estratigráficos, bioestratigráficos, sedimentológicos, geocronológicos y paleontológicos que se han realizado han creado el marco propicio para estudiar las asociaciones faunísticas durante este lapso en un esquema crono-estratigráfico definido. Este gran volumen de información, con el desarrollo de esquemas que se han ido ajustando a lo largo de los años, permitió que el conocimiento de la "cronoestratigrafía patagónica" se consolidara como la base fundamental de comparación para el estudio de las faunas en localidades extrapatagónicas de Argentina y para el resto de Sudamérica.

**3.2.1.1. El Astraponotense más superior versus la EM Tinguiririquense.** Además de los niveles típicos mencionados, Ameghino (1901) también notó que en su "Astraponotéen" de la Gran Barranca Sur del lago Colhue Huapi existían dos niveles diferentes. Así, denominó como "Astraponotéen le plus supérieur" (APS) a la "partie supérieure des couches à *Astraponotus*" (sic, 1901: 371, 1902a: 13-14), nivel al que asigna dos especies (*Pseudopachyrucos foliiformis* e *Interhippus deflexus*), sin embargo él incluía a esta fauna dentro de las "Couches à *Astraponotus*" (Bond et al.

1996a) (Figura 3.1). Simpson, en sus trabajos en Gran Barranca, colectó especímenes ubicados estratigráficamente por encima de los niveles típicos Mustersenses, los cuales eran evolutivamente intermedios entre las formas típicamente Mustersenses y las Deseadenses, por ello las asignó al APS (Bond et al. 1996b). En trabajos posteriores realizados a base de restos de notoungulados provenientes de otros sitios eoceno-oligocenos de Patagonia, se evidenció la presencia de un nivel post-Mustersense y pre-Deseadense que coincidiría aproximadamente con el nivel “Astraponotéen plus superieur” de Ameghino en Gran Barranca y que además, según algunos autores (Bond et al. 1997a, Hitz et al. 2000, Croft et al. 2003 y Reguero et al. 2003a) sería temporalmente equivalente con la Fauna de Tinguiririca (Edad Mamífero Tinguiririquense, Oligoceno temprano), ya que ambas comparten ciertas especies “guía” para este lapso.

La Edad Mamífero (EM) Tinguiririquense, se interpone entre las EM Deseadenses y Mustersenses clásicas, esta EM ha sido reconocida recientemente en Chile Central (Flynn et al. 2003). La fauna de la localidad tipo incluye unos 25 taxa provenientes de la Formación Abanico (=Coya Machalí), cerca de Termas del Flaco en la cabecera del Río Tinguiririca.

En Argentina, las localidades propuestas como equivalentes al APS de Gran Barranca son: La Curandera, Laguna La Bombilla, Paso de Indios y Cañadon Blanco (Provincia del Chubut), Rocas Bayas (Provincia de Rio Negro), y una recientemente propuesta por Dozo et al. (2004 y 2005), el sitio Barrancas Blancas (Provincia del Chubut). Sin embargo, a pesar de que existirían ciertos taxones comunes (“guías”) en esas localidades (principalmente Notoungulata), las faunas de Dasypodidae no son exactamente las mismas, ni en diversidad, ni en abundancia relativas; este hecho no deja de ser sorprendente ya que se trata de localidades geográficamente muy próximas entre sí.

### 3.2.2. Geocronología

Ameghino (1906) sostuvo y defendió, ante diferentes propuestas como las de Hatcher y Ortmann (ver Ortmann 1902) y Wilckens (1905 en Zinsmeister 1981 y Ameghino 1906), su idea de que las “*Couches à Pyrotherium*” pertenecían al Cretácico superior. Gaudry (1906) establece que el Deseadense es un poco más moderno que lo que plantea Ameghino y lo asigna al Eoceno superior. Sin

embargo, desde la contribución de Loomis (1914) en adelante se mantuvo la idea de que la fauna deseadense tendría una edad oligocena, aunque no hubo un acuerdo en relación al lapso correspondiente más preciso dentro de dicha época.

Todas estas asignaciones temporales estaban basadas en correlaciones, a partir de las edades de las capas marinas (especialmente el "Patagoniano") y en los "estados evolutivos" de la fauna considerada.

Alrededor de los años '70, comenzaron a realizarse fechados radiométricos de los sedimentos portadores de las sucesivas faunas de mamíferos, con el objetivo de calibrar y definir los límites de las asignaciones temporales para las Edades Mamífero en Sudamérica. Las primeras dataciones radiométricas ( $^{40}\text{K}$ - $^{40}\text{Ar}$ ) de los sedimentos portadores de mamíferos terrestres paleógenos de Sudamérica fueron obtenidas a partir de las muestras de sedimento tomadas en las expediciones realizadas por Marshall y Pascual durante Enero y Febrero de 1975 a las principales localidades del Terciario de Patagonia, Argentina (Marshall et al. 1977, Marshall y Pascual 1978). Este fue el comienzo de los intentos por calibrar temporalmente la secuencia de sedimentos portadores de fauna de mamíferos y de definir de un modo más preciso los límites de las Edades Mamífero Sudamericanas.

De acuerdo a los resultados de las dataciones dados a conocer por Marshall et al. (1977, 1983) y Marshall y Pascual (1978) la EM Deseadense corresponde al Oligoceno temprano, tal como se había estimado, a base del grado evolutivo de los taxones (ver Wood 1949, Chafee 1952, Pascual y Odreman Rivas 1971). Estas primeras dataciones del Deseadense fueron hechas sobre basaltos provenientes de las localidades "Pico Truncado" y "Cerro Blanco", y definieron una edad de ca. 34 Ma para el tope de la EM Deseadense (Marshall et al. 1977).

Estas no son las únicas mediciones que se han hecho en sedimentos deseadenses, considerando las dataciones realizadas por los diferentes investigadores en diferentes sitios de Patagonia vemos que los rangos temporales del Deseadense son bastante variables: desde las edades más antiguas 34-37,5 Ma para el tope del Deseadense (Marshall et al. 1977), a otras que abarcan un lapso de 27-37,5 Ma (Marshall et al. 1983) y a las más jóvenes 21,5-34 Ma (Marshall et al. 1986).

Pero no solo en Patagonia se han datado los sedimentos deseadenses, en Salla (Bolivia), Fm. Salla-Luribay, se han registrado edades algo más jóvenes a las registradas en Patagonia, 21-29 Ma (MacFadden 1985; MacFadden et al. 1985, Sempere et al. 1990, 1994). Aunque de acuerdo a lo propuesto por Kay et al. (1998) el intervalo correspondiente a los niveles fosilíferos de Salla abarca solo el lapso comprendido entre los 25,87 y 27,02 Ma.

A partir de los datos radiométricos de la nueva EM Tinguiririquense, que comprende un intervalo biocronológico predeseadense-postmustersense, se puede establecer que la base del Deseadense debe ser mas joven que ~31,5 Ma (Flynn et al. 2003). Además, Flynn y Swisher (1995) afirman que redataciones ( $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ ) de los basaltos de Pico Truncado y Scarrit Pocket (ambas localidades deseadenses) indicarían una edad 27-29 Ma para el Deseadense en Patagonia, aunque estos datos nunca han sido publicados.

Recientemente, se ha terminado de calibrar las edades de los sedimentos de Gran Barranca (Ré et al. 2010 a y b). Este yacimiento abarca una sucesión de faunas que van desde el Eoceno medio al Mioceno temprano, pero desafortunadamente, no se han encontrado niveles con fauna deseadense típica en este yacimiento. Sin embargo, la calibración de faunas infra y suprayacentes brindan un marco temporal que permite especular sobre las posibles edades del deseadense.

Los sedimentos portadores de fauna Colhuehuapense en Gran Barranca tienen una edad de 20,0-20,4 Ma, mientras que los sedimentos con fauna típicamente Tinguiririquense ("La Cancha") datan de 33,3-33,7 Ma. Estratigráficamente por encima de la fauna Tinguiririquense, se encuentra una fauna posttinguiririquense-predeseadense ("La Cantera"), datada en 31-29,5 Ma. En esta secuencia, los sedimentos con fauna Deseadense en Gran Barranca tendrían una edad de ca.26,3 Ma y posiblemente menores (Ré et al. 2010 a y b).

Por último, se dan a conocer aquí dataciones de dos tobas colectadas por Carlini y colaboradores de la Localidad Tipo de la EM Deseadense ("La Flecha"). Las tobas extraídas estaban en directa asociación con la fauna colectada. Los resultados de estas dataciones Ar/Ar indican una edad entre 21.5 y 23.4 Ma, aunque probablemente la edad sea más cercana a los 23.4 Ma (datos sin

publicar, ver Anexo 3.1); estos resultados arrojaron algunos errores por lo que al momento se están re-analizando las muestras.

### 3.2.3. Magnetoestratigrafía

La correlación de las zonas de polaridad (normal y reversa) con la escala temporal de polaridad magnética global se conoce como magnetoestratigrafía. Esta es una herramienta más en el intento de calibrar las Edades Mamífero. Las primeras escalas magnetoestratigráficas aplicadas para las secuencias deseadenses se han realizado en Salla (Bolivia) (MacFadden et al. 1985). Los datos radioisotópicos claramente indican que la base de la secuencia de Salla es Oligoceno tardío (ca. 25-27 Ma) MacFadden et al. (1985) y Flynn y Swisher (1995), correlacionan la secuencia de Salla con la secuencia Chrons C10r a C6Cr<sup>(1)</sup>, lo que indicaría una edad Oligoceno medio-tardío. En contraste, MacRae (1990) y Sempere et al. (1990) correlacionan esta secuencia con los Chrones C6Cr a C6r<sup>(1)</sup>, por lo que asignan el Deseadense al lapso Oligoceno tardío-Mioceno temprano.

Algunos años más tarde, Kay et al. (1998), revisan las asignaciones de la columna paleomagnética de Salla y concluyen que la secuencia de estos sedimentos comprendería desde el Chron C10r (29,4 Ma) al Chron C7Ar (25,6 Ma)<sup>(1)</sup>, y que los niveles con la mayor parte de la fauna conocida se ubican en el Chron C8 (25,8-27 Ma)<sup>(1)</sup>.

Lamentablemente, no se han confeccionado escalas paleomagnéticas de secuencias equivalentes en Patagonia, excepto por la realizada en Gran Barranca (Chubut). En este importante yacimiento, no se han encontrado niveles con fauna deseadense típica. Sin embargo, se puede establecer algún tipo de correlación de acuerdo a la secuencia de edades que componen la columna de Gran Barranca. La fauna Colhuehuapense en Gran Barranca se sitúa entre los Chron C6An1n-C6An1r<sup>(2)</sup>, por otro lado la fauna predeseadense ("La Cantera") entre los Chron C11n.2n-C11n.1n<sup>(2)</sup>.

---

<sup>(1)</sup> Correlacionado con la escala temporal de polaridad geomagnética (GPTS) de Berggren et al. (1995).

<sup>(2)</sup> Correlacionado con la escala temporal de polaridad geomagnética (GPTS) de Gradstein et al. (2004).

Por último, las muestras magnetoestratigráficas de la localidad tipo de la EM Tinguiririquense marcan un evento de polaridad normal, tentativamente correlacionable con el Chron C12n<sup>(1)</sup> (o con el C13n, Charrier in press, en Flynn y Swisher 1995). Esta edad es más antigua que la Edad Deseadense y no es más moderna que 31.5-32 Ma. La porción portadora de mamíferos en esta secuencia se ubica en Eoceno tardío- Oligoceno temprano en edad. Por otro lado, los niveles asignados al Tinguiririquense en Gran Barranca se ubican en el Chron 13n<sup>(2)</sup> (Ré et al. 2010 a y b).

### 3.3. DISCUSIÓN

Finalmente, a base de los datos de Argentina y Bolivia, el Deseadense *s.l.* tal como se conoce hasta ahora abarcaría desde los ca. 23 Ma a los 30 Ma. Según lo propuesto por MacFadden (1985), Flynn y Swisher (1995) y Kay et al. (1998), en Argentina esta Edad abarcaría el lapso que va desde los 27 a los 29 Ma y el Deseadense en Bolivia abarcaría el lapso más moderno; sin embargo, las evidencias indican que los niveles portadores de faunas más modernas dentro del Deseadense *s.l.* estarían presentes también en Argentina. Por lo tanto, debe considerarse que la EM Deseadense *s.l.* se habría desarrollado durante el lapso Oligoceno medio-tardío, y no Oligoceno temprano (Marshall et al. 1986 y referencias allí citadas) ni tampoco Oligoceno tardío-Mioceno temprano (Sempere et al. 1990, 1994).

La información acerca de la edad de los diferentes yacimientos asignados al Deseadense sitúa a esta EM en un lapso de ca. 7 Ma. Lo cual lleva a plantear dos hipótesis: 1) que durante todo este tiempo hubo una uniformidad climático-ambiental, que permitió el desarrollo de esta fauna homogénea y estable durante este gran lapso temporal, o 2) la posibilidad de que lo que se conoce como EM Deseadense *s.l.*, muy probablemente, sea la visión simplificada de una compleja sucesión de faunas transicionales.

Legarreta y Uliana (1994), sugieren que los estratos del deseadense corresponden a dos episodios deposicionales, y en su esquema cronoestratigráfico del Terciario de Sudamérica, dividen al Deseadense *s.l.*, en

dos edades sucesivas: Deseadense s.st. (Oligoceno medio) y "Teckaense" (Oligoceno superior-Mioceno temprano).

Esta última, está basada en la Fauna Tecaense mencionada por Ameghino (1906), descubierta por Roth (1908) cerca del Río Teca o Tecka, en el oeste de Patagonia central. Ameghino (1906) considera esta fauna como transicional entre el Deseadense y el Colhuehuapense. Esta fauna, poco conocida, fue desestimada posteriormente (Simpson 1940), por lo tanto el nombre no se consideraría válido, aunque sí la presencia de un "Deseadense más tardío" (Pascual com. pers. en Legarreta y Uliana 1994:267).

Bellosi (1995) también propone una subdivisión del Deseadense, en tres etapas: Deseadense inferior (Oligoceno temprano, 34-30 Ma), lapso hoy conocido para el Tinguiririquense; Deseadense medio (Oligoceno medio, 30-26 Ma), y Deseadense superior (Oligoceno cuspidal-Mioceno temprano, 26-21 Ma). Cada uno de estos lapsos habría estado afectado por condiciones climático-ambientales diferentes y ello debería verse reflejado en las diferentes sucesiones faunísticas.

Estas últimas dos propuestas apoyan la segunda de las hipótesis que se ponen a prueba en esta Tesis (ver Cap. 1).

---

## 4. LOCALIDADES ESTUDIADAS

*“Al traer a la memoria las imágenes del pasado, me doy cuenta de que las planicies de la Patagonia pasan con frecuencia ante mis ojos; pero esas llanuras están marcadas por lo horrible y lo inútil. Pueden ser descritas únicamente con características negativas: sin asentamientos, sin agua, sin árboles, sin montañas, apenas dan sustento a unas cuantas plantas enanas. ¿Por qué, entonces, estas áridas inmensidades se han pegado tan fijamente en mi memoria?”*

Charles Darwin

---

En Patagonia se encuentra bien representada la secuencia de faunas de mamíferos del Cenozoico medio del sur de Sudamérica. Los primeros trabajos estratigráficos y de correlaciones para estas faunas fueron los que realizó Florentino Ameghino en “L’âge des formations sédimentaires de Patagonie” (1900-1902), a base de los restos de mamíferos fósiles y de la información geológica provistos por su hermano Carlos, en distintas localidades patagónicas.

Formalmente los sedimentos portadores de fauna que se encuentran descritas para el Oligoceno en el Cono Sur de Sudamérica corresponden a dos Edades Mamífero: la Tinguiriquense y la “Deseadense” s.l. La primera está bastante acotadas temporalmente (ca. 31-32 Ma, Flynn et al. 2003), pero la segunda abarca una serie de faunas locales que difícilmente puedan representar un único evento evolutivo en el sentido original en que las Edades Mamífero (EM) fueron concebidas (*sensu* Pascual y Odreman Rivas 1971). La extensión temporal que se le ha dado al Deseadense s.l. es muy variada, y de hecho ha incluido durante algún tiempo faunas que ahora se separan en una EM independiente, como el Tinguiriquense (Flynn et al. 2003 y bibliografía allí citada), que probablemente incluya el “*Astraponotéen plus superieur*” (APS) de Ameghino (ver Capítulo 3). Esta comprensión temporal amplia de faunas asignadas al Deseadense alcanza un máximo de unos 8 Ma, y se considera que si bien todas estas faunas no representan una sola EM, sí estarían representando un lapso de la evolución de los Cingulata que se puede caracterizar propiamente, en tanto se

pueden identificar grupos de especies que tienen más relación entre ellas que con las de faunas anteriores o posteriores.

Fuera de la Argentina, solamente hay un buen registro de Dasypodidae en Bolivia, especialmente en los sedimentos de Salla; Hoffstetter (1968 y 1982) cita la presencia de *Prozaedyus*, *Proeutatus* y *Stenotatus*; Marshall y Sempere (1991) mencionan un Dasypodidae, gen. et sp. indet.; por su parte, Carlini y Scillato-Yané (1999) reconocen un Dasypodidae, Euphractinae n. gen. et sp., a base de grupos de placas asociadas. Este nuevo taxón parecería relacionado al clado que incluye *Paleuphractus*, *Paraeuphractus* y *Euphractus*, que se habría desarrollado en ámbitos septentrionales de la mitad oriental de Sudamérica (v. Carlini y Scillato-Yané, 1996). Sin embargo, hay una diferencia importante con las faunas australes, en tanto no están en Salla los taxones que son frecuentes en Patagonia; estas diferencias podrían ser paleobiogeográficas, más que responder solamente a una heterocronía entre las faunas en cuestión (ver Kay et al. 1998).

Además de la fauna de Bolivia, se registran fuera de Argentina restos de mamíferos deseadenses en Uruguay y Brasil; los Cingulata en estos sedimentos están pobremente representados, pero su presencia es importante para el establecimiento de correlaciones faunísticas.

En esta tesis se estudia la fauna de Dasypodoidea de todas las localidades asignadas al Deseadense, así como aquellas asignadas al Tinguiriquense (incluidas las del APS). Para usar como base comparativa, se estudiaron las faunas de las localidades tipo de la Edad Tinguiriquense (Tinguiririca, Chile) y de la Edad Colhuehuapense (Gran Barranca, Chubut).

Para caracterizar la fauna de cada localidad, se estudio el material depositado en las principales colecciones (de Argentina y del exterior, ver Capítulo 2), y además se han obtenido nuevos restos a partir de las campañas realizadas durante la elaboración de esta Tesis. En dichas campañas también se han hallado nuevas localidades portadoras de fauna deseadense. Los listados de fauna por localidad se ofrecen de acuerdo a la actualización realizada en esta tesis (ver Capítulo 5). Las localidades estudiadas están indicadas en las Figuras 4.1 y 4.2.

#### 4.1. ARGENTINA

##### 4.1.1. Patagonia

##### PROVINCIA DE SANTA CRUZ

##### LA FLECHA (LOCALIDAD TIPO DE LA EM DESEADENSE)

##### Figura 4.3

**Otros nombres:** “Cerro Ameghino” (Palma y Clark 1990) o Río Deseado (loc # 10, no loc # 11 “La Flecha” de Chaffee 1952; ver Marshal et al. 1983: 24).

**Ubicación geográfica:** ubicada al NE de la Provincia de Santa Cruz a unos 15-20 km río arriba y aprox. 5 km al S de la desembocadura del Río Deseado. La zona fosilífera está 15 km al O de la estancia 8 de Julio y al SO del puesto La Flecha, en el margen más septentrional del Lago Dulce (Woods y Patterson 1959). Coordenadas 47° 53' S y 66° 11' O (Campaña 2004).

**Geología:** Los sedimentos depositados en “La Flecha” pertenecen a la Formación Sarmiento (Feruglio 1949). La exposición de estas sedimentitas continentales tiene unos 28 metros de espesor y se reconocen tres secciones: una inferior, compuesta por areniscas tobáceas y conglomerados; una media, conglomerádica, y una superior, arcillosa (ver Palma y Clark 1990). Los niveles fosilíferos se encuentran principalmente en la sección superior.

**Edad:** Esta localidad ha sido referida al Deseadense, lo cual resulta obvio ya que corresponde a la localidad Tipo de la EM. Sin embargo, no se han publicado dataciones ni trabajos de correlación faunística que establezcan de modo más preciso la edad. Solo se cuentan con unas dataciones preliminares que establecen una edad absoluta estimada en 23,4 Ma. (datos sin publicar; ver Anexo 3.1).

**Colecciones:** Carlos Ameghino estuvo en varias localidades deseadenses de Santa Cruz y Chubut durante 1888-1892, pero bajo circunstancias desfavorables para hacer colecciones. No fue hasta 1893-94 (7ª. expedición), que Carlos pudo coleccionar faunas deseadenses y probar que estas se ubicaban por debajo de la Fm. Patagoniana. El material colectado en esa campaña fue la base del primer trabajo de F. Ameghino acerca de la fauna deseadense (Ameghino 1894). Además de ser la base de la primer descripción de la fauna deseadense de Ameghino, de esta localidad proviene el material colectado por Tornouër y

estudiado por Gaudry, quien propuso la denominación “Etage du Deseado”. Por lo tanto, esta localidad es considerada la localidad tipo de la EM Deseadense (Woods y Patterson 1959). Se han realizado colecciones en ella durante los años 1995, 2002 y 2004, como parte del convenio entre la Duke University (R. Kay y R. H. Madden) y el Museo de La Plata (M. G. Vucetich y A. A. Carlini).

**Fauna de Dasypodoidea:**

**Dasypodidae**

**Dasypodinae**

**Stegotheriini**

*Stegotherium* sp. nov.?

**Euphractinae**

**Euphractini**

*Prozaedyus humilis*

*Prozaedyus tenuissimus*

*Archaeutatus malaspinensis*

Gen. nov. C? sp. nov.

**Eutatini**

*Meteutatus lageniformis*

Gen. nov. D *ornatus*

**Peltephilidae**

*Peltephilus undulatus*

*Peltephilus* sp.

PICO TRUNCADO (“de Marshall”)

Figuras 4.4 y 4.5

**Ubicación geográfica:** esta localidad (Loc. 7 de Chaffee) se encuentra al N del Río Deseado en el cerro Pico Truncado y en sus alrededores, a unos 15 km al SO del pueblo Pico Truncado. Coordenadas 46° 50' 30”S y 68° 07' 15”O (Campaña 2004).

**Geología:** Los sedimentos portadores pertenecen a la Fm. Sarmiento. La geología ha sido descripta por Bordas (1945:164) y Feruglio (1949: 62-64), quienes además brindaron perfiles estratigráficos. Los niveles portadores de

fauna deseadense están asociados con dos coladas de basalto, las cuales fueron datadas (Marshall et al. 1986).

**Edad:** Marshall et al. (1977 y 1986) dan a conocer las primeras dataciones (K-Ar) para esta localidad. Las dataciones fueron obtenidas de las muestras de basaltos e indican una edad de 33,6 Ma para los basaltos inferiores y una edad de 27,6 Ma para los basaltos superiores. Originalmente, estos autores sostienen que los sedimentos portadores de fauna deseadense se encuentran por debajo de los basaltos inferiores. Sin embargo, nuevos estudios de esta localidad indican que los fósiles provienen de los sedimentos ubicados por debajo del basalto superior (Flynn y Swisher 1995, Kay et al. 1998).

**Colecciones:** Varios investigadores han realizado colecciones en esta localidad, entre ellos, Simpson en 1930-31, Scarritt Pockett Expedition; Marshall y Pascual en 1975, y colecciones realizadas en 2002 y 2004 por MLP-Duke. Aparentemente las primeras colecciones en esta localidad fueron realizadas por Riggs, las cuales se hallan depositadas en el FMNH. Sin embargo, la información de la localidad de la cual provienen estos restos no es muy precisa, solo hace referencia a “Pico Truncado”. Sin embargo, a partir de los mapas depositados en el FMNH se pudo comprobar que el yacimiento referido a Pico Truncado por Riggs no se corresponde con el Pico Truncado de colecciones posteriores (ver más abajo). Por lo tanto, trataremos por separado los restos provenientes de las colecciones referidas a Pico Truncado por Riggs.

#### **Fauna de Dasypodoidea:**

##### **Dasypodidae**

##### **Euphractinae**

##### **Eutatini**

*Meteutatus lageniformis*

Gen. nov. *D ornatus*

*Sadypus* sp. nov.

##### **Peltephilidae**

*Peltephilus undulatus*

PICO 1 (¿Pico Truncado de Riggs?)

Figuras 4.4 y 4.5

**Ubicación geográfica:** Esta localidad se encuentra en la region NE de la Provincia de Santa Cruz, Dpto. Deseado, a unos 37 km al S del Río Deseado (¿Loc. 11 de Chafee 1952?). Coordenadas 47° 20' S y 68° 06' O (Campaña 2007).

**Geología:** Los sedimentos corresponden a tobas de colores blanquecinos asignables a la Fm. Sarmiento. En el tope de la secuencia se encuentran flujos de basaltos.

**Edad:** No se han realizado dataciones en esta localidad, pero la fauna indica una composición típicamente deseadense.

**Colecciones:** Las expediciones de Riggs (a cargo de las “Marshall Expedition”) en Patagonia se extendieron desde el centro-sur de Chubut (principalmente en los alrededores de los Lagos Colhué-Huapí y Musters) hasta el NE de Santa Cruz, incluyendo la porción sur del Golfo San Jorge hasta Puerto Deseado sobre la costa y al norte y sur del Río Deseado hacia el centro de la provincia (Fig. 4.4). En lo que respecta a esta localidad, los mapas correspondientes a los itinerarios de estas campañas indican una serie de afloramientos correspondientes a la Fm. Sarmiento al N del Río Deseado (desde la zona del Pueblo Pico Truncado hasta el Pueblo de Jaramillo); sin embargo, no señala que esos horizontes sean fosilíferos. También se indica presencia de afloramientos de la misma antigüedad al sur del Río Deseado, a unos 62 km al S de la Ciudad de Pico Truncado. Según las referencias en el mapa, en este sitio se exhumaron fósiles y probablemente sea este el sitio que Riggs refirió como “Pico Truncado” (Figuras 4.4 y 4.5). Probablemente esta designación este relacionada con la estación ferroviaria de Pico Truncado, lugar donde eran despachados los restos recogidos. En una de las campañas realizada a Patagonia (2007) prospectamos esa zona al S del Río Deseado, con la idea de localizar el sitio indicado por Riggs. Luego de recorrer varias exposiciones infértiles, se encuentra un sitio con Fauna Deseadense típica, con una gran similitud a la que se encuentra depositada en el FMNH referida a “Pico Truncado” – Santa Cruz. Por otro lado, la fauna catalogada como proveniente de Pico Truncado en las colecciones de Riggs del FMNH no se corresponde con la exhumada en los yacimientos referidos como Pico Truncado por otros autores, aunque si, en ambos casos la fauna correspondería al lapso Deseadense *s.l.*

**Fauna de Dasypodoidea:****Dasypodidae****Dasypodinae****Stegotheriini***Stegotherium* sp. nov.?**Euphractinae****Euphractini**Gen. nov. *A planus**Archaeutatus malaspinensis***Eutatini***Meteutatus lageniformis*Gen. nov. *D ornatus**Sadypus* sp. nov.**Peltephilidae***Peltephilus undulatus*LA MESETA (nueva localidad)

**Ubicación geográfica:** Esta localidad está ubicada a unos 35 km al S del Río Deseado, al O del puesto de la Ea. Las Malvinas, Dpto. Deseado, Santa Cruz. Coordenadas 47° 19' S y 68° 13' O (Campaña 2007).

**Geología:** los sedimentos portadores corresponden a tobas blanquecinas, asignables a la Fm. Sarmiento. El yacimiento se encuentra a unos 450 m.s.n.m y está cubierto por un manto de basalto que forma el tope de la secuencia.

**Edad:** No se han hecho dataciones, pero la fauna presente indica una EM Deseadense típica para los sedimentos portadores.

**Colecciones:** Este yacimiento fue descubierto por A. A. Carlini durante la campaña que se realiza en Febrero-Marzo de 2007, subsidiada por PICT-R 074 G3 (A. A. Carlini) y PIP2585 (A. A. Carlini).

**Fauna de Dasypodoidea:****Dasypodidae****Dasypodinae****Stegotheriini***Stegotherium* sp. nov.?

**Euphractinae****Euphractini**Gen. nov. *A planus**Archaeutatus malaspinensis***Eutatini***Meteutatus lageniformis*Gen. nov. *D ornatus**Sadypus* sp. nov.**Peltephilidae***Peltephilus undulatus*? *Peltephilus* sp. nov. B

## PROVINCIA DEL CHUBUT

CABEZA BLANCA

**Otros nombres:** Río Chico, primer yacimiento Pyrotheriense o Río Chico, frente a Malaspina, Pyrotheriense (Referencias de Ameghino, ver Ciancio y Carlini 2008b)

**Ubicación geográfica:** El cerro Cabeza Blanca se ubica a los 45° 14' 04" S y 67° 29' 08" O, a unos 5 km de la Estancia Venter, al este del Río Chico.

**Geología:** Esta localidad posee sedimentos terciarios marinos y terrestres cubiertas por rodados patagónicos. Los sedimentos marinos corresponden a la Fm. Patagoniana y por debajo de estos se encuentran aquellos portadores de fauna de mamíferos pertenecientes a la Fm. Sarmiento. Dentro de esta unidad se reconocen dos secciones: la inferior del afloramiento posee sedimentos arcillosos, masivos de color blanquecino a grisáceo; la superior, depositada en paraconcordancia, posee sedimentos de granulometría variable, de colores verdosos, con piroclastitas de tonos blanquecinos, areniscas y arcilitas de tonos amarillentos (Ameghino 1906, Loomis 1914, Bordas 1945, Feruglio 1949, Reguero y Escribano 1996).

**Edad:** Los sedimentos de esta localidad no han sido datados, sin embargo, a partir de estudios geológicos y de correlaciones faunísticas se han llegado a reconocer dos secciones. La inferior ha sido asignado a la EM Casamayorensis y

la superior a la EM Deseadense (Ameghino F. 1906, Ameghino C. 1914, Bordas 1945, Feruglio 1949, Reguero y Escribano 1996).

**Colecciones:** Este yacimiento fue descubierto por Carlos Ameghino, entre los años 1894 y 1896; los mamíferos fósiles colectados en esta localidad formaron parte de lo que fue la primera descripción de fauna deseadense (Ameghino, 1897). Esta localidad, luego fue explotada por Loomis en 1911 (Amherst Expedition) (Loomis, 1914); por Simpson en 1933-1934 (Scarritt Pocket Expedition). También han realizado colecciones DUKE-MLP en el año 1997 y actualmente la Dra. Teresa Dozo (CENPAT-CONICET) se encuentra trabajando en este yacimiento.

#### **Fauna de Dasypodoidea:**

Las especies de Dasypodoidea de los niveles deseadenses de Cabeza Blanca son:

#### **Dasypodidae**

#### **Dasypodinae**

#### **Stegotheriini**

*Stegotherium* sp. nov.?

#### **Euphractinae**

#### **Euphractini**

*Prozaedyus humilis*

*Prozaedyus tenuissimus*

*Prozaedyus* sp.

Gen. nov. *A planus*

*Amblytatus* sp.

Euphractini indet.

#### **Eutatini**

*Meteutatus lageniformis*

*Meteutatus lucidus*

Gen. nov. *D ornatus*

#### **Peltephilidae**

*Peltephilus undulatus*

SCARRITT POCKET

Figura 4.6

**Ubicación geográfica:** Esta localidad corresponde a un pequeño engolfamiento ubicado en la “Rinconada de los López” sobre el lado oeste de la Meseta de Canquel. Coordenadas 44°31'56"S y 68°49'29"O (Campaña 2005).

**Geología:** La geología de este yacimiento está ampliamente descripta en las contribuciones de Chaffee (1952), Marshall et al. (1986) y Mazzoni (1994).

**Edad:** Se han realizado numerosas dataciones a partir de estos sedimentos. Marshall et al. (1986), en un extenso trabajo dan a conocer unos 18 fechados (K-Ar) obtenidos a partir de basaltos y tobas, y establecen un rango de edad entre los 23,4 y 21,0 Ma. Sin embargo, Flynn y Swisher (1995), a base de nuevas dataciones (<sup>40</sup>Ar-<sup>39</sup>Ar) realizadas a partir de las muestras recogidas por Marshall, indican unos 27-29 Ma para los mismos depósitos, pero estos datos nunca fueron publicados.

**Colecciones:** Esta localidad fue descubierta por G.G. Simpson durante la “2da. Scarritt Expedition” (1933-1934). Corresponde a uno de los tantos sitios fosilíferos que se han encontrado en lo que se denominó “Rinconada de los López” (Chaffee 1952, Marshall et al. 1986). Estos sedimentos fueron visitados nuevamente en el año 1993 por Vucetich y Kay (et al.) en el marco de los proyectos celebrados entre la Duke University y el Museo de La Plata. Las últimas colecciones se realizaron en el 2005 como parte de los proyectos de DUKE-MLP y PICT-R 074 G3 (A. A. Carlini) y PIP 2585 (A. A. Carlini).

**Fauna de Dasypodoidea:****Dasypodidae****Euphractinae****Euphractini***Archaeutatus malaspinensis***Eutatini***Meteutatus lageniformis**Meteutatus lucidus*Gen. nov. *D ornatus**Sadypus* sp. nov.**Peltephilidae**

*Peltephilus undulatus*LAS CASCADAS

**Ubicación geográfica:** Este yacimiento se encuentra en cercanías de Scarritt Pocket, al N del casco de la Ea. “Las Cascadas” aproximadamente a los 44° 23' S y 68° 43' W (Campaña 2005).

**Geología:** Simpson (field notes, 1933-1934, Book G, p. 48) ofrece una sección estratigráfica preliminar de esta localidad, registra tres flujos de basaltos superpuestos en la parte superior de la sección, cada uno separado por un nivel de sedimentos de toba, y una sección de tobas debajo. Los fósiles son de dos niveles dentro de la unidad inferior de toba (Marshall et al. 1986).

**Edad:** Simpson (1945) y Marshall et al. (1986) asignan estos sedimentos a la EM Deseadense.

**Colecciones:** Las primeras colecciones fueron realizadas por Simpson, en la segunda “Scarritt Pocket Expedition” durante los años 1933-1934 (Simpson 1945). Luego en el año 1993, por Vucetich y Kay (DUKE-MLP). Las últimas colecciones se realizaron en el 2005 como parte de los proyectos de DUKE-MLP y PICT-R 074 G3 (A. A. Carlini) y PIP 2585 (A. A. Carlini). En esta última campaña se encuentran tres afloramientos, cercanos unos de otros; uno de ellos corresponde a la localidad típica en las coordenadas indicadas arriba. Los otros afloramientos fueron encontrados 300 m al NO y 550 m al SE del afloramiento típico. Los restos y los sedimentos portadores poseen las mismas características, por lo tanto se consideran a todos como una única localidad.

**Fauna de Dasypodoidea:****Dasypodidae****Dasypodinae****Stegotheriini***Stegotherium* sp. nov.?**Euphractinae****Euphractini***Prozaedyus humilis*Gen. nov. *A planus*Gen. nov. *B petrinus*

Euphractini indet.

**Eutatini**

*Meteutatus lageniformis*

Gen. nov. *D ornatus*

*Sadypus* sp. nov.

**Peltephilidae**

*Peltephilus undulatus*

?*Peltephilus* sp. nov. B

LA FLORIDA (Nueva localidad)

Figura 4.7

**Ubicación geográfica:** esta localidad es otra de las localidades de la zona de la Rinconada de los López (Dpto. Paso de Indios). Está ubicada al N del Cañadón las Víboras<sup>1</sup> y del casco de la Ea. La Florida, en el campo de Pérez. Coordenadas 44° 23' S y 68° 46' O (Campaña 2005).

**Geología:** Los sedimentos conforman pequeñas lomadas de poca altura en las cuales se reconocen dos niveles: uno inferior formado por sedimentos tobáceos blanquecinos, y otro superior con sedimentos tobáceos ocre-verdosos. Estos niveles pertenecen a la Fm. Sarmiento.

**Edad:** la fauna de los niveles inferiores indica una asignación temporal Casamayorense *s.l.* y los niveles superiores poseen la fauna típica de la EM Deseadense.

**Colecciones:** Este yacimiento fue encontrado en la Campaña realizada en el año 2005, financiada por DUKE-MLP y PICT-R 074 G3 (A. A. Carlini) y PIP 2585 (A. A. Carlini).

**Fauna de Dasypodoidea:**

**Dasypodidae**

**Dasypodinae**

**Stegotheriini**

*Stegotherium* sp. nov.?

<sup>1</sup> La referencia a Cañadón las Víboras en el mapa presentado por Marshall et al. (1986, figura 2, pág. 922), no corresponde al mismo cañadón indicado en la Carta Topográfica del IGM para esta zona (hoja 4569-II).

**Euphractinae****Euphractini**Gen. nov. *A planus*

Euphractini indet.

**Eutatini***Meteutatus lageniformis*Gen. nov. *D ornatus**Sadypus* sp. nov.**Peltephilidae***Peltephilus undulatus*? *Peltephilus* sp. nov. BEL PAJARITO

**Ubicación geográfica:** El yacimiento conocido como “El Pajarito” se encuentra a unos 30 km al O de la ciudad Paso de Indios (Dpto. Paso de Indios).

Coordenadas S 43° 49' 02" y O 69° 12' 09" (Campaña 2005)

**Geología:** No hay estudios detallados para esta localidad, los sedimentos corresponden a la Fm. Sarmiento y se han reconocido dos horizontes fosilíferos. Scillato-Yané (1977) menciona que la unidad estratigráfica en cuestión es de origen fluvial y contiene conglomerados, areniscas gruesas y areniscas finas, a veces con estratificación entrecruzada.

**Edad:** De acuerdo a la fauna colectada en estos sedimentos se reconoce que ambos horizontes fosilíferos pertenecen a diferentes edades, las cuales han sido asignadas a la EM Deseadense y a la EM Colhuehuapense (Scillato-Yané 1977, Reguero 1999). En este estudio solo tenemos en cuenta la fauna deseadense.

**Colecciones:** Los primeros restos se han colectado a partir de las campañas realizadas por el DCPV-MLP en la década del 60'. Luego se han colectado nuevos restos en las Campañas realizadas por Duke-UNLP en los años 1993 y 2005.

**Fauna de Dasypodoidea:****Dasypodidae****Euphractinae****Eutatini**

*Meteutatus lageniformis**Meteutatus* sp.Gen. nov. *D ornatus*LA CURANDERA

## Figura 4.8

**Otros nombres:** Lomas Blancas (Hitz et al. 2000).

**Ubicación geográfica:** Los restos proceden de las cercanías de la denominada “Casa de La Curandera”, en los alrededores del Cerro Negro (Departamento Paso de Indios, Chubut). Coordenadas 44° 11' S y 69° 38' O (Campaña 2005).

**Geología:** Los restos estudiados provienen de sedimentos tobáceos (tobas retrabajadas) asignados a la Fm. Sarmiento; localmente se observa una importante fracción limosa, la cual diferencia este sitio de la mayoría de los demás yacimientos deseadenses. Las principales exposiciones se encuentran en una elevación aislada, con unos niveles superiores de paleosuelos, por debajo de los cuales se encuentra una gran cantidad de restos.

**Edad:** Los sedimentos portadores han sido asignados a la Edad Deseadense (Scillato y Carlini 1983). Sin embargo, de acuerdo al estudio de los notoungulados allí presentes se asignó esta localidad a la EM Tinguiririquense (Hitz et al. 2000).

**Colecciones:** La División Paleontología de Verterados desde 1959 y durante la década del '60 ha realizado campañas a las regiones circundantes al S de Paso de Indios (Laguna de la Bombilla, Laguna del Mate y alrededores). Durante estas campañas se localizaron varios afloramientos de poca extensión, entre ellos el que aquí se menciona. Además, se han realizado campañas a este sitio en el marco del convenio MLP-Duke University, durante estas campañas se han recogido nuevos restos de esta localidad. En una de las campañas (2005), se han recorrido los alrededores de la exposición principal, en donde se encuentran algunos “manchones” que aparecen entre los sedimentos edafizados. En uno de estos, ubicado a escasos metros de la exposición principal, se ha encontrado una gran cantidad de osteodermos asociados y algunos otros aislados. Los taxones reconocidos en el yacimiento principal son escasos, pero están muy bien representados, incluso hay varios restos asociados y bastante completos. Sin embargo, no hay especies compartidas entre ambas exposiciones, y además, las

exposiciones del “manchón” aparentemente se sitúan estratigráficamente por debajo de los niveles típicos, por lo cual han sido tratadas como una asociación diferente (ver Figura 4.8).

**Fauna de Dasypodoidea:**

**Dasypodidae**

**Euphractinae**

**Euphractini**

*Archaeutatus* sp. nov.

**Eutatini**

*Sadypus tortuosus*

*Meteutatus* sp.?

**Peltephilidae**

*Peltephilus undulatus*

Peltephilidae indet..

La Curandera “Manchón”:

**Dasypodidae**

**Euphractinae**

**Eutatini**

*Barrancatatus maddenii*

Eutatini indet.

**Peltephilidae**

*Peltephilus* sp. nov. C

LAGUNA DE LOS MACHOS

**Ubicación geográfica:** Laguna de los Machos, Campo Belisario Escobar, Departamento Paso de los Indios, Chubut. No hay indicaciones más precisas acerca de este yacimiento.

**Geología:** No hay estudios geológicos de esta localidad, pero se sabe que los restos provienen de sedimentos tobáceos de colores claros, los cuales han sido asignados a la Fm. Sarmiento (Chebli et al. 1978).

**Edad:** Esta localidad ha sido asignada a la EM Deseadense (Patterson y Pascual 1968b y Patterson y Marshall 1978).

**Colecciones:** Esta localidad fue descubierta por la División Paleontología de Vertebrados del MLP en 1959, y fue una de las tantas localidades encontradas en cercanías a Paso de Indios (ver arriba).

**Fauna de Dasypodoidea:**

**Dasypodidae**

**Euphractinae**

**Euphractini**

*Archaeutatus malaspinensis*

Gen. nov. *A planus*

**Eutatini**

*Meteutatus lageniformis*

Gen. nov. *D ornatus*

*Sadypus* sp. nov.

**Peltephilidae**

*Peltephilus undulatus*

CAÑADON BLANCO

**Ubicación geográfica:** No hay datos precisos acerca de la ubicación de este yacimiento. Según Reguero (1999) esta localidad correspondería a alguno de los cañadones al NO de la Laguna Palacios (Dpto. Paso de Indios).

**Geología:** Tampoco hay referencias a la geología del lugar, solo se conoce la información brindada por Roth (1903), que afirma que los restos fueron recolectados de un depósito de loess.

**Edad:** Roth (1903) asignó estos sedimentos al Terciario inferior. Sin embargo estudios posteriores consideraban que los restos indicaban una mezcla de fauna de edades diferentes (Casamayorensis, Mustersense y Deseadense) (ver Reguero et al. 2003a). Finalmente Hitz et al. (2000) asignaron estos yacimientos a la EM Tinguiririquense.

**Colecciones:** Las expediciones a esa localidad fueron realizadas por Roth entre los años 1896-8, y debido a la ausencia de información específica acerca de la localización de este yacimiento, este no ha sido hallado nuevamente.

**Fauna de Dasypodoidea:**

**Dasypodidae****Euphractinae****Euphractini***Archaeutatus* sp. nov.**Eutatini***Barrancatatus rigidus**Meteutatus* sp.**GRAN BARRANCA**

## Figura 4.9

**Ubicación geográfica:** Barrancas al sur del Lago Colhué-Huapí (Gran Barranca) a unos 30 km al SE de Sarmiento, Dpto. de Sarmiento. El yacimiento se extiende entre los 45° 42' 46"S, 68° 44' 43"O y los 45° 43' 35"S, 68° 37' 54"O.

**Geología:** Los sedimentos de Gran Barranca pertenecen a la Fm. Sarmiento, la cual está compuesta por una sucesión piroclástica de más de 300 metros de espesor que abarca el lapso Eoceno medio–Mioceno inferior. La columna estratigráfica que se desarrolla en este yacimiento se divide en seis miembros (Bellosi 2010). La geología de Gran Barranca fue descrita por varios autores (e.g. Ameghino 1906, Simpson 1940, Feruglio 1949, Spalleti y Mazzoni 1979). Pero recientemente se ha publicado un libro dedicado a este yacimiento en donde se detalla exhaustivamente la geología (ver Bellosi 2010, Re et al. 2010 a y b).

**Colecciones:** Este yacimiento fue intensamente explorado por un gran número de geólogos y paleontólogos. Carlos Ameghino descubrió Gran Barranca durante su 9ª. expedición (1898) y exhumó varios restos de mamíferos fósiles provenientes de esta localidad. A partir de los trabajos de los hermanos Ameghino varios investigadores estuvieron interesados en este importante yacimiento. Muchos de ellos del exterior, entre los que se puede mencionar a: A. Tournouër, E. Riggs, B. Patterson, G. Simpson y L. Marshall.

Aunque también investigadores del ámbito local prospectaron y colectaron en estos yacimientos: A. Bordas, A. Castellanos, E. Feruglio y G. Scaglia.

Posteriormente Rosendo Pascual y sus muchos estudiantes y colaboradores en el Museo de La Plata iniciaron un trabajo multidisciplinario en Gran Barranca.

Finalmente, durante los últimos años a partir de los proyectos de colaboración del

DCPV-MLP y la DUKE, se realizaron numerosas campañas. Todos estos años de trabajo en Gran Barranca se resumen en un libro que se ha publicado recientemente: “The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia” editado por Madden, R.H., Carlini, A.A., Vucetich, M.G., Kay, R.F., y el cual ha sido publicado por Cambridge University Press a principios del 2010.

### 1. LA CANCHA

**Edad:** Los sedimentos que contienen la fauna tinguiririquense en Gran Barranca pertenecen al Miembro Vera y abarcan el intervalo entre 35,0 y 33,3 Ma (Crones C15n a C13n). En este miembro, los niveles de “La Cancha” (GBV-4) están entre los 33,3 y 33,7 Ma (Ré et al. 2010 a y b).

#### **Fauna de Dasypodoidea:**

##### **Dasypodidae**

##### **Dasypodinae**

##### **Stegotheriini**

*Stegotheriini* indet.

##### **Euphractinae**

##### **Euphractini**

*Parutaetus chilensis*

##### **Eutatini**

*Meteutatus percarinatus*

*Sadypus* aff. *S.confluens*

*Sadypus minutus*

*Barrancatatus rigidus*

*Barrancatatus maddenii*

##### **Peltephilidae**

*Peltephilus* sp. nov. C

#### **Dasypodoidea inc. sedis**

*Machlydotherium protervus*

### 2. LA CANTERA (Figura 4.10)

**Edad:** Los niveles portadores de fauna deseadense *s.l.* en Gran Barranca se encuentran en el Miembro Puesto Almendra Superior. Este Miembro tiene tres unidades y se extiende por un intervalo entre los 31,1- 24,2 Ma. La unidad inferior “La Cantera” (GBV 19) se encuentra entre los 31,1 y 29,5 Ma y es considerada predeseadense. Los niveles deseadenses más típicos proveen una fauna pobremente muestreadas que se encuentra asociada un basalto datado en 26,3 Ma (Ré et al. 2010a).

**Fauna de Dasypodoidea:**

**Dasypodidae**

**Dasypodinae**

**Stegotheriini**

*Stegotheriini* indet.

**Euphractinae**

**Euphractini**

*Archaeutatus* sp. nov.

?*Pachyzaedyus* sp.

*Parutaetus chilensis?*

**Eutatini**

*Barrancatatus* sp. nov.?

*Sadypus tortuosus*

*Meteutatus* aff *lageniformis*

3. COLHUE-HUAPI

**Edad:** Los niveles de faunas del Colhuehuapense pertenecen al Miembro Colhué-Huapí. Este miembro se extiende por el intervalo comprendido entre los 20,4 y 18,7 Ma (Crones C6An.1r a C6n), incluyendo faunas colhuehuapenses y “pinturenses”. La Zona Fosilífera Inferior, con mamíferos colhuehuapenses, está entre los 20,0 y los 20,4 Ma (Ré et al. 2010a y b).

**Fauna de Dasypodoidea:**

**Dasypodidae**

**Dasypodinae**

**Astegotheriini**

*Pseudostegotherium glangeaudi*

**Stegotheriini***Stegotherium variegatum***Euphractinae****Euphractini***Prozaedyus humilis***Eutatini***Proeutatus* sp.**Peltephilidae***Peltephilus granosus***BARRANCAS BLANCAS**

**Ubicación geográfica:** afloramiento ubicado en el sudeste de Chubut, en cercanías de la Estancia “La Argentina”, a unos 30 km de la localidad costera de Camarones (Departamento Florentino Ameghino) (Dozo et al. 2005).

**Geología:** El afloramiento está compuesto por sedimentitas marinas y continentales, pertenecientes a la Fm. “Patagoniana” y Fm. Sarmiento, respectivamente. Los sedimentos correspondientes a la Fm. Sarmiento están integrados por tobas blanquecinas, grisáceas, pardas y rosadas con escasa alternancia de pelitas (Dozo et al. 2004). Los fósiles provienen de la sección inferior de la columna correspondiente a la Fm. Sarmiento, compuesta por tobas finas y macizas retrabajadas, con intercalación de limolitas, areniscas finas y medias y ocasionalmente lentes conglomerádicos intraformacionales.

**Edad:** Inicialmente se suponía una Edad Deseadense para estos sedimentos (ver Dozo et al. 2004). Los fósiles exhumados en este yacimiento por un lado sustentan la asignación de la fauna a la EM Deseadense; sin embargo, por otra parte algunos de ellos son característicos de la EM Tinguiririquense (Dozo et al. 2004, 2005).

**Colecciones:** Las colecciones en esta localidad estuvieron a cargo de la Dra. M. T. Dozo (CENPAT-CONICET).

**Fauna de Dasypodoidea:****Dasypodidae****Euphractinae****Euphractini**

*Prozaedyus* sp.?

*Archaeutatus* sp. nov.

*Parutaetus chilensis* ?

Gen. nov. *A planus*

### **Eutatini**

*Meteutatus percarinatus*

### **Peltephilidae**

*Peltephilus undulatus*

*Peltephilus* sp. nov. C

## PROVINCIA DE RÍO NEGRO

### ROCAS BAYAS

**Ubicación geográfica:** Esta localidad se encuentra en el margen SO de la meseta de Colitoro (área de Maquinchao), Dpto. 25 de Mayo. Coordenadas 41° 01'S y 69° 02' O (Pascual et al. 1984).

**Geología:** Los sedimentos de esta localidad no han sido asignados formalmente a ninguna Formación. Se encuentra una secuencia psamo-pelítica, dividida en dos secciones; de la sección inferior provienen los restos recuperados (Bond et al. 1997).

**Edad:** En un primer momento los niveles portadores se asignaron a la EM Deseadense (Pascual et al. 1984). Sin embargo, a partir del estudio de nuevos restos se propuso que estos sedimentos corresponden a la EM Tinguiririquense (Bond et al. 1997, Hitz et al. 2000)

**Colecciones:** Las primeras colecciones han sido realizadas por integrantes del Servicio Geológico Nacional, luego estos yacimientos fueron prospectados por integrantes del convenio MLP-Duke University.

### **Fauna de Dasypodoidea:**

#### **Dasypodidae**

#### **Euphractinae**

#### **Eutatini**

*Barrancatatus rigidus*

**Dasypodoidea indet.**

## PROVINCIA DE MENDOZA

QUEBRADA FIERA

**Ubicación geográfica:** La localidad fosilífera está al Sur de la Provincia de Mendoza, Dpto. de Malargüe, a unos 12 km al SSO del Puente Zampal de la Ruta Nacional 40. Coordenadas 36° 33' S, 69° 42' O (Bond y Pascual 1983)

**Geología:** Los sedimentos portadores están en la parte superior del "Complejo Vulcano-sedimentario del Terciario inferior" (Gorroño et al. 1979).

**Edad:** Se realizó la datación de un basalto que se creía que se había depositado concomitantemente con los sedimentos portadores de la fauna. Sin embargo, esta colada basáltica habría sido posterior a la depositación de los sedimentos mamalíferos. La datación en cuestión dio una edad de 12,2 Ma, mientras que los mamíferos allí exhumados indican una edad deseadense (Bond y Pascual 1983, Reguero y Castro 2004, Cerdeño et al. 2009)

**Colecciones:** Las primeras colecciones han sido realizadas por geólogos de YPF, quienes encontraron diversos restos de mamíferos y aves (Gorroño et al. 1979). En diciembre de 1979 Bond y Pascual (DCPV MLP) realizaron colecciones en este sitio. Actualmente Cerdeño y Pujos (CRICYT-CONICET), se encuentran realizando colecciones en Quebrada Fiera.

**Fauna de Dasypodoidea:****Dasypodidae****Euphractinae****Euphractini**

*Prozaedyus* sp.

Gen. nov. *B. petrinus*

**Eutatini**

*Meteutatus lageniformis*

Gen. nov. *D. ornatus*

**Peltephilidae**

*Peltephilus undulatus*

**Dasypodoidea indet.**

### 4.1.2. Localidades extra-Patagónicas

#### PROVINCIAS DE CORRIENTES Y ENTRE RÍOS

#### ARROYO MARÍA GRANDE y RÍO CORRIENTES

Figura 4.11

**Ubicación geográfica:** Los afloramientos correspondientes a la Fm. Fray Bentos en Argentina se encuentran en las Provincias de Corrientes y Entre Ríos. Los restos estudiados provienen del Río Corrientes y del Arroyo María Grande (Perugorría), Dpto. Curuzú Cuatiá, Corrientes.

**Geología:** los sedimentos están compuestos por areniscas muy finas a limos, desde puramente arcillosas hasta calcáreos-arcillosas. Su color es pardo-rosado a rosado e incluso rojizos. La dureza es variable, bastante friable en algunas zonas; en los sectores donde el sedimento está algo silicificado adquiere su máxima dureza. En general la estratificación es poco visible, lo que le confiere aspecto masivo a los sedimentos; no obstante en los niveles basales se pueden observar conglomerados (Herbst y Santa Cruz 1985 y bibliografía allí citada).

**Edad:** La fauna asociada hallada en Corrientes indica claramente una edad Oligoceno inferior (Herbst y Santa Cruz 1985). Según Bond, *et al.* (2001) el único ejemplar hallado en Entre Ríos indicaría una edad Oligoceno tardío? (Deseadense, en la escala edad-mamíferos de América del Sur). La asociación faunística de mamíferos registrada en Uruguay indica una edad Deseadense (Oligoceno tardío) (Mones y Ubilla 1978, Perea 1993, Reguero *et al.* 2003).

**Colecciones:** En Corrientes sólo se han hallado restos de mamíferos (Podestá, 1899; Alvarez, 1978). Los taxa registrados son: *Ameghinotherium curuzucuatiense* Podestá, *Prohegetotherium* sp., *Propachyrucus* sp. y ejemplares fósiles con probable afinidad a la familia Archaeohyracidae. La fauna en general está mal preservada e integrada por restos fragmentarios (Alvarez, 1978). El primer registro fósil de vertebrados en la provincia de Entre Ríos de la Formación Fray Bentos corresponde a un molar superior (M1 o M2? derecho, completo, ectolofodonte y braquiodonte) aislado asignado a la subfamilia Uruguaytheriinae (Astrapotheria, Astrapotheriidae), con probables afinidades a *Uruguaytherium*? (Bond, *et al.*, 2001). Este ejemplar fue hallado en la Cañada de Las Achiras,

Estancia Villa Teresa, a 10 km al este de Pronunciamiento, Departamento Uruguay, Entre Ríos. Este hallazgo permitió ratificar una Edad Deseadense (Oligoceno tardío?) para esta Formación (Bond, *et al.*, 2001). El hallazgo de *Proborhyaena cf. gigantea* Amegh. (Marsupialia, Borhyenidae) en sedimentos uruguayos permitió asegurar sin duda alguna que esta formación se depositó durante el Deseadense (Oligoceno tardío) (Mones y Ubilla, 1978, Reguero *et al.* 2003b). Tofalo (1987) cita la presencia de fitolitos de gramíneas de diversos tipos en muestras sedimentarias de las provincias de Corrientes y Entre Ríos.

#### **Fauna de Dasypodoidea:**

Bond *et al.* (1998) reconocieron por primera vez la presencia de Cingulata, entre los cuales identificaron *Machlydoterium* sp. y un Euphractini gen. et sp. nov. Del reestudio de esos materiales y de nuevos recientemente colectados, Carlini *et al.* (2007) reconocen la validez del nuevo Euphractini mencionado, e incorporan otro Euphractini (gen. et sp. nov. 2), a la vez que plantean la posibilidad de que la porción de osteodermo referida a *Machlydoterium* sp. sea un Peltephilidae. De acuerdo a esta revisión la fauna de Dasypodoidea sería la siguiente:

#### **Dasypodidae**

#### **Euphractinae**

#### **Euphractini**

Gen. nov. B sp. nov.

*Amblytatus pandus*

#### **Peltephilidae**

*Peltephilus* sp.

## 4.2. BOLIVIA

### 4.2.1. Departamento de La Paz

#### SALLA

**Ubicación geográfica:** Los afloramientos correspondientes a los niveles de Salla están ubicados a unos 95 km al SE de La Paz, Departamento de La Paz en la Cordillera oriental. Las exposiciones están a unos 4000 msnm, y están ubicados aproximadamente entre los 17° 8'–17° 14' S y los 67° 37'–67° 40' O.

**Geología:** La unidad fosilífera principal se ha llamado Estratos de Salla (Couches de Salla o Salla Beds) y consiste en unos 540 m de sedimentos bien consolidados

de arcillas con colores rojizos, marrones, rosados y limolitas que se depositaron principalmente en un entorno fluvial. Los Estratos de Salla representan una unidad en parte correspondiente a la Formación Coniri (ver MacFadden et al. 1985 y Marshall y Sempere 1991).

**Edad:** Las primeras aproximaciones a la edad de estos sedimentos fue realizadas por Hoffstetter (1968), quien determinó que la fauna era contemporánea a la de los niveles deseadenses de Patagonia, es decir, Oligoceno inferior en ese momento. A partir de 1985 se realizaron numerosas dataciones para intentar calibrar la edad de los sedimentos portadores de fauna en Salla. MacFadden et al. (1985), basados en magnetoestratigrafía y dataciones radimétricas, establecen una edad de 26,4 Ma para los niveles medios portadores de *Branisella* (Primates, Platyrrhini) y establecen que toda la secuencia tiene una edad Oligoceno tardío-Mioceno temprano. A conclusiones similares abordan Hyashida y Danhara (1985) y Naeser et al. (1987), a partir de nuevas dataciones, proponen un lapso de 22-28 Ma (Oligoceno tardío-Mioceno temprano) para los sedimentos portadores. Finalmente Kay et al. (1998) presentan nuevas dataciones, y revisan y discuten las dataciones anteriores. Los niveles inferiores fueron datados en ca. 29,4 Ma y los más jóvenes en ca. 25,5. Pero definen a las faunas más conocidas, incluyendo los niveles con *Branisella*, provenientes de varios niveles dentro del Chron C8, entre los 25,82 y los 27,02 Ma, sugiriendo que los niveles de Salla son más jóvenes que los de Patagonia (ver Kay et al. 1998).

**Colecciones:** Los primeros fósiles de Salla fueron descubiertos por G. Bejerano en 1962. Las primeras grandes colecciones fueron realizadas por L. Branissa entre los años 1964 a 1966, enviado por la Universidad de Princeton. En 1965 R. Hoffstetter viaja con Branissa a Salla, y años más tarde publica la primer lista faunística de Salla (Hoffstetter 1968). A partir de estas primeras colecciones, se realizaron varias contribuciones acerca de la fauna de Salla, lo que despertó el interés de varios investigadores. Esto generó que se realicen nuevas colecciones durante la década del 80, en las cuales participaron K. Campbell (Los Angeles County Museum), B. MacFadden (University of Florida), C. Villarroel y F. Anaya (GEOBOL), R. Cifelli (University of Oklahoma), N. Jonson y L. McRae (Darmouth Collage), entre otros. Las colecciones continuaron durante la década del 90 con la

participación de MacFadden y B. Shockey (UF), Anaya (MNHN-Bol) y Kay (Duke University).

### **Fauna de Dasypodoidea:**

#### **Dasypodidae**

#### **Euphractinae**

#### **Euphractini**

*Archaeutatus malaspinensis?*

Gen. nov. B sp. nov.

*Amblytatus* sp. nov.

#### **Peltephilidae**

*Peltephilus undulatus*

*Peltephilus* sp. nov. A

#### **Dasypodoidea inc. sedis**

*Eocoleophorus glyptodontoides*

### LACAYANI

**Ubicación geográfica:** Los afloramientos de Lacayani están ubicados al SE de Palca, a unos 30 km de La Paz y 50 km al NO de Luribay a unos 3400 m de altitud en las laderas occidentales de la Cordillera Oriental.

**Geología:** el yacimiento consiste en una formación pequeña, compuesta principalmente por capas rojizas, discordantes tanto de los niveles del Paleozoico, como de los cretácicos. En unas pocas decenas de metros de espesor, se observa desde abajo hacia arriba, la siguiente secuencia: 1) una alternancia de arcillas, areniscas y conglomerados pardo-amarillos, cuyas rocas se forman de areniscas paleozoicas, y pelitas y areniscas volcánicas del Cretácico, 2) un nivel de cineritas blancas de unos 50 cm de espesor y 3) un nivel de arcillas rojizas de donde se obtuvieron los restos de mamíferos fósiles (Hoffstetter 1971).

**Edad:** Hoffstetter (1971) asigna esta fauna a la EM Deseadense, al establecer comparaciones con Salla y con Patagonia, aunque plantea la posibilidad de que no sean exactamente sincrónicas: “*La faune de Lacayani possède un fonds commun, notamment par ses Notongulés (dont Trachytherus, très significatif) et ses Edentés, avec celle de Salla-Luribay (Bolivie) et celle du Deseado (Patagonie). Il est clair que le trois faunes appartiennent au Déséadien (Oligocène*

*inf.) sans qu'on puisse exclure la possibilité de légers décalages chronologiques, de toute façon minimales.”* (Hoffstetter 1971: 3).

**Colecciones:** Este yacimiento fue descubierto por Martínez, Mattauer y Tomasi en 1969. Luego se han realizado varias expediciones entre los años 1969 y 1971, con la participación de los nombrados arriba a los que se les sumaron Hoffstetter y Branisa (Hoffstetter 1971).

**Fauna de Dasypodoidea:**

**Dasypodidae**

**Euphractinae**

**Euphractini**

Gen. nov. B sp. nov.

*Amblytatus* sp. nov.

4.3. URUGUAY

4.3.1. Dpto. de Canelones

RÍO SANTA LUCÍA

**Ubicación geográfica:** Las exposiciones se encuentran sobre los márgenes del Río Santa Lucía, Paso del Cuello, Dpto. de Canelones.

**Geología:** Los sedimentos son areniscas pardo-rojizas y corresponden a la Fm. Fray Bentos (Perea 1993).

**Edad:** La fauna presente en estos sedimentos permite corroborar una edad Deseadense (Oligoceno tardío) para la Formación Fray Bentos.

**Colecciones:** Las principales colecciones de mamíferos provenientes de la Formación Fray Bentos en Uruguay provienen del Río Santa Lucía (Reguero et al. 2003b). Sin embargo, hay otra localidad con dasipódidos en Fm Fray Bentos: Roselli (1976) cita la presencia de *Dasypodon atavus* para el Dpto. de Colonia, Barranca de los Loros, lamentablemente hasta el momento no se han podido revisar estos restos (depositados en Museo Paleontológico de Nueva Palmira, Dpto. de Colonia, Uruguay) y solo se cuenta con unos dibujos lineales de los restos en cuestión en Roselli (1976).

**Fauna de Dasypodoidea:**

**Dasypodidae**

**Euphractinae****Euphractini**

Gen. nov. B sp. nov.

*Amblytatus* sp. nov.

## 4.4. BRASIL

## 4.4.1. Estado de San Pablo

TREMembÉ

**Ubicación geográfica:** Los sedimentos pertenecientes a la Cuenca de Taubaté se ubican al NE de San Pablo y ocupan unos 2400 km<sup>2</sup>; los restos de mamíferos fósiles proceden de la Fm. Tremembé, situada en la ciudad de Santa Fé, Distrito Municipal de Tremembé. Las coordenadas aproximadas son S 22° 58' y O 45° 33' (Oliveira et al. 1997).

**Geología:** Los mamíferos fósiles provienen de niveles de arcillas compactas de color verdoso (ver Oliveira et al. 1997, Berqvist y Ribeiro 1998).

**Edad:** La fauna colectada en estos sedimentos indica una EM Deseadense (Oliveira et al. 1997, Berqvist y Ribeiro 1998, Vucetich y Ribeiro 2003).

**Fauna de Dasypodoidea:****Dasypodoidea inc. sedis***Eocoleophorus glyptodontoides*

## 4.5. CHILE

## 4.5.1. Chile Central

TINGUIRIRICA

**Ubicación geográfica:** Sector Termas del Flaco, Cordillera Principal, Chile Central. Coordenadas S 34° 59' y W 70° 26', a unos 2 km al NO de Termas del Flaco, al N del Río Tinguiririca (Wyss et al. 1994).

**Geología:** Los sedimentos portadores pertenecen a la Fm. Abanico (= Coya Machalí). La geología de este yacimiento se detalla en Charrier et al. (1990) y Flynn et al. (2003).

**Edad:** Las dataciones absolutas realizadas en los sedimentos portadores indican una edad aproximada de 31,5 Ma (Oligoceno inferior). Esta localidad es la localidad Tipo de la EM Tinguiririquense (ver Flynn et al. 2003).

**Fauna de Dasypodoidea:**

**Dasypodinae**

**Euphractinae**

**Euphractini**

*Parutaetus chilensis*

**Eutatini**

*Barrancatatus tinguiririquensis*

#### 4.6. RELACIONES ENTRE LAS LOCALIDADES ESTUDIADAS

A partir de las diferentes asociaciones faunísticas registradas en las localidades estudiadas se ha realizado un análisis de Similitud Faunística entre cada una de ellas. Se han incluido todas las localidades asignadas al Deseadense s.l., así como aquellas asignadas al Tinguiririquense y se ha incorporado también la fauna Colhuehuapense de la localidad tipo de la Edad (Gran Barranca). Las faunas incluidas en el análisis han sido revisadas y actualizadas de acuerdo a la sistemática presentada en el Cap. 5 de esta Tesis.

Los coeficientes más utilizados para examinar las diferencias temporales y geográficas entre las faunas Mamíferos de América del Sur son los coeficientes de Simpson y de Jaccard (e.g. Madden et al. 1997, Carlini y Scillato-Yané 1999, Croft 2007, Gelfo et al. 2009a y b). El coeficiente Jaccard (CJ), es la proporción de C (número de taxones comunes entre dos conjuntos o faunas), y el número total de taxones presentes en ambos conjuntos:  $CJ = C / (n1 + n2 - C)$ , donde n1 y n2 son los números de los taxones en el conjunto más pequeño (n1, menos diverso) y en el mayor (n2, más diverso), respectivamente (Fallaw 1979, Landau et al. 2007). El coeficiente de Simpson (CS) se expresa como cociente entre C (número de taxones en común entre dos conjuntos o faunas) y N (el número de taxones presentes en el conjunto más pequeño, el menos diverso):  $CS = (C / N) \times 100$  (Simpson 1960, Cifelli 1985).

El CJ enfatiza las diferencias entre agrupaciones, es más sensible a las diferencias en la diversidad y asume que las diferencias entre los conjuntos son reales (Falaw 1979, Landau et al. 2007, Schmachtenberg 2008). Simpson (1960) observa que el CJ es el más indicado para realizar este tipo de análisis, siempre y cuando las faunas a comparar sean bien conocidas y de tamaños similares, pero si hay una gran discrepancia en el número de taxones, la fauna con mayor número de taxones distorsiona el valor resultante de modo que el grado de relación entre las dos faunas puede ser “engañosa”.

El CS (Simpson 1960), fue ideado para reducir al mínimo el efecto del tamaño desigual de las dos faunas que se comparan, destaca la similitud y reduce al mínimo el efecto del tamaño desigual de los dos conjuntos que se comparan. El CS considera que las diferencias en diversidad pueden ser diferencias del muestreo (deficiencia, diferencias de preservación, etc.) (Falaw 1979, Landau et al. 2007, Schmachtenberg 2008).

Varios autores han evaluado ambos coeficientes señalando sus ventajas y desventajas. Hughes (1973) critica el uso del CS, afirmando que sería más razonable dar mayor importancia a las faunas grandes bien conocidas que a las faunas pequeñas poco conocidas, que los pequeños aumentos en la información pueden producir efectos desproporcionadamente grandes en los resultados, y que los pequeños errores en los datos puede tener "graves consecuencias". Hazel (1970) recomienda que el coeficiente de Simpson debiera ser utilizado en conjunción con otros que hagan hincapié en las diferencias. Por otro lado Flynn (1986) plantea que el uso del CS es el más útil para medir semejanzas entre faunas fósiles, ya que suele haber grandes diferencias en diversidad taxonómica y esto puede ser un artefacto del muestreo y de la preservación de los restos. Para el CS aquellas faunas que no tienen taxones en común, tienen una semejanza faunística de cero, pero si todos los taxones de la fauna con menor diversidad se encuentran en la fauna más diversa, la similitud es de 100 (Croft 2007).

Este análisis se ha realizado mediante ambos coeficientes a fin de evaluar probables diferencias en los resultados y minimizar los errores.

#### 4.6.1. Metodología

El análisis de similitudes faunísticas se realizó en dos etapas. Primero se confeccionó un análisis entre todas las faunas (todas aquellas que contengan dasypodoideos) asignadas al Oligoceno de Sudamérica. Una vez realizado este análisis, e identificados los diferentes “ensambles” faunísticos (Edades Mamífero y Faunas), se efectuó un nuevo análisis de similitud entre las diferentes unidades biocronológicas previas y posteriores a fin de analizar las relaciones de la EM Deseadense *s. l.* en un contexto biocronológico más amplio.

Para calcular el análisis de cluster entre las diferentes localidades se confeccionó una matriz básica de datos (MBD), como unidades operativas (OTUs) se utilizaron las localidades a estudiar y como variables se utilizaron los taxones de Dasypodoidea estudiados (ver Anexo 4.1). Los taxones se tomaron a nivel de especie, generalmente estos análisis se han realizado a nivel de género o categorías superiores. El tipo de análisis que se ha realizado comprende faunas muy cercanas temporal y espacialmente por lo que las diferencias a nivel de género no serían significativas.

En el segundo análisis también se realizó una MBD, se tomaron como OTUs las EM y otras unidades biocronológicas reconocidas en el análisis previo y en otras contribuciones (ver Anexo 4.2). Como variables se utilizaron los diferentes taxones, aunque en este caso se tomaron a nivel genérico, debido a la ausencia de especies en común entre algunas faunas y porque esta categoría taxonómica podría permitir una agrupación más inclusiva entre las unidades biocronológicas. La información taxonómica de las faunas no asignadas al Oligoceno no fueron totalmente revisadas, ya que no es sujeto de esta Tesis, en esos casos se contó con la información disponible en la bibliografía.

Los análisis de cluster se realizaron mediante el software PAST v 1.97 (Hammer et al. 2001), y se aplicaron los coeficientes de Simpson y de Jaccard. Las relaciones de similitud entre los OTUs se representan por medio de fenogramas por la técnica de “ligamiento promedio” UPGMA (*Unweighted pair-group method using arithmetic averages*), esta técnica es aplicada por el mismo programa.

### 4.6.2. Resultados

Relaciones entre localidades: Los resultados obtenidos a partir de la aplicación de ambos coeficientes son similares, en ambos casos quedan representadas las grandes agrupaciones de igual manera (Figura 4.12 y 4.13). Las diferencias observadas corresponden al grado de similitud entre las agrupaciones y a algunas de las relaciones internas de estas agrupaciones. Estas diferencias se deben a las diferencias en el tratamiento de la información en ambos coeficientes, ya que en algunos casos las faunas son muy poco diversas, estando representadas sólo por 1,2 ó 3 especies (e.g. BRA: Brasil, Tremembé; RB: Rocas Bayas; URU: Uruguay, Río Sta. Lucía).

En ambos análisis se reconocen como agrupaciones de mayor jerarquía: a) el **nodo 1** contiene a la localidad tipo de la EM Tinguiririquense (TINGUI: Tinguiririca, Chile) agrupada con las siguientes localidades: La Curandera manchón (LCURM), La Cancha (LCANCH), Cañadon Blanco (CÑBL) y Rocas Bayas (RB); b) el **nodo 2** incluye a la localidad tipo de la EM Deseadense (LF: La Flecha) junto a: Quebrada Fiera (QF), Cabeza Blanca (CBL), El Pajarito (EP), Las Cascadas (LCAS), La Florida (LFLO), Pico 1 (P1), La Meseta (LMES), Laguna de los Machos (LMACH), ScarrittPocket (SP), Pico Truncado (PT), La Curandera (LCUR), La Cantera (LCANT), Barrancas Blancas (BBL), las localidades de la Fm. Fray Bentos en Corrientes (CORR), las localidades de la Fm. Fray Bentos en Uruguay (URU), Salla, Bolivia (SAL), Lacayani, Bolivia (LACAY) y Tremembé, Brasil (BRA); c) el **nodo 3** incluye solo una localidad, la cual corresponde a la localidad tipo de la EM Colhuehuapense, representada por niveles colhuehuapenses de Gran Barranca (COLH).

El nodo 2 está agrupando un gran número de localidades las cuales están secuencialmente organizadas en grupos menores. La primera división separa dos *clusters* principales, el primero de ellos reúne localidades patagónicas (**nodo 4**) y el otro contiene las localidades extra-patagónicas (**nodo 5**). A su vez, el nodo 5 se divide en dos grupos menores **nodos 6 y 7** con marcadas diferencias entre si. El nodo 6 incluye varias localidades entre las que se encuentra la localidad Tipo de la EM Deseadense y varias otras localidades típicamente deseadenses (e.g. CBL, LCAS) y el nodo 7 reúne tres localidades consideradas previas al Deseadense (LCANT, LCUR, BBL).

Relaciones entre unidades biocronológicas: como resultado de este análisis también se produjeron resultados similares mediante la aplicación de ambos coeficientes. Los resultados se describen sobre los gráficos resultantes del CS ya que quedan mejor definidas las agrupaciones (Figura 4.14). Se reconoce un primer *cluster* (**nodo A**) compuesto por las faunas del Eoceno medio: la fauna de Paso del Sapo (47,5 Ma, Tejedor et al. 2008) y las dos sub-edades del Casamayorensis (ver Ciffelli 1985), Eoceno medio-tardío. Una segunda agrupación (**nodo B**) reúne al resto de las unidades biocronológicas, en este nodo se produce una dicotomía que define dos conjuntos: el **nodo D**, definido por las faunas miocénicas (Colhuehuapense, “Pinturense” y Santacrucesense *s.l.*); y el **nodo C** que incluye las faunas del Eoceno tardío y las del Oligoceno.

Dentro del nodo C quedan separadas las asociaciones faunísticas del Eoceno tardío (**nodo E**), el Mustersense y la fauna de los niveles de “El Nuevo” (GBV 60) en Gran Barranca; y las del Oligoceno (**nodo F**) formando un *cluster* independiente. A partir del nodo F se diferencian dos grupos uno formado por la EM Tinguiririquense y otro por faunas pre-deseadenses (**nodo G**), y por otra parte la EM Deseadense.

#### 4.6.3. Discusión

Relaciones entre localidades: Las tres agrupaciones principales que se resuelven en los análisis están agrupando a las faunas tinguiririquenses (nodo 1), las faunas deseadenses *s.l.* (nodo 2) y la fauna colhuehuapense (nodo 3).

Las faunas pertenecientes a la EM Tinguiririquense son: La Curandera “manchón” (ver arriba La Curandera, pag. 49), los niveles referidos como “La Cancha” (GBV-19) en Gran Barranca, Cañadón Blanco de Roth y Rocas Bayas. Estos resultados son acordes a las asignaciones temporales realizadas por otros autores para estas localidades, principalmente a partir del estudio de ungulados nativos (Bond et al. 1996a y b, Hitz et al. 2000, Croft et al. 2003, Reguero et al. 2003a, Flynn et al. 2003), marsupiales (Flynn y Wyss 1999) y dasipódidos (Carlini et al. 2009). Sin embargo, las faunas de marsupiales y dasipódidos de Tinguiririca estarían indicando ciertas diferencias respecto a las equivalentes en Patagonia, y estas diferencias probablemente estén reflejando diferencias paleobiogeográficas o paleoaltitudinales, las cuales resultan todavía poco definidas (Flynn y Wyss

1999, Carlini et al. 2009). La baja similitud entre los taxones de la localidad Tipo de la EM Tinguiririquense y los taxones presentes en las localidades patagónicas en la fauna de Dasypodoidea, estarían indicando que las diferencias faunísticas entre estas localidades podrían deberse a: 1) causas paleobiogeográficas, la localidad tipo está aproximadamente a los 34° S de latitud, Rocas Bayas aproximadamente a los 41° S y el resto de las localidades entre los 44° y 45° S; 2) diferencias en la diversidad de dasypodoideos a causas de diferencias en el muestreo en las diferentes localidades, en “La Cancha” se han identificado 9 especies de Dasypodidae, mientras que en Rocas Bayas, por ejemplo, solo una. De acuerdo a las dataciones conocidas para la localidad Tipo y “La Cancha”, la EM Tinguiririquense quedaría definida aproximadamente entre los 33,7 y 31,5 Ma. (Oligoceno más temprano), y sería la primer fauna posterior al límite Eoceno-Oligoceno.

En el presente análisis se ha incluido solo la localidad Tipo de la EM Colhuehuapense, por lo tanto esta EM queda sólo definida por la fauna de los niveles colhuehuapenses de Gran Barranca, los cuales han sido datados en ca. 20 Ma (Mioceno temprano) (Ré et al. 2010a).

El resto de las localidades, agrupadas en el nodo 2, podrían ser definidas como Deseadenses *s.l.* Dentro de esta gran agrupación se observa una primera división entre las localidades extrapatagónicas y las localidades patagónicas. La separación entre estos dos grupos podría tener su explicación en diferencias temporales o diferencias paleobiogeográficas. Tomando como referencia la edad de Salla (Bolivia), el conjunto reunido por el nodo 5 podría ubicarse dentro del lapso comprendido entre los 25,82 y los 27,02 Ma (Kay et al. 1998). Teniendo en cuenta que dentro del conjunto del nodo 4 se encuentran faunas datadas entre los ~30 Ma (La Cantera, nodo 7) y los ~23 Ma (La Flecha, nodo 6), se podría afirmar que las diferencias en composición faunística con el nodo 5, no serían exclusivamente por una diacronía entre las diferentes localidades.

De esta manera las diferencias entre las localidades deseadenses de Uruguay, Corrientes, Brasil y Bolivia (nodo 5) y las patagónicas (nodo 4) podrían explicarse, no sólo por diacronía, sino fundamentalmente debido a diferencias paleobiogeográficas. Estos resultados concuerdan con las propuestas de Bond et al. (1998), Vucetich y Ribeiro (2003), Reguero et al. (2003b), Reguero y Cerdeño

(2005) y Carlini et al. (2007). Estas localidades temporalmente pertenecen a una EM Deseadense s. st., aunque presenta diferencias con las localidades de edad equivalente en Patagonia debidas a causas paleobiogeográficas. Una diferencia importante en la composición entre estos dos grupos reside en la ausencia de Stegotheriini (Dasypodinae) y Eutatini (Euphractinae) en las localidades del “norte” y la ausencia de *Ecoleophorus* en las localidades australes, un taxón que se habría originado en bajas latitudes, relacionado con un nuevo taxón proveniente del Paleógeno de Perú (Ciancio et al. 2005).

Lamentablemente no existen localidades de edades equivalentes en latitudes intermedias que permitan estudiar de mejor manera estas diferencias, la localidad “patagónica” ubicada más al norte es Quebrada Fiera y esta localidad presenta dasypodoideos netamente patagónicos, por lo que se asocia a las faunas patagónicas (*contra* Reguero y Cerdeño 2005).

Dentro de las faunas patagónicas (nodo 4) quedan dos grupos bien separados representados por las localidades que presentan faunas que se asignan al Deseadense s.st. (nodo 6) y una serie de localidades que están representando faunas asignadas a un lapso “postinguiriquense-predeseadense”. Estas últimas están representadas por La Cantera, La Curandera y Barrancas Blancas. La Cantera, en el contexto estratigráfico de Gran Barranca claramente está definida en ese lapso, los niveles clásicos de La Curandera han sido referidos recientemente a la EM Tinguiriquense (Hitz et al. 2000, Reguero et al. 2003a); y Barrancas Blancas, dada a conocer recientemente por Dozo et al. (2004); presenta una asociación faunística que apoya tanto su asignación a la EM Deseadense como a la EM Tinguiriquense (Dozo et al. 2004, 2005). Este conjunto de faunas “postinguiriquense-predeseadense”, se referirá a lo largo de esta Tesis como “Predeseadense”, ya que estas estarían definiendo un nuevo lapso que probablemente, en estudios futuros e involucrando mayor número de taxones (de otros grupos de mamíferos), podría definirse como una nueva EM cuya localidad tipo debería ser La Cantera.

En la última campaña realizada a los niveles fosilíferos de La Curandera (2005), se ha reconocido una secuencia estratigráfica de dos niveles con faunas diferentes. Esta sucesión es equivalente a la sucesión La Cancha-La Cantera en Gran Barranca. Por este motivo en esta revisión se consideran dos niveles

referidos a La Curandera (ver arriba), uno de ellos (LCURM) concuerda con la asignación al Tinguiririquense y los niveles clásicos (LCUR) estarían representando la fauna predeseadense. Estas faunas predeseadenses, según las dataciones provenientes de La Cantera, se encontrarían entre los 31,1 y 29,5 Ma.

El nodo 6 esta conteniendo las localidades con faunas pertenecientes a la EM Deseadense. Entre ellas se encuentran: a) las típicas localidades Deseadenses como La Flecha, Cabeza Blanca, Scarritt Pocket y Pico truncado; b) otras menos conocidas, El Pajarito, Lag. de Los Machos y Las Cascadas; c) las nuevas localidades La Florida, Pico 1 y La Meseta, y d) Quebrada Fiera, que correspondería a la localidad con dasypodoideos “patagónicos” más septentrional conocida.

Las características de estas faunas Deseadenses son: 1) la presencia de una especie de *Stegotherium* (*S. sp. nov?*), afín a *S. variegatum* y de *Prozaedyus*, taxones típicamente colhuehuapenses y de faunas posteriores; 2) la presencia de varios géneros y especies exclusivos de este lapso (e.g. *Amblytatus*, Gen. Nov. A, Gen. Nov. D), y 3) la ausencia de *Barrancatatus*, taxón típico de faunas predeseadenses.

De acuerdo a las dataciones realizadas en algunas localidades presentes en este grupo (Scarritt Pocket, La Flecha, Pico Truncado, Gran Barranca), la EM Deseadense en Patagonia se ubicaría entre los ca. 27 y los 23 Ma. Sin embargo, teniendo en cuenta el ordenamiento de las localidades dentro de este *cluster* (definido por el nodo 6), se reconoce un grupo bien definido en ambos análisis compuesto por LCAS, LFLO, P1, LMES, LMACH, SP y PT (Deseadense 1); separado de las localidades restantes: QF, CBL, LF y EP (Deseadense 2), que aparecen definidos como un grupo en el análisis realizado mediante el Coeficiente de Simpson (Figura 4.12). Teniendo en cuenta las dataciones de las localidades incluidas en cada agrupación, se podría pensar que estas localidades no son sincrónicas, sino que el Deseadense 1 estaría definido dentro de un lapso cercano a los 27 Ma y el Deseadense 2, más moderno, cercano a los 23 Ma. La presencia de *Sadypus* (*Sadypus sp. nov.*) en las localidades del Deseadense 1 podría estar indicando una antigüedad mayor en esta fauna, ya que este sería el último registro del genero, presente en las faunas predeseadenses y en las tinguiririquenses.

Sin embargo, las diferencias en la composición de dasipódidos no son significativas para definir claramente una diacronía en estas faunas, ya que diferencias en las distribuciones paleobiogeográficas de carácter local podría ser una causa plausible. Nuevas dataciones y análisis faunísticos más abarcativos podrían mejorar el conocimiento de las relaciones entre las distintas localidades deseadenses de Patagonia.

Relaciones entre unidades biocronológicas: Este análisis refuerza la presencia de una nueva fauna predeseadense-postinguiriquense, la cual resulta más afín a la fauna tinguiriquense que a la deseadense. Paralelamente a este análisis se realizó otro similar pero en lugar de tomar toda la EM Deseadense como una única unidad biocronológica se separó a la EM Deseadense en tres, de acuerdo a los resultados del análisis anterior (Deseadense 1, Deseadense 2 y Deseadense 3, este último incluyendo a las localidades extrapatagónicas), de esta manera se evita que este resultado sea influenciado por una agrupación arbitraria de todas las faunas deseadenses. Como resultado se mantuvo la misma relación, en el que los tres deseadenses formaron un mismo conjunto en el que lógicamente el Deseadense 3 mostró un grado menor de similitud respecto a los deseadenses patagónicos (Figura 4.15). Por otro lado, la EM Deseadense muestra una mayor similitud con las faunas previas (Tinguiriquenses y "Predeseadenses") que con las posteriores.

Este es el primer estudio en el que se incluye la EM Deseadense en un análisis multivariado de similitud faunística en el contexto de las EM Sudamericanas. Si bien en este sentido esto resulta importante, hay que aclarar que este último análisis tiene un carácter preliminar, ya que los Dasypodoidea de las unidades biocronológicas previas y posteriores al Oligoceno (incluidas en el análisis) no se han revisado totalmente debido a que esto no es objetivo de la presente Tesis y parte de la información ha sido tomada de la información disponible en la bibliografía. Por otro lado, esta es la información que brindan los Dasypodoidea únicamente. Pero este análisis se podría tomar como inicio de un estudio faunístico integral y actualizado del Terciario medio, pero a nivel específico

En resumen, los principales puntos en análisis de la diversidad de dasipodoideos de las localidades asignadas al Oligoceno en Sudamérica, y sus relaciones, son los siguientes (Figura 4.16):

- 1) Se reconoce la presencia de yacimientos con fauna asignada a la EM Tinguiririquense en Argentina. Esta EM pertenece al Oligoceno temprano en el lapso comprendido entre los 33,7 y 31,5 Ma. La diversidad de los Dasypodoidea muestra que existen diferencias entre la composición faunística de Tinguiririca (Chile Central) y la de las localidades patagónicas. Teniendo en cuenta la separación latitudinal entre estas localidades (unos 10°), esta diferencia podría deberse a causas paleobiogeográficas.
- 2) Se establece una edad Oligoceno tardío (27-23 Ma) para la edad de la EM Deseadense. Dentro del conjunto de localidades que definen la EM Deseadense se establece una diferenciación, probablemente por causas biogeográficas entre la fauna de las localidades deseadenses patagónicas y extrapatagónicas.
- 3) Se reconoce una nueva fauna predeseadense-postinguiririquense, identificada a partir de La Cantera y asignada al Oligoceno inferior (31,1 y 29,5 Ma). Esta fauna "Presedeadense" está definiendo un ensamble que completa parcialmente el hiatus que se encuentra entre las EMs Tinguiririquense y Deseadense.
- 4) Se propone la posibilidad de que las localidades deseadenses estén representando dos lapsos temporales dentro de la EM Deseadense, uno cerca de los 27 Ma (Deseadense 1) y otro más cercano a los 23 Ma (Deseadense 2). Nuevas dataciones podrán poner a prueba esta hipótesis.

---

## 5. LOS DASYPODOIDEA DEL OLIGOCENO DE AMÉRICA DEL SUR

“Nature, which has furnished the fox with such an effectual defense, has not forgot the armadillo, the name of which partly describes it. The size of it is about that of a common rabbit, though of a very different shape; the snout, legs, and tail, resembling those of a pig. His whole body is covered with a strong shell, which, answering exactly every where to the irregularities of its structure, protects it from the insults of other animals, without affecting its activity. Besides this, he has another, as a helmet,...; this guard his head, and thus he is every very safe. These shells are variegated with several natural relieves, as it were, in chiaro oscuro, so that they at once his defense, and a beautiful ornament.”

Antonio de Ulloa, 1806

---

### 5.1. ANTECEDENTES

Las primeras descripciones de fauna deseada fueron las realizadas por Florentino Ameghino (1894). En esa primera contribución describe tres especies de Cingulados; una nueva especie, que corresponde, según él, al “gliptodonte” más antiguo hasta ese momento conocido, *Palaeopeltis inornatus*, al cuál sitúa dentro de una nueva familia (Palaeopeltidae). Las otras dos especies son innominadas, pero fueron referidas a dos géneros ya conocidos para la Fauna Santacrucense: un dasipódido, *Proeutatus* sp. y un peltefílido, *Peltephilus* sp.

En su segunda contribución acerca de esa fauna, Ameghino (1897) da a conocer varios nuevos taxones de Cingulata: 1) dos taxones de gliptodontes: *Palaeopeltis inornatus* (descrito en la contribución anterior) y *Glyptatelus tatusinus* (nuevo género y especie), al cual ubica dentro de los Propalaeohoplophoridae, categoría que reúne a gliptodontes basales de la EM Santacrucense; 2) seis nuevos taxones de Dasypodidae, asignados a géneros de faunas más modernas (santacrucenses): *Prozaedyus impressus*, *Prozaedyus planus*, *Proeuphractus setiger*, *Proeuphractus laevis*, *Prodasyus ornatus* y *Proeutatus lageniformis*; 3) tres nuevas especies de peltefílidos: *Peltephilus protervus*, *Peltephilus undulatus* y *Peltephilus depressus*.

Hasta ese momento, parece haber una tendencia de Florentino Ameghino a asociar las nuevas especies a géneros propios del la EM Santacrucense. Esto se explica, dado que la fauna más antigua conocida por él en ese momento era la proveniente de la Fm Santa Cruz, por lo tanto esta comparación era coherente en ese tiempo.

Algunos años después, Ameghino (1902a) vuelve a describir fauna deseadense, en el marco de un extenso trabajo en el que da a conocer muchos taxones provenientes de las colecciones realizadas por su hermano Carlos en diversos yacimientos paleógenos de Argentina (aunque para él eran cretácicos). Ese trabajo sentó la base acerca del conocimiento de los taxones del Paleógeno de Sudamérica, quedando definida la fauna de Cingulados presentes en las EM Casamayoreense, Mustersense y Deseadense (equivalente a sus *Notostylopéen*, *Astraponotéen* y *Pyrotheréen*, respectivamente).

Uno de los grandes hallazgos de Carlos Ameghino es el de “Gran Barranca”, uno de los yacimientos más importantes del Cenozoico medio de Sudamérica. La secuencia estratigráfica de Gran Barranca incluye una serie continua de sedimentos que van por lo menos desde el Eoceno medio hasta el Mioceno temprano. Esta secuencia fosilífera le permitió tanto a Carlos como a Florentino Ameghino establecer las correlaciones entre las distintas faunas, y así reconocer las sucesiones faunísticas. La secuencia establecida en aquel momento, aunque sigue teniendo vigencia, ha tenido modificaciones e inclusión de nuevas faunas (Ameghino 1906, Simpson 1940, Madden et al. 2010, Re et al. 2010a y b).

A partir del conocimiento de este ordenamiento de las faunas sucesivas, Ameghino (1906) propuso que la fauna presente en la EM Deseadense no se continúa de forma “directa” con la fauna de la EM Santacrucense, sino que tiene estrechas relaciones con su subsiguiente, EM Colhuehuapense, y con su precedente, EM Mustersense.

De acuerdo a las tres primeras publicaciones de Ameghino (1894, 1897, 1902a) queda establecido entonces el siguiente listado de Cingulata (de acuerdo a su nomenclatura original):

GLIPTODONTIA Ameghino, 1889

PALAEOPELTIDAE Ameghino, 1897

***Palaeopeltis*** Ameghino, 1894a*Palaeopeltis inornatus* Ameghino, 1894a

## PROPALAEHOPLOPHORIDAE Ameghino, 1891

***Glyptatelus*** Ameghino, 1897*Glyptatelus tatusinus* Ameghino, 1897*Glyptatelus malaspinensis* Ameghino, 1902a

DASYPODA Ameghino, 1889

DASYPIDAE Ameghino, 1889

***Proeuphractus*** Ameghino, 1886*Proeuphractus setiger* Ameghino, 1897*Proeuphractus laevis* Ameghino, 1897***Prodasypus*** Ameghino, 1894a*Prodasypus ornatus* Ameghino, 1897***Meteutatus*** Ameghino, 1902a*Meteutaus lageniformis* (Ameghino, 1897)*Meteutaus concavus* Ameghino, 1902a? *Meteutaus anthinus* Ameghino, 1902a*Meteutaus lucidus* Ameghino, 1902a***Archaeutatus*** Ameghino, 1902a*Archaeutatus malaspinensis* Ameghino, 1902a***Amblytatus*** Ameghino, 1902a*Amblytatus pandus* Ameghino, 1902a*Amblytatus areolatus* Ameghino, 1902a***Sadypus*** Ameghino, 1902a*Sadypus nepotulus* Ameghino, 1902a***Isutaetus*** Ameghino, 1902a*Isutaetus petrinus* Ameghino, 1902a***Hemiutaetus*** Ameghino, 1902a*Hemiutaetus constellatus* Ameghino, 1902a***Anutaetus*** Ameghino, 1902a*Anutaetus tortuosus* Ameghino, 1902a***Prozaedyus*** Ameghino, 1891*Prozaedyus impressus* Ameghino, 1897

*Prozaedyus planus* Ameghino, 1897  
*Prozaedyus tenuissimus* Ameghino, 1902a

PELTATELOIDEA Ameghino 1889  
PELTEPHILIDAE Ameghino, 1894b  
***Peltephilus*** Ameghino, 1887  
*Peltephilus protervus* Ameghino, 1897  
*Peltephilus undulatus* Ameghino, 1897  
*Peltephilus depressus* Ameghino, 1897

Esta es la primera lista que se conoce acerca de la fauna de Cingulados presentes en la EM Deseadense. Lamentablemente, la información acerca de los yacimientos de los cuales provenían los restos descritos no fue precisa, pues estos solo se asignaban a las “Capas con *Pyrotherium*” de Patagonia. Sin embargo, de acuerdo a la información acerca de las campañas realizadas por Carlos Ameghino, se puede saber que las localidades con fauna deseadense conocidas hasta ese momento eran tres: “La Flecha” (Prov. de Santa Cruz), “Cabeza Blanca” y “Gran Barranca” (ambas de la Prov. del Chubut). Aunque muy probablemente Carlos Ameghino haya recogido fósiles de otros yacimientos deseadenses, esos son los únicos que se reconocen a base de las evidencias disponibles. Si bien no hay información acerca de cuál es el yacimiento de donde proviene cada uno de esos taxones en los textos de Ameghino, se puede determinar algunas procedencias a partir de anotaciones que se encontraban junto al material tipo de algunas de las especies (ver Ciancio y Carlini 2008b).

Los siguientes aportes al conocimiento de esta fauna fueron hechos por A. Tournouër y A. Gaudry. El primero de ellos trabajó en varios yacimientos de Patagonia con fauna deseadense, entre ellos “La Flecha”, aunque en esa fauna no estaban bien representados los Cingulata y solo encontró algunos osteodermos aislados de *Palaeopeltis inornatus* (Tournouër 1903, Gaudry 1908).

Loomis (1914), describe algunos restos de Cingulata fósiles colectados en la localidad conocida como “Cabeza Blanca”, como resultado de la “8ª Amherst Expedition” realizada en 1911. Aunque en este trabajo Loomis no nomina nuevas especies, amplía algunas descripciones y propone algunas sinonimias de las

especies descritas por Ameghino, a base de los nuevos restos por él colectados. La lista de Cingulata de Cabeza Blanca, propuesta por Loomis, en 1914 es la siguiente (de acuerdo a su nomenclatura original):

DASYPODA

***Proeutatus*** Ameghino

*Proeutatus lageniformis* Ameghino

***Prozaedius*** Ameghino

*Prozaedius impressus* Ameghino (= *P. planus* Ameghino, 1897)

***Proeuphractus*** Ameghino

*Proeuphractus* sp.

***Peltephilus*** Ameghino

*Peltephilus undulatus* Ameghino (= *P. depressus* Ameghino, 1897)

*Peltephilus protervus* Ameghino

GLYPTODONTIA

***Palaeopeltis*** Ameghino

*Palaeopeltis inornatus* Ameghino

Luego del trabajo de Loomis, ha habido escasos aportes acerca de los Dasypodoidea deseadenses. No es así en el caso de otros mamíferos, los cuales han sido revisados en varias oportunidades y de los cuales se han reconocido nuevos taxones, e.g. los roedores (Wood 1949, Wood y Patterson 1959), ungulados nativos (Patterson 1934, 1935, 1940), marsupiales (Patterson y Marshall 1978, Marshall 1981, 1982, Bown y Fleagle 1993). Simpson, en su extenso trabajo de 1948, introduce cambios en el conocimiento de los Cingulata. Él solo se ocupa de las faunas presentes en las EMs Casamayorensis y Mustersense, sin embargo algunas de las modificaciones taxonómicas realizadas afectaron a taxones deseadenses. Simpson (1948) reduce significativamente el número de taxones descriptos originalmente, estableciendo muchas sinonimias, aunque actualmente algunos de los taxones pasados a sinonimia han sido revalidados (Carlini et al. 2009, Carlini et al. 2010).

Los siguientes aportes acerca de Cingulata deseadenses fueron hechos sobre materiales colectados fuera de la Argentina, más precisamente en Bolivia y Uruguay. En las campañas realizadas por L. Branissa y R. Hoffstetter (entre otros)

a las localidades conocidas como Salla y Lacayani, se han recolectado numerosos restos de mamíferos, los cuales indicaban una EM Deseadense a base de similitudes taxonómicas con faunas de Patagonia (Hoffstetter 1968, Hoffstetter et al. 1971). En cuanto a los Cingulata, estos autores han mencionado los siguientes taxones (*sic*):

## DASYPODIDAE

***Prozaedyus*** sp.***Proeutatus*** sp.**Gen nov.**

## PELTEPHILIDAE

***Peltephilus*** sp.

## GLYPTODONTIDAE

***Glyptatelus*** sp.

La posterior revisión de faunas deseadenses fue realizada por Pascual y Odreman-Rivas (1971); en esta contribución los autores hacen una actualización de las faunas del Terciario de acuerdo a las novedades taxonómicas, y nuevos restos obtenidos en nuevas campañas realizadas por el DCPV-MLP. El listado de Cingulata presentado en ese trabajo es el siguiente:

## DASYPODIDAE

***Prozaedyus*** Ameghino, 1891*Prozaedyus impressus* Ameghino, 1897*Prozaedyus tenuissimus* Ameghino, 1902a***Stenotatus*** sp.***Meteutatus*** Ameghino, 1897*Meteutatus lageniformis* Ameghino, 1897***Pseudostegotherium*** sp.***Peltephilus*** Ameghino, 1887*Peltephilus undulatus* Ameghino, 1897*Peltephilus protervus* Ameghino, 1897

## GLYPTODONTIDAE

***Glyptatelus*** Ameghino, 1897*Glyptatelus tatusinus* Ameghino, 1897

*Glyptatelus? malaspinensis* Ameghino, 1902a

PALAEOPELTIDAE Ameghino, 1897

***Palaeopeltis*** Ameghino, 1894

*Palaeopeltis inornatus* Ameghino, 1894

Luego, en 1976, Lucas Roselli, menciona la presencia de osteodermos de un dasipódido provenientes de Barranca “Los Loros” (Dpto. Colonia, Uruguay), Formación Fray Bentos (Oligoceno). Estos restos fueron asignados con dudas a *Dasypodon atavus* Castellanos, 1925 (Mioceno de Bolivia). La validez de esta especie es discutible, así como su presencia en sedimentos de la Fm. Fray Bentos, pero su revisión no se ha podido efectuar hasta el momento.

En 1977, Scillato-Yané da a conocer dos nuevos taxones de gliptodontes para el Deseadense de Patagonia, *Clypeotherium magnum* y *Propalaeohoplophorinae* gen. et sp. indet., a base de restos provenientes de una localidad conocida como “El Pajarito” (Dpto. Paso de Indios, Chubut); aunque ningún dasipodoideo.

Luego, a partir de la década del ‘80 hay una serie de contribuciones donde se describen cingulados presentes en sedimentos asignados al Deseadense. Algunas de ellas presentadas en congresos con comentarios acerca de la faunas de Cingulata de La Curandera (Scillato-Yané y Carlini 1983), de Quebrada Fiera (Scillato-Yané 1988) y de Salla (Carlini y Scillato-Yané 1999); y otras en publicaciones periódicas describiendo los Cingulata presentes en la Formación Fray Bentos en Uruguay (Perea 1993) y en Corrientes (Bond et al. 1998), y en Fm. Tremembé, Taubaté (Brasil, Olivera et al. 1997).

## 5.2. EJEMPLARES TIPO DE DASYPODOIDEA DESEADENSES

Como ya se ha dicho, las primeras grandes colecciones de mamíferos fósiles provenientes de sedimentos terciarios han sido realizadas por Carlos Ameghino, quien realizó unas 15 campañas a diferentes localidades de Chubut y Santa Cruz entre los años 1887 y 1903, descubriendo los principales yacimientos fosilíferos, yacimientos que aún hoy siguen siendo explotados. En particular, la gran mayoría de los restos de dasipodoideos provenientes de sedimentos paleógenos fueron

colectados por C. Ameghino entre los años 1893 y 1903 (del séptimo al último viaje). Esos restos fueron estudiados por su hermano Florentino (1894, 1897, 1902a), quien a base de ellos describió 48 especies de dasipodoideos distribuidos en las sucesivas asociaciones que conforman las primeras faunas mamalíferas conocidas del Terciario temprano: 19 para su Notostylopeén (Casamayorensis), 9 para su Astraponoteén (Mustersense) y 20 para su Pyrothéréen (Deseadense) (ver Tabla 5.1).

Al principio, en el momento de estudiar los materiales tipo de las especies descritas por Ameghino, nos encontramos con muchas ausencias. En las publicaciones originales de Ameghino no hay referencia a algún número de colección de las especies descritas, y fue mucho después de que él las describiera que los ejemplares fueron depositados en un museo, y no siempre fueron dibujados los ejemplares estudiados. Alrededor de 1930 la gran colección de los hermanos Ameghino (en manos de Carlos Ameghino hasta ese momento) fue adquirida por el Museo Argentino de Ciencias Naturales (Simpson, 1984; Bond, 2000).

Lamentablemente, en el momento en que fueron realizadas las descripciones originales, los materiales tipo usualmente no eran referidos con un número de colección. De hecho, no es sino hasta la cuarta edición del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (con efecto a partir del 1 de enero de 2000) que se propuso la obligatoriedad de fijar explícitamente los tipos portanombre para los nuevos taxones de nivel especie, para que su designación sea válida (ICZN, 2000, p. xxiv). Esta norma tuvo como objeto posibilitar que un tipo pueda ser fácilmente revisado o estudiado por cualquier investigador. Concomitantemente se propone que se cite claramente en qué colección se ha depositado o se depositará el ejemplar (ver Artículo 61 del ICZN). Es por ello que resulta de suma importancia contar con los ejemplares tipo portanombres que se han utilizado para describir e identificar las especies.

De las 20 especies de Dasypodoidea, descritas para el lapso Deseadense *s.l.*, hasta el momento no se conocían los ejemplares tipo de ningún dasipódido, aunque sí los de las 3 especies de peltefílicos (Bordas 1936, Scillato-Yané 1980, Mones 1986).

Al revisar todos los ejemplares de dasipódidos de la colección Ameghino del MACN, se han podido identificar varios restos que corresponden con seguridad a aquéllos sobre los cuales Ameghino describió sus especies, por ende, los tipos (Ciancio y Carlini 2008b). La identificación de los materiales se ha realizado teniendo en cuenta las descripciones originales ofrecidas por Ameghino. Debido a que un gran número de los taxones estudiados por él carecen de ilustraciones o fotos, se han analizado exhaustivamente los términos utilizados por Ameghino en las descripciones originales y en todas aquellas en las que él hacía referencia a ellas, para así poder interpretar de manera precisa lo que él entendía acerca de cada especie. Además, se han tenido en cuenta las referencias que se han encontrado en las colecciones (rótulos con la letra de Ameghino, datos de procedencia, cuadernos de Ameghino, etc.), y las referencias realizadas por otros autores que han aportado datos sobre parcialidades de estos materiales.

Si bien Ameghino no designó taxativamente un ejemplar especial (tipo) sobre el que habría basado sus descripciones para cada caso, un dato importante para su identificación fueron las medidas de los restos, que ha permitido distinguir más precisamente cuál es el lectotipo dentro del sintipo reconocido.

Como hemos mencionado, Ameghino no publicó los números de colección de los materiales que describió; sin embargo, en sus cuadernos de colección, él deja asentado esos números junto a una breve descripción del material. Igualmente no estaban numerados la totalidad de los restos, la numeración llega hasta el número 10316. Los números que ofrece Simpson (1948) para los materiales de dasipódidos están todos por encima de esta numeración, lo que quiere decir que esos números fueron asignados con posterioridad. En la colección del MACN actualmente no existe información alguna sobre el ingreso de la numeración publicada por Simpson, por lo que formalmente esos números no estarían ingresados (Kramarz, com. pers.). Este puede ser el principal motivo de la no coincidencia de números de colección aportados por otros autores con los que se han encontrado actualmente para algunos ejemplares en la colección Ameghino del MACN.

Ameghino (1897) describe tres especies de *Peltephilidae* pertenecientes a la EM Deseadense *s.l.*, todas estas referidas al género *Peltephilus*, descrito

originalmente para la EM Santacrucense s.l. (Ameghino, 1887). Las especies deseadenses (*P. protervus*, *P. depressus* y *P. undulatus*) se conocen exclusivamente por osteodermos. Ameghino no indicó numeración alguna para los restos identificados por él para cada una de estas especies, es decir que los tipos se desconocían. Bordas (1936) encuentra que varios de los restos de Peltephilidae presentes en la colección Ameghino del MACN no poseían un número de ingreso en las libretas de Ameghino, entre los cuales el identifica los que según él correspondían a los materiales tipo. Por este motivo, Bordas les da número y designa los ejemplares tipo. Sin embargo, al revisar los ejemplares de peltefílidos de la colección Ameghino, se ha comprobado que no todos los ejemplares tipo indicados por Bordas corresponden a aquellos sobre los cuales el propio Ameghino realizó las diagnósias, por lo tanto no son los tipos originales. De acuerdo a las descripciones originales de Ameghino (1897) se ha podido establecer que los materiales tipo asignados por Bordas a las especies *P. depressus* y *P. undulatus* no corresponden a los originales, e incluso el tipo asignado a *Peltecoelus praelucens* (EM Colhuehuapense) también es erróneo (ver más adelante). Los números de los materiales tipo identificados de acuerdo a la descripción original de Ameghino se resumen en la Tabla 5.1.

El conocer con exactitud cuáles son los restos sobre los que se describieron las diferentes especies ha sido la base para establecer la validez o no de las especies descritas por Ameghino para el Deseadense de Patagonia, interpretadas en un contexto actualizado (Ciancio y Carlini 2008b).

En esta búsqueda, se han encontrado en la colección del MACN algunos especímenes que están referidos a especies descritas por Ameghino, pero no concuerdan claramente con las características ofrecidas por el autor en la diagnósias (ver Tabla 5.1). Otros de los taxones descritos por Ameghino para el Paleógeno de Patagonia no se han encontrado, ni siquiera fueron alguna vez mencionados posteriormente a su descripción (ver Tabla 5.1). Entonces, por los datos insuficientes, o por la ausencia absoluta de datos, se han considerado a estos taxones como *nomen dubium*, de modo que el nombre pueda recobrar su estatus nomenclatural si se encuentran los tipos mismos, o ejemplares que puedan asignarse a las especies en cuestión según las descripciones originales.

Por último, cabe resaltar que en la revisión de la colección Ameghino del MACN, no solo encontraron los materiales tipo de especies deseadenses, sino también los de varias otras especies paleógenas (mustersenses y casamayorenses, ver Tabla 5.1) (Ciancio y Carlini 2008b).

### 5.3. SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

En esta sección se describen todos los taxones de Dasypodoidea del Oligoceno reconocidos en esta Tesis. La referencia a la distribución y a la edad se realiza a partir de los resultados acerca de las faunas de los diferentes lapsos reconocidos dentro del Oligoceno (Capítulo 4). Por lo tanto se refieren de la siguiente manera: 1) EM Deseadense, Oligoceno tardío, considerando a las localidades deseadenses s.st [La Flecha, Pico Truncado, Pico1, La Meseta, Cabeza Blanca, Scarritt Pocket, Las Cascadas, La Florida, El Pajarito, Lag. de los Machos, Quebrada Fiera y las localidades de Corrientes (Argentina); Salla y Lacayani (Bolivia); Dpto. de Canelones (Uruguay), y Taubate (Brasil)]; 2) EM Tinguiriquense, Oligoceno temprano (Tinguiririca, La Cancha, Rocas Bayas y Cañadon Blanco), y 3) la nueva fauna reconocida para el lapso predeseadense-posttinguiriquense (La Cantera, La Curandera y Barrancas Blancas) se refiere como "Predeseadense", Oligoceno temprano, debido a que si bien es reconocida en esta Tesis como una unidad biocronológica independiente, no esta definida formalmente como tal.

XENARTHRA Cope, 1889

CINGULATA Illiger, 1811

DASYPODOIDEA Gray, 1821

DASYPODIDAE Gray, 1821

DASYPODINAE Gray, 1821

STEGOTHERIINI Ameghino, 1889

***Stegotherium*** Ameghino, 1887

Especie tipo: *Stegotherium tessellatum* Ameghino, 1887.

Especies referidas: el Tipo; *S. variegatum* Ameghino 1902a, *S. pascuali* Fernicola y Vizcaíno, 2008; *S. caroloameghinoi* Fernicola y Vizcaíno, 2008; *S. tauberi* González y Scillato-Yané 2008.

Distribución y Edad: Provincias de Santa Cruz y Chubut, Argentina; Oligoceno tardío-Mioceno temprano, EM Deseadense, Colhuehuapense, "Pinturense" y Santacrucense.

Diagnos: ver Scott, 1903-5 y Fernicola y Vizcaíno, 2008.

Comentarios: Recientemente, Fernicola y Vizcaíno (2008) y González y Scillato-Yané (2008, 2009) establecieron nuevas especies de *Stegotherium*. Por lo tanto, hasta aquí, quedan nominadas seis especies para *Stegotherium*: a) *S. tessellatum* Ameghino, 1887; *S. tauberi* González y Scillato-Yané, 2008 y *S. notohippidensis* González y Scillato-Yané 2008; para niveles referidos al Santacrucense s.l. y b) *S. variegatum* Ameghino, 1902a; *S. pascuali* Fernicola y Vizcaíno, 2008 y *S. caroloameghinoi* Fernicola y Vizcaíno, 2008; para sedimentos portadores de fauna Colhuehuapense. Todas estas especies han sido descritas a base de osteodermos, solo de una de ellas se conoce buena parte del postcraneo (*S. tauberi*). Las especies colhuehuapenses fueron fundadas a partir de los osteodermos que componían el sintipo de *S. variegatum*.

En esta Tesis se revisaron los materiales de las especies asignadas a *Stegotherium*, con el objetivo de determinar la asignación específica de los restos presentes en sedimentos deseadenses. Como resultado de esta revisión se proponen ciertas modificaciones de acuerdo a la información brindada por nuevos restos. Los varios restos asociados de *Stegotherium variegatum*, colectados en sedimentos de edad Colhuehuapense en Gran Barranca, muestran que la morfología de los osteodermos de esta especie son muy variables. A partir del estudio de estos restos asociados (MPEF PV: 6656A, 5967; AR-97 s/n°; MUFyCA 834a), se puede postular que los caracteres señalados por Fernicola y Vizcaíno (2008), para diferenciar las especies de *Stegotherium* del Colhuehuapense (e.g. presencia de figuras anteriores, presencia de un par de grandes forámenes en la superficie expuesta del osteoderma), no son suficientes para separar especies sino que, por el contrario, esas diferencias corresponden a variaciones de la morfología de los osteodermos dentro de la misma coraza. Además, los tipos de cada una de estas especies corresponden a osteodermos de distintas regiones de

la coraza, por lo que las comparaciones no serían homologas y completamente válidas (ver Figura 5.1 A *contra* Figura 1 y 2 en Fernícola y Vizcaíno 2008). Por este motivo, habría que revisar y reconsiderar la validez de las especies Colhuehuapenses y en el desarrollo de esta Tesis, se considera válida sólo la especie *S. variegatum* (en el sentido original de Ameghino, 1902a) a fin de no sobreestimar el número de especies, dado que *S. caroloameghinoi* y *S. pascuali* podrían ser sinónimos posteriores de *S. variegatum*.

Por otra parte Fernícola y Vizcaíno (2008) consideran que no existen regiones fijas (escudos escapular y pélvico) en la coraza de los Stegotheriini y por lo tanto establecen una nueva nomenclatura para referirse a los osteodermos (osteodermos tipo tecla, osteodermos biselados y osteodermos intermedios). Sobre la base de restos articulados (MUFyCA 834a) y asociados de *S. variegatum* se puede corroborar la presencia de escudo pélvico, aunque éste, a diferencia del de los demás Dasypodidae haya tenido cierto grado de movilidad (en coincidencia a lo planteado por los autores citados arriba) dado por el solapamiento de las superficies anterior y posterior de osteodermos de hileras sucesivas. Por lo tanto, se refieren los osteodermos como móviles, fijos y semimóviles como en el resto de los dasipódidos (ver Cap. II Metodología).

#### *Stegotherium* sp. nov.?

##### Figura 5.1B

Distribución y Edad: Cabeza Blanca, Las Cascadas y La Florida (Chubut); La Flecha, Pico1 y La Meseta (Santa Cruz); EM Deseadense (Oligoceno tardío).

Materiales asignados: MLP: 93-XI-21-44, 95-III-10-44B, 95-III-10-81a; MPEF PV 8016E; números de campo: AR 04-73H, AR 03-122E, AR 04-P1, AR 07-51B, AR 07-30A y CB-98-34C1; grupos de osteodermos aislados.

Descripción: Los restos asignados a este taxón corresponden a osteodermos aislados de la coraza. Se encuentran tanto osteodermos de las bandas móviles como del escudo pélvico. La superficie externa de los osteodermos es más lisa que en *S. variegatum*. Los osteodermos son gruesos y de sección sagital romboidal o en forma de paralelogramo, tal como es característico para el resto de los Stegotheriini (Carlini et al. 2004a, Fernícola y Vizcaíno 2008). Los bordes

de contacto laterales entre osteodermo son lisos y levemente cóncavos (al igual que en el resto de los Stegotheriini).

Los osteodermos fijos son cuadrangulares o rectangulares. La ornamentación es similar a la de *S. variegatum*, con una figura principal que puede ocupar 2/3 o toda la superficie externa del osteodermo. Cuando no ocupa toda la superficie del osteodermo la figura principal está rodeada por figuras periféricas anteriores pequeñas. En la porción anterior de la figura principal generalmente hay dos forámenes grandes (en algunos osteodermos hay uno o ninguno). Sobre la figura principal se encuentra una carena medial bien desarrollada, que es más ancha y más baja que en *S. variegatum*. Al igual que en *S. variegatum*, posee numerosos forámenes pilíferos rodeando la figura principal del osteodermo; sin embargo, estos se hallan en menor número y en una sola hilera (en tanto que en *S. variegatum* forman dos hileras). Las diferencias en las perforaciones que rodean la superficie expuesta del osteodermo tienen relevancia para distinguir las distintas especies (ver Carlini et al. 2010, González y Scillato-Yané 2008).

Los osteodermos móviles poseen una figura principal lageniforme de cuello corto y posee un par de figuras laterales anteriores; en algunos osteodermos puede haber también una pequeña figura anterior. A los lados de la porción anterior de la figura principal puede haber dos o cuatro forámenes y, si hay figura periférica anterior, hay dos o tres forámenes más rodeándola. La zona de transición es lisa y puede incluir algunas perforaciones (hasta cuatro), en *S. variegatum* estas son más numerosas, y forman una hilera de hasta diez. Al igual que en los osteodermos móviles, la figura principal está rodeada por numerosas perforaciones pilíferas.

En determinadas porciones de la coraza figuras laterales anteriores de osteodermos contiguos estarían formando una figura compuesta, la cual habría estado cubierta por una única escama córnea, de la misma manera que se observa en *S. variegatum* (Figura 5.1C, Ciancio y Carlini 2008b).

Comentarios: Teniendo en cuenta la gran variabilidad de *S. variegatum*, el reconocimiento de una nueva especie plantea ciertas dudas, pero seguramente una mayor cantidad de restos y más completos, permitirán definir esta cuestión con mayor claridad. Si fuera una nueva especie, sería muy afín a *S. variegatum*. Además, algunas de sus características (e.g. ornamentación de los osteodermos,

cantidad y tamaño de forámenes) podrían estar indicando que, probablemente, no sería el mismo género que para las especies del Santacruense. El reestudio de los restos deseadenses, colhuehuapenses y santacruenses será de importancia para probar esta hipótesis.

Se han encontrado unos pocos osteodermos de un Stegotheriini indet. en los niveles asignados a “La Cantera” (MPEF PV 5443) y a “La Cancha” (MPEF PV 6784) en Gran Barranca. Estos restos no son suficientes para diagnosticar una especie, pero el registro es importante porque confirma la presencia de Stegotheriini en Patagonia durante este lapso, y la continuidad del clado desde el Eoceno medio, extendiendo el biocrón de la Tribu unos 20 Ma (Carlini et al. 2004a, 2010).

EUPHRACTINAE Winge, 1923

EUPHRACTINI Winge, 1923

***Prozaedyus*** Ameghino, 1891

Especie Tipo: *Prozaedyus proximus* (Ameghino 1887) (= *Euphractus proximus* Ameghino, 1887).

Especies Referidas: el tipo, *P. exilis* (Ameghino 1887), *P. humilis* Ameghino 1902b y *P. tenuissimus*, Ameghino 1902a.

Distribución y Edad: Provincias de Chubut y Santa Cruz (Argentina);

“Predeseadense” (Oligoceno temprano)?, EM Deseadense (Oligoceno tardío)-EM Santacruense (Mioceno temprano). Valle del Río Collón-Curá (Neuquén, Argentina), EM “Friasense” (Mioceno medio) (Roth 1899)

Diagnosis: ver Ameghino 1894 y Scott 1903-5.

*Prozaedyus humilis* Ameghino 1902b

Figura 5.2A

Sintipo: Osteodermos aislados, actualmente perdido.

Distribución y Edad: Patagonia, EM Colhuehuapense (Ameghino, 1902b). Niveles Colhuehuapenses de Gran Barranca, Chubut, Argentina; EM Colhuehuapense (Mioceno temprano). Cabeza Blanca y Las Cascadas (Chubut), La Flecha (Sta. Cruz); EM Deseadense (Oligoceno tardío).

Materiales asignados: Los materiales fueron asignados de acuerdo a la descripción de Ameghino (1902a). MLP: 95-III-10-58D, 95-III-10-44C; MPEF PV 8053F; números de campo: CB-30-05, CB-34-05, CB-37-05, CB-98-34 C3, AR 04-73B, AR 04-7C, AR 04-122C, AR 04-P3; grupos de osteodermos aislados. Estos restos corresponden a los materiales deseadenses. Los restos colhuehuapenses se listan en Carlini et al. (2010).

Diagnos (modificada de Ameghino 1902b)<sup>1</sup>: Tamaño similar o un poco menor al de *Prozaedyus proximus*. Osteodermos lisos, con las áreas de contacto entre osteodermos rectas y cubiertas de proyecciones denticulares. Osteodermos fijos pequeños, con una figura principal alargada que no alcanza a contactar el borde posterior del osteoderma. Rodeando la figura principal hay un par de figuras anteriores, y un par de figuras periféricas laterales. Figuras laterales divididas por un surco transversal en figuras laterales anteriores y posteriores, estas últimas más alargadas. Sobre el borde posterior se encuentran uno o dos forámenes pilíferos. Osteodermos móviles alargados y angostos, con una figura principal alargada que no llega al borde posterior del osteoderma. La figura principal, a diferencia del resto de las figuras es angosta y fuertemente convexa. A los lados de la figura principal se encuentran dos figuras laterales que se encuentran divididas en dos porciones por un surco transversal. Sobre el margen posterior se encuentran dos forámenes pilíferos pequeños, ubicados en la línea media ocupando parte de la superficie expuesta del osteoderma.

Descripción: Los osteodermos fijos miden 7-9 mm de largo, 4-5,5mm de ancho y 2,5-3 mm de grosor. Los osteodermos móviles miden 14-16 mm de largo, 4-5 mm de ancho y 1,5-2 mm de espesor. De acuerdo a las características que se observan en la morfología externa de los osteodermos, esta especie es estructuralmente más primitiva que las otras especies miocénicas del género. Los osteodermos fijos poseen seis o siete figuras periféricas rodeando la figura principal, mientras que en *Prozaedyus* sp. hay típicamente 6- 7 y en las especies santacruceses (*P. exilis* y *P. proximus*) 7-9 (Krammarz et al. 2010).

---

<sup>1</sup> Ameghino no realiza diagnos formales para cada uno de los nuevos taxones nominados, sino descripciones breves acompañadas de las medidas de los restos descriptos (ver Ciancio y Carlini 2008b). Esas descripciones en la mayoría de los casos han sido suficientes para identificar, por lo tanto en esta Tesis se han considerado como diagnos. Estas diagnos han sido modificadas de acuerdo a la información de nuevos restos y la identificación de nuevos caracteres observados.

Estas figuras están poco definidas, son más planas (menos convexas) que las de *P. proximus* y *P. exilis*. Las figuras periféricas más posteriores son más alargadas que las demás, a diferencia de lo que sucede en los osteodermos de las especies santacrucenses, en donde todas las figuras periféricas son de tamaño similar. La figura principal es angosta y no llega hasta el borde posterior del osteodermo, a diferencia del resto de las especies en las cuales llega a contactarlo. Las figuras laterales se dividen en dos por un surco transversal, mientras que en las otras especies las figuras laterales son más numerosas (tres pares o más).

Comentarios: Si bien el tipo de esta especie está extraviado, las características que menciona Ameghino (1902b) en la descripción original son suficientes para poder establecer la identidad de estos restos

*Prozaedyus tenuissimus* Ameghino, 1902a

Figura 5.2B

Sintipo: MACN A-10452B, dos osteodermos móviles de la coraza.

Lectotipo: MACN A-10452B (1), el osteodermo más pequeño (indicado en la figura).

Distribución y Edad: Patagonia, Argentina; EM Deseadense s.l. (Ameghino, 1902a). Cabeza Blanca (Chubut) y La Flecha (Santa Cruz); EM Deseadense (Oligoceno tardío).

Materiales asignados: MPEF PV 5710 y número de campo AR 04-73C; osteodermos aislados.

Diagnos (Ameghino, 1913-1936, XIII: 823): *Esta especie se distingue fácilmente por sus dimensiones muy pequeñas. En las placas móviles la cara externa presenta una cresta longitudinal media entre dos depresiones convergentes hacia adelante y con dos filas de perforaciones situadas en el fondo de las dos mencionadas depresiones. Una placa típica mide 9 milímetros de largo y 4 de ancho. Capas con *Pyrotherium*.*

Comentarios: La descripción de la especie se ajusta mejor a MACN A-10452B (1), principalmente por las medidas. El otro osteodermo es algo mayor, pero la diferencia seguramente está dada por las ubicaciones relativas dentro de la coraza. El osteodermo más pequeño habría estado ubicado en una porción anterior de la coraza, en las primeras bandas móviles (hay evidencias de que las especies de este género no habrían definido un escudo escapular), mientras que

el otro osteodermo pertenecería a una posición más posterior. Los restos de esta especie son escasos y solo se la conoce por osteodermos móviles; con las evidencias disponibles al momento no es posible evaluar si esta especie es sinónimo de otra, por lo tanto, provisoriamente se considera válida.

### **Gen. nov. A**

*Prozaedyus* Ameghino, 1897 (*part.*).

Especie Tipo: *Prozaedyus planus* Ameghino, 1897.

Distribución y Edad: Patagonia, Argentina, EM Deseadense s.l. (Ameghino, 1902a). Cabeza Blanca, Lag. de Los Machos, Las Cascadas y La Florida (Chubut); Pico1 y La Meseta (Sta. Cruz); EM Deseadense (Oligoceno tardío). Barrancas Blancas (Chubut), Fauna Predeseadense (Oligoceno temprano).

Diagnos: Tamaño mediano-chico, similar a *Zaedyus*. Coraza dorsal conformada por un escudo pélvico y bandas móviles, no hay evidencias de la presencia de un escudo escapular. Escudo pélvico constituido por al menos cuatro hileras (sensu Loomis, 1914) y la región de las bandas móviles, compuesta al menos por 11 hileras. Osteodermos del escudo cefálico, delgados, poligonales y lisos, como en *Prozaedyus* y *Zaedyus*. Superficie de los osteodermos de la coraza dorsal lisa y los bordes laterales de contacto entre osteodermos son algo cóncavos y poseen proyecciones denticulares cortas y romas principalmente distribuidas en los bordes superior e inferior. Osteodermos fijos con una figura principal alargada un poco más ancha en su porción anterior, y se adelgaza hacia el borde posterior pero sin llegar a contactarlo. Rodeando esta figura principal hay una o dos figuras anteriores, dos figuras laterales anteriores y dos laterales posteriores. Los surcos que delimitan las figuras están bien marcados. A diferencia de *Prozaedyus*, las figuras laterales anteriores de dos osteodermos contiguos forman una figura compuesta de forma hexagonal. En el margen posterior se encuentran uno o dos forámenes pilíferos relativamente grandes (más grandes que los de *Prozaedyus*, pero más pequeños que los de Gen. nov. D), ubicados en la línea media. Estos forámenes son circulares y no elípticos como en Gen. nov. D. Osteodermos de las bandas móviles con tres figuras alargadas separadas por surcos. La figura principal es ahusada en sus extremos y su porción posterior no llega a contactar el margen posterior. Las figuras laterales están divididas por un surco transversal

ubicado en la mitad anterior de los osteodermos, de este modo quedan delimitadas una figura lateral anterior y una lateral posterior, a cada lado de la figura principal. Las figuras laterales anteriores de osteodermos contiguos forman una figura compuesta. Sobre el borde posterior se ubican los forámenes pilíferos, grandes en los osteodermos ubicados en una posición medial de la coraza (a diferencia de lo que sucede en *Prozaedyus* y *Parutaetus*), pero hacia los lados se hacen más pequeños, incluso hasta desaparecer.

Comentarios: Ameghino (1897) describe *Prozaedyus planus*, basándose en osteodermos móviles y menciona las siguientes características: “*Plaques mobiles avec la figure longitudinale médiane, large et bien accentuée. Trous pilifères absents ou complètement rudimentaires. Sans perforation la face externe. Ces plaques ont 14 à 15 mm de longueur et 5 à 6 de largeur.*” (Ameghino, 1897: 509). Teniendo en cuenta los restos asociados observados se puede aseverar que el holotipo corresponde a un osteodermo de las bandas móviles, ubicado en los laterales de la coraza. Si bien las características distintivas del holotipo sustentan la asignación a *Prozaedyus*, los restos asociados revelaron una serie de rasgos distintivos que ameritan la asignación a un nuevo género.

Gen. nov. *A planus* (Ameghino, 1897) nueva combinación.

### Figuras 5.3

*Prozaedyus planus* Ameghino, 1897.

Holotipo: MACN A-10508, un osteodermo móvil de la coraza.

Distribución y Edad: la misma del género por monotipia.

Materiales Asignados: ACM: 3350, 3351, 3352, 3854; fragmentos de coraza. MPEF PV 5710, osteodermos asociados. MPEF PV: 5764A, 5702C, 8053E, 8016B; CNP-PV: CB-93-107-3, BB-4-03A, BB-2-04; ACM: 3075, 3222; MLP: 59-II-26-100, 93-XI-21-32B, 93-XI-21-58A; números de campo: AR 07-51D, AR 07-30H; osteodermos aislados.

Diagnos: la misma del género por monotipia.

Descripción: La porción de coraza dorsal que se conoce (11 bandas móviles) mide ca. 13 cm (sin tener en cuenta la convexidad), su tamaño es proporcionalmente mayor que el de *Prozaedyus proximus* (ca. 18,3 cm, 12 hileras de bandas móviles y 8 hileras en el escudo pélvico; YPM-PU 15237) y que el de

*Parutaretus chilensis* (8,5 cm, 4 hileras de bandas móviles y 9 hileras en el escudo pélvico; SGOPV 3122).

Los osteodermos fijos son rectangulares, sus medidas son: 5-7 mm de ancho, 10-13 mm de largo y 2,5-4,5 mm de espesor. Además de la ornamentación descrita en la diagnosis, en algunos osteodermos se observan figuritas periféricas adicionales de posición anterior. El número de figuras rodeando la figura principal varía entre tres (en los osteodermos ubicados en la porción posterior del escudo pélvico), y siete (en los de la región media). En el margen posterior los osteodermos de la zona medial de la coraza tienen una o dos perforaciones pilíferas relativamente grandes (~1 mm de diámetro).

Los osteodermos de las bandas móviles son alargados, sus medidas son: 5-7 mm de ancho, 14-17,5 mm de largo y 2-2,5 mm de espesor. En algunos casos se observa, además de los surcos transversales que dividen a las figuras laterales, una partición adicional, de modo que se suma una figura lateral (MPEF 5710). La zona de transición entre la tecla y la superficie externa, presenta muchas rugosidades bien marcadas, como en *Chaetophractus*, y no es lisa como en *Parutaetus* y *Zaedyus*. En el margen posterior los osteodermos de la zona medial de la coraza tienen típicamente cuatro grandes perforaciones pilíferas, dos externas más grandes (~1,5 mm de diámetro) y dos centrales algo más chicas (~0,9 mm de diámetro); algunos osteodermos poseen sólo tres perforaciones, en tanto hacia los lados de la coraza las perforaciones se mantienen en número, pero se hacen más pequeñas (hasta ~0,3 mm de diámetro) o no se desarrollan. La presencia de figuras compartidas sugiere la presencia de escamas córneas compartidas por dos osteodermos adyacentes de una misma hilera transversal. Esta situación se observa también en *Parutaetus* (ver Carlini et al. 2009), pero no en los restos de coraza *Prozaedyus*, que se conocen.

En cuanto al sistema pilífero, el tamaño de los forámenes en los osteodermos fijos es menor al de los Eutatini, pero algo mayor al de los demás Euphractini. A base del desarrollo de los forámenes pilíferos en la región medial de las bandas móviles, se infiere un mayor desarrollo de la pilosidad respecto de las regiones laterales de la coraza (donde ellos disminuyen en tamaño).

***Archaeutatus* Ameghino, 1902a**

Especie tipo: *Archaeutatus malaspinensis* Ameghino, 1902a.

Especies referidas: el tipo y *Archaeutatus* sp. nov.

Distribución y Edad: Provincias de Chubut y Santa Cruz, Argentina. EM Deseadense (Oligoceno tardío), "Predeseadense" y EM Tinguiririquense (Oligoceno temprano). Dpto. de La Paz, Bolivia. EM Deseadense (Oligoceno tardío).

Diagnosis (enmendada de Ameghino, 1902a): tamaño mediano-grande, similar a *Euphractus*. Osteodermos grandes, proporcionalmente delgados. La superficie externa es lisa y con numerosas puntuaciones, los bordes de contacto entre osteodermos poseen numerosas proyecciones denticulares. Osteodermos fijos con una gran figura principal lageniforme con un cuello amplio, y que ocupa toda la parte posterior del osteodermo. La figura principal es plana y puede llevar una carena medial poco elevada. La figura principal está rodeada anteriormente por una o dos figuras anteriores y un par de figuras laterales anteriores. Las figuras laterales anteriores de dos osteodermos contiguos forman una figura compuesta. Sobre el surco que rodea la porción anterior de la figura principal se observan dos pares de forámenes grandes. Las perforaciones pilíferas son pequeñas y numerosas; se ubican sobre el borde posterior o sobre este y en la porción posterior de los márgenes laterales. Osteodermos móviles con una figura principal alargada, ancha anteriormente y angosta posteriormente que no llega a alcanzar el borde posterior del osteodermo. A ambos lados de la figura principal hay una figura periférica lateral. Sobre cada figura lateral hay un surco que la divide en una porción anterior y una posterior. Las figuras laterales posteriores se unen a la figura principal en la porción posterior del osteodermo. En la intersección del surco que delimita la figura principal con el que separa las figuras laterales, se encuentran un par de forámenes conspicuos. El sistema pilífero es equivalente al descrito en los osteodermos fijos. La zona de transición entre las porciones anterior y posterior del osteodermo, posee una serie de surcos bien marcados que le dan un aspecto rugoso.

Miembros anteriores (de acuerdo a los restos preservados en *Archaeutatus* sp. nov. MLP 61-VIII-3-272) robustos, de tamaño y aspecto similares a los de *Euphractus sexcinctus*. Posee los 5 dedos desarrollados, los dedos 3 y 4 más

robustos y el dedo 1 delgado, con una tuberosidad en la porción proximal del metacarpal 3 de ubicación dorso-lateral interna, como sucede en el resto de los Euphractinae.

Comentarios: Ameghino postula que este taxón es afín a los típicos Eutatini tamaño mediano-grande (*Eutatus*, *Proeutatus* y *Meteutatus*). De hecho, la terminación del nombre genérico indicaría esto, sin embargo destaca que difiere de ellos en la morfología del sistema pilífero (Ameghino 1902a:57). El desarrollo de un sistema pilífero formado por perforaciones pequeñas apoya la asignación a los Euphractini, sin embargo posee características que son primitivas para la Tribu: presencia de figuras compuestas, figura principal lageniforme en los osteodermos fijos, figura principal sin alcanzar el borde posterior en los osteodermos móviles.

*Archaeutatus malaspinensis* Ameghino, 1902a

Figura 5.4

Sintipo: MACN A-10440, seis osteodermos de la coraza.

Lectotipo: MACN A-1440(1), un osteoderma fijo de la coraza.

Distribución y Edad: Patagonia, Argentina, EM Deseadense s.l. (Ameghino, 1902a). Lag. de Los Machos y Scarritt Pocket (Chubut); La Flecha, Pico1 y La Meseta (Sta. Cruz); EM Deseadense (Oligoceno tardío).

Materiales asignados: MLP: 95-III-10-81B, 59-II-26-34-36, 73-VIII-1-10 004-73 D; números de campo: AR 04-122A, AR 04-P5, AR 02-065, AR 02-06B, AR 07-51F, AR 07-30B; grupos de osteodermos aislados.

Diagnos: Osteodermos fijos con una gran figura lageniforme, de cuello amplio. La porción más angosta (cuello) de la figura principal, se continúa en una carena poco elevada. En la porción anterior de la figura principal hay cuatro forámenes que se ubican sobre el surco que rodea la figura principal anteriormente. Estos forámenes de la cara expuesta se disponen de a pares, un par anterior sobre la porción más anterior de la figura principal y un par posterior en la intersección del surco que rodea la figura principal con el que delimita las figuras laterales posteriormente. Los forámenes pilíferos están ubicados sobre el borde posterior y sobre el tercio posterior de los márgenes laterales, estos son circulares y están en menor cantidad que en *Archaeutatus* sp. nov., su número varía entre 2 y 8 en los osteodermos fijos.

Los osteodermos móviles poseen una figura principal alargada, sobre el surco que separa las figuras periféricas laterales, se encuentran un par de forámenes conspicuos (1-1,5 mm de diámetro). Las perforaciones pilíferas se ubican sobre el margen posterior y sobre la parte más posterior de los márgenes laterales.

Descripción: Los osteodermos fijos miden 17-22 mm de largo, 9-13,5 mm de ancho y 4-6 mm de espesor. Los osteodermos móviles 22-28 mm de largo, 7-11 mm de ancho y 4-5 mm de espesor. Los forámenes de la superficie externa de los osteodermos miden entre 1-1,5 mm de diámetro. Los forámenes pilíferos están más separados entre sí que en *Archaeutatus* sp. nov. y son menos numerosos. La ubicación de estos forámenes es, en su mayoría, en el borde posterior y uno o dos sobre el margen lateral del osteoderma.

Comentarios: De los seis osteodermos que componen el lote del material tipo, se establece que solo cuatro de esos osteodermos se ajustan a la descripción original (de los cuales uno es el Lectotipo) y los otros dos corresponderían, incluso, a otro género (ver Ciancio y Carlini 2008b).

*Archaeutatus* sp. nov.

Figura 5.6

Holotipo: MLP 61-VIII-3-272, dos porciones de coraza, osteodermos sueltos, una porción de sinsacro y parte del miembro anterior derecho articulado.

Distribución y Edad: La Curandera, La Cantera, Cañadón Blanco y Barrancas Blancas (Chubut); "Predeseadense" y EM Tinguiririquense (Oligoceno temprano).

Materiales asignados: MLP: 52-XI-4-178, 93-XI-25-9; MPEF PV: 7798, 5512B; CNP-PV BB-5-03; osteodermos aislados.

Diagnos: Osteodermos fijos con una gran figura lageniforme de superficie plana. Al igual que en *A. malaspinensis*, en la porción anterior de la figura principal hay dos pares de forámenes. Estos forámenes de la cara expuesta se disponen en la intersección del surco que rodea la figura principal con los que delimitan las figuras laterales. Los forámenes pilíferos están restringidos al borde posterior, son muy numerosos y están muy apretados, separados por tabiques delgados, su número varía entre 7 y 13 en los osteodermos fijos. Osteodermos móviles con una figura principal alargada. Sobre el surco que separa las figuras periféricas laterales, se encuentran un par de forámenes conspicuos (1-1,5 mm de diámetro).

Al igual que en los osteodermos fijos, las perforaciones pilíferas se ubican solo sobre el margen posterior. Cúbito y radio robustos, de tamaño y aspecto semejante a los de *Euphractus sexcinctus*. Los dedos 3 y 4 robustos y el dedo 1 delgado. Sobre la porción proximal del metacarpal 3 se desarrolla una tuberosidad característica en los Euphractinae.

Descripción: El material tipo correspondiente a esta nueva especie (MLP 61-VIII-3-272) consiste de dos porciones de coraza, una porción de sinsacro (la porción correspondiente al los íliones y las vértebras soldadas a este) y una porción del miembro anterior derecho articulado (cubito, radio y el autopodio).

La porción de coraza preservada esta compuesta por el escudo pélvico parcial (al menos 5 hileras) y bandas móviles (al menos 7 hileras). Los osteodermos fijos miden 15-18 mm de largo, 7-12 mm de ancho y 4-6 mm de espesor. Los osteodermos móviles 22-25 mm de largo, 7-9 mm de ancho y 4-5 mm de espesor. Las perforaciones pilíferas son pequeñas y circulares y muy numerosas, están todas ubicadas sobre el borde posterior.

La porción de sinsacro está comprimida, por lo tanto no se puede reconocer caracteres distintivos en sus componentes.

La porción de miembro anterior derecho está parcialmente articulada. Las porciones distales del cúbito y del radio están rotas y desplazadas por encima de los elementos carpales proximales. Por ende, tampoco se puede diferenciar claramente la disposición y el número de elementos carpales. Cúbito y radio robustos, de tamaño y aspecto similares a los de *Euphractus sexcinctus*, el cúbito mide ca. 80 mm de largo, el radio ca. 45 mm de largo.

### ***Amblytatus* Ameghino, 1902a**

Especie tipo: *Amblytatus pandus* Ameghino, 1902a.

Especies referidas: el Tipo y *Amblytatus* sp. nov.

Distribución y Edad: Provincias de Chubut y Corrientes, Argentina; Dpto. de Canelones Uruguay; Dpto. de La Paz, Bolivia. EM. Deseadense (Oligoceno tardío).

Diagnos: Tamaño mediano, entre el de *Chaetophractus villosus* y el de *Euphractus sexcinctus*. Los osteodermos son lisos con numerosas puntuaciones. Las superficies laterales de contacto entre osteodermos son planas y están

cubiertas por proyecciones denticulares bajas y romas. Osteodermos fijos con una figura principal alargada que queda abierta posteriormente sin alcanzar el borde posterior del osteodermo. Rodeando la figura principal se disponen las figuras periféricas, típicamente dos anteriores, un par lateral-anterior y un par lateral-posterior. Estas últimas son alargadas y se encuentran confluyendo posteriormente con la figura principal. En la porción anterior de la figura principal se observan varios forámenes pequeños. Los forámenes pilíferos están restringidos al borde posterior, son pequeños y relativamente escasos. Osteodermos móviles con dos surcos longitudinales que delimitan tres figuras, la figura principal es más ancha en el centro y los extremos anterior y posterior ahusados y no alcanza el borde posterior. Sobre los surcos que delimitan las figuras se observan varios forámenes pequeños. Los forámenes pilíferos tienen el mismo desarrollo que en los osteodermos fijos, pero no están restringidos al margen posterior, sino que también se extienden por los márgenes laterales, en la mitad posterior del osteodermo. La zona de transición entre las porciones anterior (tecla) y posterior del osteodermo es prácticamente lisa. De acuerdo a lo que se observa en una de las especies (*Amblytatus* sp. nov. MNHN-Bol-GB-005), los osteodermos que componen la coraza son relativamente grandes y escasos como sucede en *Euphractus*, sin embargo a diferencia de este el escudo cefálico es liso y el escudo escapular es rudimentario. Cráneo ancho y bajo, con la cresta lambdoidea en forma de W fuertemente desarrollada. Los dientes son de sección elíptica y la superficie oclusal consiste en una cresta y doble bisel.

*Amblytatus pandus* Ameghino, 1902a

Figura 5.5

*Amblytatus areolatus* Ameghino, 1902a.

Sintipo: MACN A-10450, dos osteodermos de la coraza.

Lectotipo: MACN A-10450(1), un osteodermo fijo de la coraza.

Distribución y Edad: Patagonia, Argentina; EM Deseadense s.l. (Ameghino 1902a). Cabeza Blanca y Lag. de Los Machos (Chubut), Arroyo María Grande (Corrientes); EM Deseadense (Oligoceno tardío).

Materiales asignados: MACN A-10450 (Holotipo de *Amblytatus areolatus* Ameghino, 1902a), PZ-Ctes 7390; MLP 59-II-26-62-70; números de campo: CB-

11-05, CB-98-34B2, CB-93-95-1, CB-93-96-2; osteoderms aislados.

Diagnos: Osteoderms fijos con figuras poco definidas y en menor número que en *Amblytatus* sp. nov. Las figuras anteriores son grandes. La figura principal es más ancha y más plana que en *Amblytatus* sp. nov. El sistema pilífero del borde posterior está representado por tres o cuatro perforaciones circulares pequeñas y espaciadas.

Descripción: Los osteoderms fijos son rectangulares o casi cuadrados y más gruesos que los de *Amblytatus* sp. nov. En la porción anterior de la figura principal, sobre el surco que la delimita, se encuentran varias perforaciones pequeñas; en algunos osteoderms en este sector, en lugar de perforaciones hay una fosa profunda en forma de U abierta hacia atrás. En el borde posterior, el sistema pilífero está representado por tres o cuatro perforaciones circulares pequeñas y espaciadas. Los osteoderms fijos miden 17-19 mm de largo, 13-14 mm de ancho y 4-6 mm de espesor.

Comentarios: Es posible que estos osteoderms con una fosa central en forma de "U", correspondan a los de una zona glandular restringida de la coraza que se ha desarrollado más que en otros sectores. Esto mismo sucede en algunas especies de Euphractinae (Dasypodidae) actuales y fósiles, en donde se observa, en la región central del escudo pélvico, algunos osteoderms modificados debido al gran desarrollo de glándulas. Por lo tanto, esta característica no debe ser utilizada para definir a la especie, ya que representa una variación al patrón típico que se pudiera observar en los osteoderms de una coraza. Por lo tanto se considera a *Amblytatus areolatus* como sinónimo posterior de *A. pandus*.

*Amblytatus* sp. nov.

Figura 5.7

Holotipo: MNHN-Bol-GB-005, coraza parcial y un cráneo parcial, con el escudete cefálico.

Distribución y Edad: Salla y Lacayani (Bolivia), Dpto. de Canelones (Uruguay); EM Deseadense (Oligoceno tardío).

Materiales asignados: MNHN (Uruguay): 2190; MNHN-Bol-V: 7122, 9136, 10699, 10700, 10704, 10705, MNHN-Bol-SAL 342, MNHN-Bol-SAL 598; grupos de osteoderms aislados.

Diagnosis: Osteodermos con figuras bien definidas. La figura principal es angosta y más elevada que en *Amblytatus pandus* y presentan 5-6 figuras periféricas. El sistema pilífero del borde posterior está representado por 6-9 perforaciones circulares pequeñas.

Coraza dorsal con bandas móviles (11 bandas) y escudo pélvico (al menos 6 hileras), además presentan un pseudo-escudo escapular solo desarrollado en los laterales. El escudete cefálico está formado por osteodermos poligonales y lisos. Cráneo ancho y bajo. Dientes de sección elíptica y superficie oclusal en doble bisel.

Descripción: El escudete cefálico está formado por numerosos osteodermos de forma poligonal (hexagonal y pentagonal), de superficie lisa y con numerosos forámenes rodeando todo el osteodermo.

La coraza dorsal posee 11 hileras de bandas móviles y al menos 6 hileras en el escudo pélvico (largo de la porción de coraza conservada 20,8 cm, largo de la región de las bandas móviles 14 cm). En los lados de la coraza al nivel de la 4ª banda móvil, se observa un escudo escapular rudimentario conformado por al menos un par de hileras de osteodermos que no llegan a conformar una hilera completa de lado a lado de la coraza (solo dos áreas sub-trianguulares laterales). La figura principal de los osteodermos del escudo pélvico es alargada pero no llega a alcanzar el borde posterior. En los osteodermos de la zona central del escudo pélvico la porción anterior de la figura principal se encuentra rodeada, anteriormente por una depresión profunda. Las figuras periféricas anteriores y laterales anteriores se ubican en forma de arco rodeando la porción anterior de la figura principal, las figuras periféricas laterales posteriores son alargadas. En la porción anterior de la figura principal se observan varios forámenes pequeños. Los forámenes pilíferos están restringidos al borde posterior, son pequeños y en algunos osteodermos se encuentran intercalados forámenes de diferentes tamaños. El número de forámenes pilíferos varía entre 6 y 9, siendo 7 el número más constante.

Los osteodermos móviles tienen tres surcos longitudinales que delimitan tres figuras, la figura principal no alcanza el borde posterior. Las figuras laterales están divididas por un surco transversal en laterales anteriores y laterales posteriores. Sobre los surcos que delimitan las figuras se observan varios forámenes

pequeños. Los forámenes pilíferos tienen el mismo desarrollo proporcional que en los osteodermos fijos, pero no están restringidos al margen posterior, sino que también se extienden por los márgenes laterales, en la mitad posterior del osteodermo. La zona de transición es prácticamente lisa, con escasas rugosidades y poco marcadas.

Los osteodermos de la 1ª. banda móvil miden 11 mm de largo por 6 mm de ancho y los de la última banda móvil (11ª.) 27 mm por 9 mm respectivamente. Los forámenes pilíferos varían entre 4-6 en el borde posterior y sobre los bordes laterales ocupando hasta la mitad del osteodermo se observan 4 más a cada lado. Sobre el surco que delimita la figura principal se observan pequeñas perforaciones, que se extienden aproximadamente hasta donde se hallan los surcos que separan a las figuras laterales.

Los osteodermos semimóviles (1ª. hilera del escudo pélvico) poseen una ornamentación similar a la que se observa en los osteodermos móviles, y un mayor número de forámenes pilíferos posteriores (8).

Los osteodermos fijos del escudo pélvico presentan 6-9 forámenes pilíferos y restringidos al borde posterior. Los osteodermos fijos miden 12-15 mm de largo, 9-11 mm de ancho y 2,5-3 mm de espesor. Poseen 2-3 figuras anteriores, dos laterales anteriores (todas aproximadamente del mismo tamaño) y dos laterales posteriores más largas (más de la mitad del largo del osteodermo).

Los osteodermos fijos del escudo escapular rudimentario, tienen 4 forámenes pilíferos posteriores y 4 sobre los bordes laterales. Los osteodermos fijos miden 13-14 mm de largo por 7-9 mm de ancho. Poseen una figura anterior, dos laterales anteriores y dos laterales posteriores más largas (más 2/3 del largo del osteodermo).

El cráneo es ancho y bajo, con la cresta lambdoidea en forma de W fuertemente desarrollada (como se observa en *Chaetophractus* y *Euphractus*). Los dientes son elípticos en sección y la superficie oclusal es en doble bisel. Las medidas de este cráneo parcial son: 60 mm de largo (desde la cresta lambdoidea hasta aproximadamente la sutura prefrontal-nasal) y 45 mm de ancho (a nivel del escamoso posteriormente al arco zigomático); la porción anterior del cráneo mide 23 mm de alto y 33 mm de ancho (tomado a la altura de los forámenes

preorbitarios). Las series dentarias inferior y superior están incompletas, y se contabilizan 6 molariformes superiores y 6 inferiores.

Comentarios: Los restos que se describen aquí fueron extraídos por el Sr. Vargas en 1971, en el contexto de las campañas realizadas por Hoffstetter y Branissa a Salla, Bolivia. En la contribución de Hoffstetter (1982), este espécimen está figurado y es referido como *Stenotatus* sp.

### **Gen. nov. B**

*Isutaetus* Ameghino, 1902a (*part.*).

Especie tipo: *Isutaetus petrinus* Ameghino, 1902a.

Especies referidas: el Tipo y Gen. nov. B sp. nov.

Distribución y Edad: Provincias de Chubut, Mendoza y Corrientes, Argentina; Dpto. de Canelones, Uruguay; Dpto. de La Paz, Bolivia. EM. Deseadense (Oligoceno tardío).

Diagnos: Tamaño mediano, similar a *Chaetophractus villosus*. Osteodermos con la superficie lisa y con los bordes de contacto entre osteodermos contiguos con numerosas proyecciones denticulares. Osteodermos fijos proporcionalmente gruesos, con una figura principal alargada, más ancha anteriormente, que no alcanza el borde posterior. Rodeando la figura principal hay un par de figuras periféricas anteriores, un par de figuras latero-anteriores y un par de latero-posteriores que confluyen con la figura principal posteriormente. Todas las figuras son marcadamente convexas. Se observan pequeños forámenes sobre la superficie externa situados en el surco que rodea la figura principal y en la periferia del osteodermo sobre los surcos que delimitan las figuras periféricas. Sobre el borde posterior una gran cantidad de perforaciones pilíferas dispuestas en una o dos hileras transversales. Estas pueden ser todas pequeñas o puede haber algunas de mayor tamaño intercaladas entre las pequeñas. La porción posterior de los osteodermos tiene un mayor grosor, vinculado al desarrollo de la gran cantidad de forámenes pilíferos.

Coraza formada por bandas móviles y escudo pélvico (en Nov. Gen B sp. nov. FLMNH 137848) Cráneo (Nov. Gen B sp. nov. FLMNH UF 93555) con la superficie dorsal de los parietales globosa, cresta lambdoidea en forma de "W", poco desarrollada (como en *Zaedyus* y *Prozaedyus*). Dientes con una elevación

central de dentina más dura (como se observa en *Eutatus* y *Proeutatus*). Los primeros dientes son ovales y los últimos 4 dientes superiores poseen un surco del lado lingual que los hacen levemente bilobulados. Los primeros dientes se ubican paralelos al plano sagital y los últimos cuatro formando un cierto ángulo, convergentes respecto al eje. La superficie oclusal es en doble bisel en los dientes más anteriores y se va haciendo más plana en los más posteriores (al igual que en *Proeutatus*). La morfología dentaria de la mandíbula es equivalente a la superior, pero el surco presente en los dientes posteriores es de posición labial. El cuerpo de la mandíbula es alto, como en el resto de los Euphractinae, y la rama ascendente cubre parcialmente al último diente.

Comentarios: Ameghino (1902a) describe *Isutaetus* con dos especies (*I. depictus* e *I. petrinus*). De acuerdo a los ejemplares tipo de ambas especies se observa que los osteodermos tienen una ornamentación similar, aunque se diferencian en que en *I. petrinus* las figuras son más convexas. Pero una diferencia relevante entre ambos taxones es la morfología del sistema pilífero, *I. depictus* posee numerosas (unas 12) perforaciones muy pequeñas ubicadas en una hilera sobre el borde posterior, en cambio *I. petrinus* posee un mayor número de perforaciones pilíferas (17-35) y ubicadas en una doble hilera; esas perforaciones pueden ser todas pequeñas o estar intercaladas con algunas de tamaño mucho mayor. Además, en *I. depictus* no se observan perforaciones en la superficie expuesta de los osteodermos. Estas diferencias estarían justificando la separación en diferentes géneros.

Por otro lado, Simpson (1948), considera al género *Isutaetus* como sinónimo junior de *Pseudeutatus* basándose en la especie tipo del género (*I. depictus*). Se considera válida la nueva combinación propuesta por Simpson, por lo tanto *Isutaetus* queda invalidado como nombre por lo que se propone un nuevo género para la especie *I. petrinus*.

Gen. nov. B *petrinus* (Ameghino, 1902a) nueva combinación.

Figura 5.8

*Isutaetus petrinus* Ameghino, 1902a.

Sintipo: MACN A-11109, siete osteodermos.

Lectotipo: MACN A-11109(1), un osteoderma fijo de la coraza.

Distribución y Edad: Patagonia, Argentina; EM Deseadense s.l. (Ameghino 1902a). Las Cascadas (Chubut) y Quebrada Fiera (Mendoza); EM Deseadense (Oligoceno tardío).

Materiales asignados: MPEF PV: 8053D, 7928; MLP 79-XII-18-14; osteoderms aislados.

Diagnos (modificada de Ameghino, 1902a): La figura principal de los osteoderms fijos es elevada y de sección angulosa. Forámenes de la superficie externa de los osteoderms más pequeños que en *Nov. Gen. B*, sp. nov. El sistema pilífero consiste en numerosas perforaciones pequeñas, entre las cuales en algunos osteoderms se pueden encontrar algunas de mayor tamaño. Estos forámenes ocupan todo el borde posterior del osteodermo y se ubican en dos hileras transversales.

Descripción: Los osteoderms fijos miden 12,5-15 mm de largo y 7,5-11 mm de ancho. Los osteoderms semimóviles miden 16,5 mm y 8 mm respectivamente. Algunos osteoderms fijos poseen numerosas perforaciones (entre 17 y 35) pequeñas, agrupadas sobre el borde posterior, en dos hileras; otros poseen grandes perforaciones (aproximadamente entre 6 y 7) entre las que se intercalan otras más pequeñas.

Dentro del sintipo se encuentra un osteodermo semimóvil, que posee una figura principal alargada que no llega a contactar el borde posterior y dos figuras laterales que se encuentran divididas en tres por dos surcos transversales. Sobre la intersección del surco que delimita la figura principal con los que delimitan las laterales, se encuentran forámenes pequeños. Sobre el borde posterior hay 4 forámenes pilíferos de gran tamaño y dos pequeños intercalados entre ellos.

Comentarios: Uno de los caracteres que Ameghino (1902a) menciona en la descripción de la especie es la presencia de grandes perforaciones pilíferas en el borde posterior; sin embargo, esta característica no se aprecia en todos los osteoderms que componen el Sintipo. Lamentablemente no se cuenta con información precisa acerca de la localidad de donde provienen estos restos, sin embargo, se han encontrado osteoderms referibles a esta especie en sedimentos típicamente deseadenses de Patagonia, e.g. Las Cascadas.

Gen. nov. B sp. nov.

Figuras 5.9 y 5.10

Holotipo: FLMNH UF 93555, porciones articuladas de coraza, tanto de las zonas fijas (escudo pélvico), como de las móviles; así como una porción de cráneo (sin la porción más anterior del rostro, ni los arcos zigomáticos) e incluyendo una porción de la rama horizontal izquierda (con 5 molariformes).

Distribución y Edad: Arroyo María Grande y Río Corrientes (Corrientes y Entre Ríos, Argentina); Salla y Lacayani (Bolivia); Dpto. de Canelones (Uruguay); EM Deseadense (Oligoceno tardío).

Materiales asignados: PZ-Ctes: 3758, 3759, 3760, 3780, 3800B; FC-DPV (Uruguay): 687. Este taxón es muy frecuente en Salla y Lacayani, en la Tabla 5.2 se enumeran los materiales depositados en el FLMNH y en el MNHN-Bol (Bolivia).

Diagnos: La figura principal de los osteodermos fijos es más plana y ancha que la de Nov. Gen. B *petrinus*. Forámenes de la superficie externa de los osteodermos más grandes que en Nov. Gen. B *petrinus*. El sistema pilífero consiste en numerosas perforaciones pequeñas dispuestas en dos hileras transversales, aunque en algunos osteodermos puede observarse una hilera simple. Los osteodermos móviles poseen tres figuras alargadas, la figura principal es ahusada en los extremos y no llega a contactar el borde posterior. Las figuras laterales están divididas por un par de surcos transversales poco profundos en tres figuras. Sobre los surcos longitudinales que delimitan las figuras hay varios forámenes pequeños. Los forámenes pilíferos son pequeños y numerosos, se ubican sobre el borde posterior en una única hilera. Coraza formada por 13 bandas móviles y, al menos, 7 bandas en el escudo pélvico.

Descripción: a) Coraza y osteodermos: los restos de coraza que se conocen consisten en 13 bandas móviles (largo de la porción de bandas móviles aproximadamente 130 mm), y al menos unas 7 hileras en el escudo pélvico (esta porción de la coraza está bastante desgastada y no se pueden distinguir bien sus características, largo aproximado 100 mm), no hay evidencias de un escudo escapular (FLMNH 137848). Los osteodermos fijos cuya morfología se ha descrito en la diagnosis, miden 10-13 mm de largo por 6-9 mm de ancho. En algunos casos los forámenes de la cara externa son proporcionalmente grandes, incluso en algunos osteodermos se observa una gran cavidad en forma de media

luna que se corresponde con un mayor desarrollo glandular en alguna zona de la coraza (como sucede en muchos Euphractinae). Los bordes de la coraza en el escudo pélvico poseen osteodermos con proyecciones que les dan un aspecto aserrado. Los osteodermos móviles poseen tres figuras alargadas, la figura principal no llega a contactar el borde posterior. Las figuras laterales están divididas por un par de surcos transversales muy poco marcados en tres figuras. Sobre los surcos longitudinales que delimitan las figuras hay varios forámenes pequeños. Los osteodermos móviles de las hileras más anteriores miden 15 mm de largo por 6 mm de ancho y se caracterizan por tener los forámenes que rodean la figura principal de tamaño mayor que el resto de los osteodermos de las bandas móviles. Los osteodermos de las últimas hileras móviles miden 20 mm de largo y 8 mm de ancho.

b) Cráneo: tiene características que lo asemejan a los Euphractini. Es ancho y relativamente bajo, cresta lambdoidea en forma de "W", con el vértice central redondeado (como en *Zaedyus pichyi*, *Prozaedyus proximus*, *Paleuphractus argentinus*) y con la superficie de los parietales globosa, sobrepasando la cresta lambdoidea (al igual que en las especies mencionadas arriba). Sin embargo, la dentición difiere bastante a la típicamente observada en los representantes de esta tribu, ya que los dientes poseen una isla central de dentina más dura, como se observa en *Eutatus* y *Proeutatus*. Los primeros dientes son ovals y los últimos 4 dientes superiores poseen un surco del lado lingual que los hacen levemente bilobulados. Los primeros dientes se ubican paralelos al plano sagital y los últimos cuatro formando un cierto ángulo respecto al plano sagital. La superficie oclusal es en doble bisel en los dientes más anteriores y se va haciendo más plana en los más posteriores (como sucede en *Proeutatus*). La morfología dentaria de la mandíbula es equivalente a la superior, pero el surco presente en los dientes posteriores es de posición labial. La mandíbula posee 9 dientes, y el cuerpo de la misma es alto, como en el resto de los Euphractinae, y la rama ascendente cubre parcialmente al último diente.

Comentarios: Los restos provenientes de Corrientes que son asignados a esta especie fueron descritos por Scillato-Yané (en Bond et al. 1998), quien los refiere como un nuevo género y especie de Euphractini, pero el taxón no fue nominado. Por otro lado, este taxón fue parcialmente descrito por Carlini y

Scillato-Yané (1999) referido como “Euphractini n. gen. et sp.”, reconocido sobre la base de grupos de placas asociadas, no articuladas. Estos autores indican que el nuevo taxón podría estar relacionado con el clado que incluye a *Paleuphractus*, *Paraeuphractus* y *Euphractus*, desarrollado en ámbitos septentrionales de la mitad oriental de Sudamérica (ver Carlini y Scillato-Yané, 1996).

La presencia en este taxón de caracteres tanto de Euphractini, como de Eutatini, podría estar representando: a) la permanencia de un taxón primitivo en yacimientos de bajas latitudes, que se encuentra filogenéticamente próximo a la divergencia entre ambas tribus, o b) se trata de un Euphractini que ha adquirido caracteres particulares (aumento en la pilosidad y dientes con cresta de dentina central), similares a los de los Eutatini, pero independientemente.

#### ***Parutaetus* Ameghino, 1902a**

Especie tipo: *Parutaetus chicoensis* Ameghino, 1902a.

Especies referidas: el Tipo; *P. clusus* Ameghino, 1902a; *P. signatus* Ameghino, 1902a y *P. chilensis* Carlini *et al.* 2009.

Distribución Edad y: Provincia de Chubut, Argentina. Parte superior de los niveles con *Notostylops* (Ameghino, 1902a); Fauna de “El Nuevo” (Eoceno tardío) y “El Rosado” (Eoceno tardío, EM Mustersense) (Gran Barranca) (Carlini *et al.* 2010); “Predeseadense” y EM Tinguiririquense (Oligoceno temprano). Tinguiririca (Chile), EM Tinguiririquense (Oligoceno temprano) (Carlini *et al.* 2009).

Diagnos: ver Carlini *et al.* 2009.

#### *Parutaetus chilensis* Carlini *et al.* 2009

##### Figura 5.11

Holotipo: SGOPV 3122, una porción de la coraza dorsal incluyendo escudo pélvico y bandas móviles.

Distribución y Edad: Tinguiririca (Chile), EM Tinguiririquense (Oligoceno temprano) (Carlini *et al.* 2009). La Cancha y La Cantera?, EM Tinguiririquense y “Predeseadense” (Oligoceno temprano).

Materiales asignados: MPEF PV: 6299F y 5442; CNP-PV BB-4-03B; osteodermos aislados.

Diagnosis: ver Carlini *et al.* 2009.

Descripción: Los osteoderms referidos a esta especie en Argentina, son escasos. Además, poseen algunas diferencias con los correspondientes al material tipo y podrían estar dentro de la variación esperada para la especie. Los osteoderms son pequeños miden 8,5 mm de largo, 6,5 mm de ancho y 2,5 mm de espesor. Superficie de las placas lisa, pero con numerosas pequeñas puntuaciones homogéneamente distribuidas. Osteoderms fijos con una figura principal alargada, más ancha en su parte anterior. Figuras anteriores bien desarrolladas y de forma poligonal, figuras laterales anteriores de forma trapezoidal y figuras laterales posteriores alargadas. En la porción anterior de la figura principal hay 2-3 forámenes, ubicados en el punto donde se intersectan los surcos que delimitan las figuras anteriores y el surco que delimita la figura principal. Sistema pilífero restringido al borde posterior y poco desarrollado, compuesto por 2-3 forámenes pequeños.

Comentarios: La presencia de esta especie en estos niveles apoya en cierta medida la correlación de los niveles tinguiriquenses de Gran Barranca, con la localidad Tipo del Tinguiriquense en Chile. Los osteoderms que se han hallado en los niveles de La Cantera, podrían referirse a este taxón, pero los restos son muy escasos.

?Gen. nov. C sp. nov.

Figura 5.12

Sintipo: MLP 95-III-10-58A, osteoderms aislados

Distribución y Edad: La Flecha (Santa Cruz), EM Deseadense (Oligoceno tardío). Argentina.

Materiales asignados: MLP 95-III-10-44D, número de campo AR 04-73F; osteoderms aislados.

Diagnosis: Tamaño mediano, comparable al de *Chaetophractus villosus*. Osteoderms de la coraza dorsal de superficie lisa con pequeñas puntuaciones y relativamente delgados. Los bordes de contacto entre osteoderms con numerosas proyecciones denticulares. Osteoderms fijos con una figura principal lageniforme, una figura anterior bien desarrollada y un par de figuras laterales

anteriores. Todas las figuras son planas y los surcos que las delimitan poco profundos. La porción medial anterior de la figura principal está levemente elevada formando una carena poco evidente que se estrecha posteriormente. Los forámenes pilíferos son pequeños y se ubican sobre el borde posterior. Los forámenes son cuatro y están bien separados unos de otros.

Los osteodermos móviles también posee una figura principal lageniforme y un par de figuras laterales anteriores. La figura principal tiene una carena medial equivalente a la descrita en los osteodermos fijos. La zona de transición es rugosa. Los forámenes pilíferos se ubican sobre el borde posterior y sobre el cuarto posterior de los bordes laterales. Los forámenes son pequeños, están en número de 5, y al igual que en los osteodermos fijos, están bien espaciados.

Medidas: Los osteodermos fijos miden 14,5 mm de largo, 8,5 mm de ancho y 4,5 mm de grosor. Los osteodermos móviles miden 20 mm, 6,5-8 mm de ancho y 2,5 mm de espesor.

Comentarios: La asignación a un nuevo género de esta especie es dudosa, pero no puede asociarse a ninguno de los géneros conocidos para el lapso Deseadense. Tiene características primitivas para la tribu (e.g. figura principal lageniforme, pocas figuras periféricas, osteodermos delgados) y estos rasgos indican cierta afinidad con *Pseudeutatus clypeus* Ameghino 1902a, del Mustersense de Patagonia. Nuevos restos y más completos permitirán reconsiderar estas especulaciones.

?*Pachyzaedyus* sp.

Figura 5.13

Material asignado: MPEF PV 7779, osteodermos asociados.

Distribución y Edad: La Cantera (Chubut). "Predeseadense" (Oligoceno temprano).

Descripción: Se describe un grupo de osteodermos asociados. Están todos rotos, pero igualmente se pueden diferenciar características distintivas en ellos. Los osteodermos son pequeños (miden aproximadamente 11 mm de largo, 6 mm de ancho y 4 mm de espesor). Los osteodermos fijos poseen una figura principal alargada que ocupa el tercio posterior del osteoderma. Esta figura es un poco más ancha anteriormente. Posee seis figuras periféricas, dos anteriores grandes y poligonales, dos antero-laterales pequeñas y dos postero-laterales alargadas. Las

superficies de contacto entre osteodermos son algo cóncavas y presentan gran cantidad de proyecciones pequeñas. El sistema pilífero está restringido al borde posterior y está formado por 5-6 forámenes pequeños agrupados en el centro del borde posterior. Estos forámenes no son redondeados sino que están alargados dorso-ventralmente.

Comentarios: Se asignan estos restos al género *Pachyzaedyus* en base a la morfología de los forámenes pilíferos. La morfología general de ornamentación se asemeja a la de la única especie del género, pero esta morfología es típica dentro de los Euphractini palogénos, lo que dificulta (junto con la escasez de los restos) la asignación más precisa.

### EUTATINI Bordas, 1933

#### **Gen. nov. D**

*Prodasypus* Ameghino, 1897 (non Ameghino, 1891).

*Stenotatus* Ameghino, 1906.

Especie Tipo: *Stenotatus ornatus* (Ameghino, 1897)

Distribución y Edad: Provincias de Santa Cruz, Chubut y Mendoza (Argentina).

EM Deseadense (Oligoceno tardío).

Diagnosis (Modificada de Ameghino, 1897): Tamaño mediano-pequeño, comparable con *Chaetophractus vellerosus*. La coraza dorsal consta de un escudo pélvico y bandas móviles, no hay evidencias de la presencia de un escudo escapular. El escudo pélvico posee 13 hileras, a diferencia de *Stenotatus* que posee 12 (*S. patagonicus*, YPM-PU 15563) y *Prozaedyus* que posee 9 (*Prozaedyus proximus*, YPM-PU 15237). Osteodermos de la coraza dorsal de superficie rugosa y con numerosas puntuaciones. Los bordes de contacto entre osteodermos adyacentes son rectos y poseen numerosas proyecciones denticulares. Osteodermos fijos con una figura principal lageniforme con una carena central bien desarrollada y de sección roma, a diferencia de *Stenotatus*, que tiene una figura principal alargada. Rodeando la porción anterior de la figura principal se encuentran típicamente cuatro figuras periféricas dos anteriores, más grandes y poligonales y dos laterales más pequeñas y triangulares. Las figuras periféricas laterales de dos osteodermos contiguos forman una figura compuesta, de forma romboidal (la presencia de figuras compuestas formadas por osteodermos contiguos no se registra en los Euphractinae santacruzenses, ni en

los posteriores). Sobre el margen posterior de los osteodermos se encuentran dos grandes forámenes de forma oval, con su menor diámetro en sentido dorsoventral, que ocupan todo el borde posterior del osteodermo y parte de la superficie; y a diferencia de *Stenotatus*, cuyas especies típicamente poseen una doble hilera de forámenes pilíferos en el borde posterior, una con 3-4 grandes forámenes y la otra con forámenes pequeños ubicados dorsalmente a los primeros e intercalados entre los de mayor tamaño.

Los osteodermos móviles son relativamente cortos. En la zona de transición entre ambas porciones del osteodermo hay estriaciones, no muy marcadas. En su superficie externa poseen una figura principal lageniforme, pero más alargada que en los osteodermos fijos. A ambos lados de la porción anterior de la figura lageniforme se observan dos figuras periféricas laterales alargadas. Al igual que en los osteodermos fijos, las figuras laterales de osteodermos contiguos forman una figura compuesta. Sobre el margen posterior se encuentran dos forámenes pilíferos de gran tamaño con la misma morfología descrita para los osteodermos fijos.

Comentarios: En la segunda descripción de fauna deseadense aportada por Ameghino (1897) menciona la presencia de una nueva especie asignada a *Prodasypus* Ameghino, 1894, cuyas especies solo eran conocida para sedimentos santacruceses hasta ese momento.

*Prodasypus* dejó de ser un nombre válido ya que es considerado sinónimo junior de *Stenotatus* Ameghino, 1891 (Scott 1903-5). Las diferencias enumeradas en la diagnosis, son suficientes para justificar la separación en un género nuevo. De esta manera *Stenotatus*, quedaría restringido a las especies del Mioceno.

Gen. nov. *D ornatus* (Ameghino, 1897) nueva combinación

Figuras 5.14 y 5.15

*Stenotatus ornatus* (Ameghino, 1897).

Sintipo: MACN A-11073A, 3 osteodermos aislados.

Distribución y Edad: Patagonia, Argentina; EM Deseadense (Ameghino, 1902a).

Esta especie se ha encontrado en todas las localidades asignadas a la EM Deseadense (Oligoceno tardío) en esta Tesis (ver Capítulo 4).

Materiales Asignados: MPEF PV 5470, AMNH FM 29587; porciones de coraza.

MPEF PV: 5764B, 5760, 5702B, 8053C; CNP-PV: CB-93-107-2, CB-38-05, CB-98-34 B1, CB-93-96-1, CB-93-102-3; MLP: 93-IX-21-58B, 93-XI-21-32A, 93-IX-20-27; números de campo: AR 04-73 A, AR 04-122 D, AR 04-P4, AR 02-024; grupos de osteodermos aislados.

Diagnos: la misma del género por monotipia.

Descripción: Probablemente la coraza de Gen. nov. *D ornatus*, habría estado formada únicamente por bandas móviles y escudo pélvico, ya que no hay evidencias que puedan indicar el desarrollo de un escudo escapular (e.g. osteodermos semimóviles anteriores, ver Cap. II Metodología).

La porción de coraza que describimos mide 16,5 cm de largo, y el escudo pélvico 12 cm.

El escudo pélvico posee 13 hileras (contando sobre la región medial de la coraza) y la región de las bandas movibles, está compuesta al menos por 5 hileras.

Los osteodermos fijos son rectangulares y relativamente delgados, miden típicamente 5-8 mm de ancho, 11-13 mm de largo y 3 mm de espesor. Los dos grandes forámenes pilíferos son de forma oval, con su menor diámetro en sentido dorsoventral (1,5 mm x 2,5 mm). Los osteodermos, móviles y fijos de la zona medial de la coraza, han sido descritos en la diagnosis. En las zonas laterales de la coraza algunos osteodermos fijos poseen un foramen en la superficie expuesta, sobre la porción anterior del surco que rodea la figura principal. En algunos osteodermos móviles podemos observar dos grandes forámenes en los laterales, sobre el surco que delimita las figuras laterales.

Las figuras laterales anteriores de dos osteodermos contiguos están formando una figura compuesta. Esta figura habría estado cubierta por una única escama córnea, tal como sucede en los Dasypodinae y en otros Euphractinae primitivos (ver Ciancio y Carlini 2008a y b, Carlini et al. 2009). Esta situación queda evidenciada por la coincidencia de los surcos que delimitan estas figuras y por la adyacencia de ambas. En el caso de las otras figuras, se reconoce un reborde externo, entre la figura y el borde del osteoderma, lo que indica que estas figuras en dos osteodermos contiguos no quedan tan íntimamente relacionadas.

Los osteodermos marginales (en los bordes de la coraza) son de forma triangular, con el borde libre saliendo hacia fuera, dándole un aspecto aserrado al borde de la coraza, tal como se ve típicamente en la mayoría de los Euphractinae.

Comentarios: Ciancio y Carlini (2008 a y b) sugieren que posiblemente en el lote que compone el tipo de esta especie estén representadas dos especies. Con restos más completos se ha podido comprobar esta situación: en el lote se encuentra la especie que aquí se describe, y Gen. nov. *A planus*. Por lo tanto, se ha dividido el lote considerando esta situación.

***Meteutatus* Ameghino, 1902a**

*Proeutatus* Ameghino, 1894 (non Ameghino, 1891)

*Proeutatus* Ameghino, 1897 (non Ameghino, 1891)

Especie tipo: *Meteutatus lageniformis* (Ameghino, 1897)

Especies referidas: el tipo; *M. percarinatus* Ameghino, 1902a; *M. concavus* Ameghino, 1902a; *M. lucidus* Ameghino, 1902a; y *M. anthinus* Ameghino, 1902a.

Distribución y Edad: Provincias de Chubut, Santa Cruz, Mendoza, Río Negro.

Parte superior de las capas con *Notostylops* – EM Deseadense s.l. (según Ameghino 1902<sup>a</sup>, ver página 119). EM Tinguiririquense y “Predeseadense” (Oligoceno temprano) y EM Deseadense (Oligoceno tardío)

Diagnosis (Modificada de Carlini et al. 2009): Tamaño mediano, entre *Euphractus sexcinctus* y *Chaetophractus villosus*. De acuerdo a Ameghino (1902a: 54), los molariformes son de contorno rectangular, de corona un poco más larga que ancha, con la cara lingual (en los inferiores) abombada y la labial bilobada por una depresión vertical, en lugar de ser más o menos elípticos, tal como sucede en *Stenotatus*, *Doellotatus* y *Eutatus* o triangulares como en *Proeutatus*; dientes implantados con su diámetro mayor longitudinal y no implantados oblicuamente como en *Eutatus* y *Proeutatus*; los últimos molares disminuyen progresivamente en tamaño. Solo están formados por una masa homogénea de dentina, superficie oclusal sin la cresta central saliente de dentina más dura que se observa en los molares de *Eutatus* y *Proeutatus*. Osteodermos fijos rectangulares con una figura principal lageniforme, con un cuello en la porción media del osteodermo, que se ensancha hacia atrás, alcanzando los laterales y ocupando así toda la porción posterior de la superficie expuesta, a diferencia de lo que sucede en *Proeutatus*, en el cual las ramas posteriores del surco que limita la figura principal lageniforme se continúan paralelamente a los bordes laterales del osteodermo para terminar en el borde posterior. Lo surcos que rodean la porción anterior de la figura principal se continúan posteriormente, penetrando en la porción más ancha de la

figura principal y delimitando una carena media bien desarrollada y de sección redondeada. Anteriormente, existen una o dos figuras bien desarrolladas y, a los lados del cuello de la figura principal, un par de figuras laterales. Las figuras son convexas y de contorno redondeado; los surcos que las rodean son estrechos y poco profundos. Borde posterior de la superficie externa de los osteodermos con un surco que ocupa todo su ancho. Este surco es recto, como en *Barrancatatus*, y se encuentra, a su vez, dividido por tabiques que lo dividen en grandes áreas, a diferencia de lo que sucede en *Sadypus* y *Barrancatatus*, en quienes el surco posterior de los osteodermos está ocupado por numerosos tabiques delgados y entrecruzados que delimitan numerosos canales pequeños. Con un gran desarrollo del sistema pilífero, conformado por grandes canales derivados de la tabicación del surco antes mencionado. Por detrás del surco, se desarrolla un reborde posterior de posición vertical, luego del cual finaliza el osteodermo; este borde posterior en los osteodermos de *Sadypus* es oblicuo. Osteodermos móviles con una figura principal lageniforme que, al igual que en los osteodermos fijos, alcanza los bordes laterales y ocupa todo el campo posterior (la diferencia con *Proeutatus* es equivalente a la mencionada para los osteodermos fijos). Figura principal con una carena medial semejante a la de los osteodermos fijos. A ambos lados del cuello se desarrollan un par de figuras laterales. El sistema pilífero tiene el mismo desarrollo que en los osteodermos fijos.

La coraza dorsal en *M. lageniformis* esta formada por bandas móviles (al menos 9 bandas) y el escudo pélvico (al menos 5 bandas), y no hay evidencias de escudo escapular. Los osteodermos de los márgenes de la coraza son triangulares y están dirigidos hacia fuera, lo que le da un aspecto aserrado.

Osteodermos del escudete cefálico lisos y delgados.

Comentarios: cuando Ameghino (1894) presenta la primera contribución a las faunas con *Pyrotherium*, da una lista de las especies presentes, entre las que menciona *Proeutatus* sp.?, de la cuál indica : “*Une espèce de ce genre est représentée par des plaques isolées, plusieurs astragales et quelques vertèbres. Bien qu’il sois presque certain que ces débris doivent appartenir à une espèce nouvelle, les parties connues ne me permettent pas de découvrir des caracteres pouvant servir à la distinguer des espèces de la formation santacruzienne.*” (Ameghino 1894: 660). Estos primeros restos no fueron suficientes para poder

nominar la especie. Sin embargo, en 1897, en la 2ª. contribución a las faunas con *Pyrotherium*, Ameghino define *Proeutatus lageniformis*, ahora basándose en los numerosos osteodermos recogidos por Carlos Ameghino en Chubut. Finalmente, en 1902a, F. Ameghino asigna esta especie al nuevo genero *Meteutatus*, basándose en nuevos restos (MACN A-11071) entre los cuales hay un fragmento de mandíbula que le permite separarla de *Proeutatus*. Ofrece una nueva diagnosis y define nuevas especies para ese nuevo género.

Pero Ameghino, en su contribución de 1902a, funda seis especies más dentro del genero *Meteutatus* (*M. concavus*, ?*M. anthinus*, *M. lucidus*, *M. attonsus*, *M. rigidus*, *M. percarinatus*), de las cuales algunas se pasan a sinonimia en esta tesis (*M. concavus*, ?*M. anthinus*) y otras se cambiaron de género (*M. rigidus*). Además *M. attonsus* (asignada a los niveles astraponotenses de Ameghino) ha sido consideradas como *nomen dubium*, por los datos insuficientes (o por la ausencia de datos), de modo que el nombre pueda recobrar su estatus nomenclatural cuando se encuentren los tipos mismos, o ejemplares que puedan asignarse a las especies en cuestión. Por otro lado, se corrigió la asignación temporal de estos taxones de acuerdo a la evidencia actualizada.

### *Meteutatus lageniformis* (Ameghino, 1897)

Figuras 5.16 y 5.17

*Proeutatus lageniformis* Ameghino, 1897.  
*Meteutatus concavus* Ameghino, 1902a: 56.  
 ?*Meteutatus anthinus* Ameghino, 1902a: 56.  
*Meteutatus lageniformis* Perea, 1993.

**Sintipo:** MACN A-11074, 57 osteodermos y un calcáneo derecho.

**Distribución y Edad:** Patagonia, Argentina; EM Deseadense (Ameghino, 1902a). Esta especie se ha encontrado en todas las localidades patagónicas asignadas a la EM Deseadense (Oligoceno tardío) en esta Tesis (ver Capitulo 4).

**Materiales asignados:** MACN A-10439 (Sintipo de *Meteutatus concavus*), MACN A-11068 (Holotipo de ?*Meteutatus anthinus*); osteodermos aislados. MACN A-11071, osteodermos y fragmento de maxilar. MPEF 5707, AMNH FM 29560; osteodermos asociados. FMNH P 13421, coraza parcial. Las descripciones se basaron principalmente en estos restos, pero la cantidad de material referido a esta especie es muy numeroso, el listado de estos restos se presenta en la Tabla 5.3.

Diagnosis (Modificada de Ameghino, 1902a): La dentición, como fue descrita para el género, consta de molariformes con un surco (labial o lingual) que le da un aspecto bilobulado, la superficie oclusal es en doble bisel. La coraza dorsal posee, al menos, 9 bandas móviles y 5 hileras de osteodermos en el escudo pélvico. Osteodermos con la ornamentación bien marcada, que consiste en la típica figura principal lageniforme, con una carena central ancha, poco elevada y de sección roma. Rodeando a esta figura hay dos figuras anteriores y dos anterolaterales. La cantidad de forámenes pilíferos es entre 2 y 6. Osteodermos de las bandas móviles con dos perforaciones en la superficie externa, ubicados sobre el surco que separa la porción posterior de la figura principal de las figuras anterolaterales. Las últimas bandas móviles no poseen estos forámenes.

Descripción: Los restos más completos de esta especie se componen de dos fragmentos de coraza asociados (FMNH P 13421). La porción más anterior corresponde a bandas móviles (8 bandas) mide 177 mm de largo; la porción más posterior mide 121 mm y posee 1 banda móvil y 5 hileras correspondientes al escudo pélvico (contando la hilera de semimóviles). Los osteodermos de los márgenes de la coraza son triangulares y están dirigidos hacia fuera, lo que le da un aspecto aserrado.

Los osteodermos del escudo cefálico son poligonales o cuadrangulares, lisos y delgados. Los osteodermos fijos miden 15-20 mm de largo, 7-16 mm de ancho y 5-6 mm de grosor. Los osteodermos tienen típicamente la morfología descrita en la diagnosis del género, en algunos osteodermos se observan forámenes ubicados en la intersección del surco que delimita la figura principal con aquellos que delimitan las figuras anterolaterales. El sistema pilífero está bien desarrollado, conformado por grandes forámenes producto de la tabicación del surco posterior. El número de forámenes pilíferos varía entre 2 y 6, con el menor número en los osteodermos marginales y el mayor número en los de la región medial del escudo pélvico.

Los osteodermos móviles de las bandas más anteriores miden 24 mm de largo y 8 mm de ancho y los de las bandas más posteriores 32 mm y 12 mm respectivamente. Osteodermos móviles con una figura principal lageniforme, tal como fue descrito en la diagnosis del género, y un par de figuras laterales anteriores. La mayoría de los osteodermos móviles poseen dos perforaciones

sobre el surco que separa la porción posterior de la figura principal de las figuras anterolaterales. Estos forámenes conectan a un canal de posición oblicua, abriendo hacia la parte posterior del osteodermo, esto indicaría que esos forámenes eran pilíferos. Los osteodermos de la última banda móvil (o de las últimas) no poseen estos forámenes. El sistema pilífero tiene un desarrollo equivalente al de los osteodermos fijos, con un surco transversal con tabiques rectos que delimitan entre 4 y 8 forámenes pilíferos de gran tamaño.

Comentarios: Ameghino asigna tres especies de *Meteutatus* a la EM Deseadense, *M. concavus*, ?*M. anthinus* y *M. lucidus*. El estudio de nuevos restos, más completos, ha permitido establecer que las dos primeras, son sinónimos posteriores de *Meteutatus lageniformis*. Ameghino (1902a), define *M. concavus* como una especie muy similar a *M. lageniformis*, pero que se distingue de esta por "... à face interne plate et face externe excavée transversalement ou soit concave d'avant en arrière..." (Ameghino 1902a: 56), característica que se corresponde con las variaciones intraespecíficas observadas.

Por otro lado, Ameghino describe otra nueva especie, ?*Meteutatus anthinus*, pero la asigna con dudas al género. Las características que definen esta especie son muy llamativas (ver Ameghino 1902a:56), lo que motivó la duda de Ameghino respecto a la correcta asignación genérica. Sin embargo, cabe mencionar que las particulares características que se observan, seguramente tienen que ver con algún proceso tafonómico que produjo que se desprendan algunas capas de la superficie externa del osteodermo. Por lo tanto, estaría correctamente asignado al género, pero la asignación específica no sería válida, ya que las características que la distinguen de otras especies se deben a alguna modificación post mortem (Ciancio y Carlini 2008b).

A partir de los restos asociados (FMNH P13421, MPEF 5707, AMNH 29560) y de las series tipo de las distintas especies, se concluye que los osteodermos de estas dos especies no presentan rasgos claros que permitan distinguirlas entre sí, ni de *M. lageniformis*.

Por otra parte, Perea (1993) menciona esta especie para Uruguay, proveniente de las barrancas del Río Santa Lucía (Dpto. de Canelones, Fm. Fray Bentos). Este autor describe un osteodermo móvil (FC-DPV-650), con una figura lageniforme y del tamaño de *Meteutatus lageniformis*. Sin embargo, la revisión de este resto,

ha permitido observar que la asignación es errónea. El osteodermo en cuestión pertenece a un Glyptatelinae (Glyptodontidae), si bien los gliptodontes no se caracterizan por tener bandas móviles, se conoce que algunos de ellos poseen algunos osteodermos caracterizados como móviles, pero sin formar bandas completas (ver Capítulo 6).

*Meteutatus* aff. *M. lageniformis* (Ameghino, 1902a)

Figura 5.18

Materiales asignados: MPEF PV: 6600B, 7440A, 7737B, 7835B, 6636, 5441; osteodermos aislados.

Distribución y Edad: La Cantera (Chubut), "Predeseadense" (Oligoceno temprano).

Descripción: Los restos provenientes de los niveles de La Cantera no son suficientes para aseverar que se trata de *Meteutatus lageniformis*; solo se han hallado ocho osteodermos fijos, de los cuales seis están rotos, y un osteodermo móvil roto. Sin embargo, tampoco tienen caracteres claramente contrapuestos. Osteodermos fijos gruesos, rugosos, de mayor tamaño y más gruesos que los del tipo de *M. lageniformis*. Un osteodermo de la zona central del escudo pélvico mide 20 mm de largo, 14mm de ancho y 7,5 mm de grosor. Osteodermos fijos con una figura principal lageniforme con una carena central poco elevada y de sección redondeada. Hay una o dos figuras periféricas anteriores y un par de figuras periféricas laterales, a los lados del cuello de la figura principal. Superficies de contacto entre osteodermos con proyecciones denticulares. En la porción posterior hay un surco con tres tabiques en su interior que lo separan en cuatro grandes cavidades.

*Meteutatus lucidus* Ameghino, 1902a

Figuras 5.19

Holotipo: MACN A-10609, un osteodermo fijo de la coraza.

Distribución y Edad: Cabeza Blanca y Scarritt Pockett (Chubut). EM Deseadense (Oligoceno tardío).

Materiales asignados: MLP 93-XI-20-26, MPEF PV 5763; osteodermos aislados.

Diagnosis (Modificada de Ameghino, 1902a): Osteoderms fijos de tamaño mayor al de *M. lageniformis*. La ornamentación esta muy poco marcada, se reconoce una figura principal lageniforme con una carena medial corta. No se distinguen claramente figuras periféricas. La zona central del osteodermo se encuentra deprimida respecto de su periferia. El desarrollo del sistema pilífero es tal como fue descrito para el género, pero las tabicaciones que dividen el surco posterior son más numerosas, lo que delimita una mayor cantidad de grandes forámenes pilíferos (6-8).

Medidas: Además del tipo se describen unos pocos osteoderms no asociados, que asignamos a esta especie. Los osteoderms fijos típicos (de la zona medial del escudo pélvico) miden 20-25 mm de largo por 14-17 mm de ancho y 5,5-6,5 mm de espesor. Los osteoderms de los márgenes del escudo pélvico miden 15-17 mm de largo, 13-15 mm de ancho y 8 mm de espesor, estos osteoderms poseen los forámenes pilíferos reducidos en número (3-5) y en tamaño respecto a los de la zona medial del escudo pélvico.

*Meteutatus percarinatus* Ameghino, 1902a

Figura 5.20

Holotipo: MACN A-10453, un osteodermo (según Simpson 1948:79, actualmente el tipo esta perdido, ver Ciancio y Carlini 2008b).

Distribución y Edad: Gran Barranca, Chubut (según Simpson 1948:79); Parte superior de las capas con *Notostylops* (según Ameghino 1902a). La Cancha y Barrancas Blancas (Chubut). EM Tinguiririquense y "Predeseadense" (Oligoceno temprano).

Materiales asignados: Los materiales fueron asignados de acuerdo a la descripción de Ameghino (1902a). MPEF PV: 6412A, 5438, 7673C; CNP-PV: BB-1-99, BB-6-03, BB-7-03, BB-3-04, BB-4-04; osteoderms aislados.

Diagnosis (Modificada de Ameghino 1902a): Tamaño menor a *Meteutatus lageniformis*. Osteoderms fijos cortos y anchos. La ornamentación está bien marcada, consiste de una figura principal lageniforme, con la porción más anterior que se continúa en forma de carena medial sobre la parte posterior de la figura. Esta carena es más angosta y más elevada que en *M. lageniformis*. La figura principal está rodeada por un par de figuras anteriores poligonales y grandes, y un

par de figuras laterales anteriores más pequeñas y de forma triangular. Sobre el margen posterior se observa un surco transversal dividido en cavidades menores por medio de tabiques gruesos, al igual que fue descrito para el género.

Descripción: Se asocian a esta especie varios osteodermos que muestran en su morfología externa el diseño típico de *Meteutatus*. Los osteodermos son más pequeños (aproximadamente un 20%) que los de las otras especies válidas del género, los osteodermos típicos del área central del escudo pélvico miden 17- 14 mm de largo, 9-12 mm de ancho y 4-6 mm de grosor. Además del tamaño, el carácter más conspicuo de esta especie es el desarrollo de la carena medial, más angosta y elevada que en las otras especies. Además, en algunos osteodermos fijos se observan forámenes sobre la porción anterior del surco que rodea la figura principal.

Comentarios: Esta especie corresponde a la descrita como *Meteutatus* sp. por Carlini et al. (2010). De acuerdo a la información actualizada acerca de las especies de este género, el registro más antiguo de esta especie (y del género) sería Oligoceno inferior (EM Tinguiririquense). Aunque Ameghino describe a *M. percarinatus*, con una antigüedad referida a la “parte superior de las capas con *Notostylops*” (Ameghino 1902a), en ninguna de las colecciones revisadas se han encontrado osteodermos que puedan referirse a este género provenientes de sedimentos, ciertamente, portadores de fauna de edades previas al Tinguiririquense. Simpson (1948) describe brevemente el holotipo de esta especie (un osteoderma) y también remarca que no se ha encontrado ningún resto referible a esta especie en sedimentos casamayorenses ni en los mustersenses, por lo que podría tratarse de un error de asignación estratigráfica. De esta manera, el biocrón del género quedaría limitado al Oligoceno.

### ***Barrancatatus* Carlini et al. 2010**

*Meteutatus* Ameghino, 1902a (*part.*).

*Meteutatus* Carlini et al., 2009 (*part.*).

Especie tipo: *Meteutatus rigidus* Ameghino, 1902a

Especies referidas: el tipo, *Meteutatus tinguiririquensis* Carlini et al. 2009 y

*Barrancatatus maddenii* Carlini et al. 2010.

Edad y distribución: Provincias de Chubut, Río Negro. EM Mustersense s.l. (según

Ameghino 1902a). EM Tinguiririquense y “Predeseadense” (Oligoceno temprano). Tinguiririca (Chile), EM Tinguiririquense (Oligoceno temprano) (Carlini et al. 2009 y 2010).

Diagnosis: Tamaño mediano, entre el de *Zaedyus* y el de *Euphractus sexcinctus*. Los osteodermos de la coraza son gruesos, de superficie rugosa. Las áreas de contacto entre osteodermos adyacentes con proyecciones denticulares. Superficie expuesta de los osteodermos fijos con una figura principal lageniforme, con una carena medial bien desarrollada, muy elevada y de sección distalmente aguda o muy poco desarrollada. A los lados de la porción más angosta de la figura lageniforme (cuello) se encuentran dos figuras laterales y, anteriormente a la figura principal, de una a tres figuras anteriores bien desarrolladas. Todas las figuras son planas y de contorno anguloso. Sobre el margen posterior de cada osteoderma hay un surco recto bien desarrollado, dentro del cual se encuentran numerosas tabicaciones delgadas que delimitan conductos delgados (en donde se ubicarían folículos pilosos, lo que estaría representando un gran desarrollo de la pilosidad, ver Figura 5.24B). Posteriormente a este surco hay un reborde vertical que conforma el borde posterior del osteoderma. En algunas zonas del escudo pélvico se observan osteodermos que poseen figuras accesorias intercaladas entre las mencionadas anteriormente. Osteodermos móviles más delgados que los fijos y con la esculturación menos definida, y sin carena central; como en los osteodermos fijos, hay una figura principal lageniforme que al ensancharse delimita dos figuras laterales; sistema pilífero de los osteodermos móviles restringido al borde posterior y con un desarrollo equivalente.

La coraza dorsal posee, al menos cinco hileras de la región de las bandas móviles y siete hileras de osteodermos en el escudo pélvico.

Comentarios: Una de las características más llamativas de este género, y que permite distinguirlo de *Meteutatus*, es la morfología del sistema pilífero (Ciancio y Carlini 2007). Es posible que Ameghino no se haya dado cuenta de la presencia de tan peculiar morfología en la zona pilífera del borde posterior del osteoderma. Esto se ha debido seguramente a que los osteodermos que él estudió, y que componen el tipo de esta especie, estaban cubiertas por una capa de óxido de manganeso, que eclipsaba sus características. En el caso de los materiales que se recolectaron en los niveles de “La Cancha” de Gran Barranca sucedió lo mismo

(ver Carlini et al. 2010), los cientos de osteodermos que se recolectaron casi no podían dar información por su espesa cubierta de óxido de manganeso. Sin embargo, luego de remover esos depósitos de los osteodermos, se pudo observar su morfología.

Otra especie descrita por Ameghino (1902a: 55), *Meteutatus attonsus*, podría ubicarse bajo este género, pero por ahora se ha considerado como *nomina vanum*, porque el material Tipo está perdido. El espécimen referido por Simpson (1948) como Tipo de esta especie (MACN A-10957) no concuerda con el material depositado actualmente en la colección Ameghino del MACN y, lamentablemente, la descripción original dice que su tamaño es similar al de *Meteutatus lageniformis*, aunque luego indica que las medidas de los osteodermos fijos alcanzan los 30 mm de largo (lo que sería un 45% más grande que aquellos de *M. lageniformis*).

*Barrancatatus rigidus* (Ameghino 1902a: 55) nueva combinación

Figuras 5.21

Sintipo: MACN A-10958, osteodermos de la coraza.

Lectotipo: MACN A-10958-1 un osteoderma, indicado en la figura.

Distribución y Edad: Patagonia, Argentina; EM Mustersense s.l. (según Ameghino 1902a). La Cancha y Cañadón Blanco (Chubut), Rocas Bayas (Río Negro). EM Tinguiririquense (Oligoceno temprano).

Materiales asignados: MPEF PV: 6299A, 6300B, 6301E, 6784E, 6645, 6676, 7267A, 7477B, 7673A; MLP: 91-IX-5-12, 52-XI-4-177-179-181; grupos de osteodermos aislados.

Diagnos (Modificada de Ameghino, 1902a): Tamaño similar a *Euphractus sexcinctus*. Superficie de los osteodermos rugosa y con las áreas laterales de contacto entre osteodermos completamente cubierta de proyecciones denticulares. Osteodermos fijos rectangulares, gruesos y más grandes (~20% más) que los de Gen nov. E *tinguiririquensis*. Figura principal lageniforme, el cuello de la figura generalmente se continúa posteriormente en forma de una quilla ancha y baja. Posee dos figuras laterales anteriores, y otro par de laterales. Sistema pilífero del borde posterior similar al descrito para el género (con un surco posterior, recto, con numerosos tabiques delgados y entrecruzados).

Osteodermos móviles con una figura principal lageniforme, sin una quilla medial definida. A ambos lados de la figura principal hay dos figuras periféricas laterales alargadas.

Descripción: Los osteodermos fijos miden 17-23 mm de largo, 10-12 mm de ancho y 5-6 mm de grosor. Los restos de osteodermos móviles tienen 9 mm de ancho y 3,5-4,5 mm de espesor; el largo no puede ser determinado con precisión porque se encuentran frecuentemente rotos distalmente, pero probablemente midan aproximadamente unos 22 mm. Por este mismo motivo no se conoce la morfología del sistema pilífero del borde posterior.

En algunos osteodermos fijos se observa una gran cavidad en forma de medialuna dirigida posteriormente en la porción anterior del osteodermo. Esta gran cavidad podría corresponderse con una cisterna glandular desarrollada en algunos osteodermos de la zona media del escudo pélvico, como sucede en algunos eufractinos (e.g. *Chaetophractus villosus*). También es frecuente observar en algunos osteodermos figuritas accesorias intercaladas entre las figuras periféricas, las figuritas accesorias no contactan con la figura principal.

*Barrancatatus tinguiriquensis* (Carlini et al. 2009) nueva combinación

Figura 5.22

Holotipo: SGOPV 2841, coraza parcial con cinco hileras parciales de bandas móviles y siete hileras parciales del escudo pélvico, así como varios grupos pequeños de osteodermos aislados y articulados, todo perteneciente a un solo ejemplar.

Distribución y Edad: Tinguiririca (Chile), EM Tinguiririquense (Oligoceno temprano) (Carlini et al. 2009).

Materiales asignados: SGOPV 2848, cráneo parcial preservando solo la porción del rostro hasta la zona zigomática. SGOPV2832 porción de rama mandibular izquierda.

Diagnos: ver Carlini et al. 2009.

*Barrancatatus maddenii* Carlini et al. 2010

Figura 5.23

Sintipo: MPEF PV 6299B, varios osteodermos aislados.

Distribución y Edad: La Cancha y La Curandera "Manchon" (Chubut), EM Tinguiririquense (Oligoceno temprano).

Materiales asignados: MPEF PV: 6300A, 6301B, 6674, 6784F, 7267C, 7477C, 7673G, 5436, 8031; grupos de osteodermos aislados.

Diagnos: Tamaño menor que *Barrancatatus rigidus* y *Barrancatatus tinguiririquensis*. La superficie externa de los osteodermos es rugosa y las superficies laterales con numerosas proyecciones denticulares. El margen postero-dorsal de los osteodermos posee un surco que se encuentra dividido en dos grandes cavidades por un tabique óseo grueso y dentro de cada cavidad se hay una tabicación compleja formada por numerosas laminas óseas delgadas, entrecruzadas, que delimitan pequeños canales (como se ha descrito para el género). Osteodermos fijos cuadrangulares, rugosos y con una figura principal lageniforme con un cuello muy corto; en los osteodermos más anchos esta figura se hace casi semicircular, como en *Barrancatatus rigidus*. La figura central ocupa el tercio posterior del osteodermo y lleva una carena medial bien desarrollada, la cual es ancha anteriormente y se hace más angosta abruptamente hacia el margen posterior del osteodermo. La carena es más conspicua que en *Barrancatatus rigidus* y roma en sección, no aguda distalmente como en *Barrancatatus rigidus*. En la superficie externa de los osteodermos fijos se observan cuatro forámenes pequeños agrupados en semicírculo, sobre la porción más anterior del surco que rodea la figura principal. La figura principal esta rodeada por cuatro figuras periféricas, dos anterolaterales, pequeñas y de forma triangular, y dos anteriores, más grandes y poligonales. Osteodermos móviles y semimóviles con una figura principal lageniforme con un cuello corto y sobre la que se desarrolla una carena medial al igual que en los osteodermos fijos. La zona de transición en los osteodermos móviles posee numerosos surcos que le dan un aspecto rugoso. A ambos lados de la porción anterior de la figura principal hay dos figuras laterales anteriores. En la superficie externa se observan cuatro forámenes ubicados simétricamente a cada lado del cuello de la figura principal. El sistema pilífero es similar al de los osteodermos fijos.

Descripción: Los osteodermos fijos miden 14 mm de largo, 9-10 mm de ancho y 4,5 mm de grosor; poseen frecuentemente pequeñas figuras periféricas accesorias ubicadas anteriormente a las figuras anteriores; generalmente con

cuatro forámenes en la superficie externa, pero en algunos osteodermos estos pueden ser hasta cinco, y en los osteodermos marginales (ubicados cerca de los bordes del escudo pélvico) puede haber solo dos o tres forámenes.

Los osteodermos móviles miden 19 mm de largo, 9 mm de ancho y 3 mm de grosor. El desarrollo de una gran abertura en el margen posterior de los osteodermos sugiere un gran desarrollo de la pilosidad.

*Barrancatatus* sp. nov.?

Figura 5.24

Materiales asignados: MPEF PV: 7001B, 6600C; osteodermos aislados.

Distribución y Edad: La Cantera (Chubut), "Predeseadense" (Oligoceno temprano).

Descripción: Los restos son escasos. Consisten en dos osteodermos fijos (19 mm de largo, 14 mm de ancho y 6 mm de espesor), con una figura principal lageniforme (de cuello muy corto) que ocupa casi toda la superficie del osteodermo. Anteriormente a esta figura, hay dos figuras laterales y una anterior poco definida y relativamente pequeña. En el margen posterior del osteodermo hay un surco recto bien desarrollado, y dentro de este surco hay muchos septos pequeños y delgados que delimitan conductos delgados (como ha sido descrito para el género).

Comentarios: Los restos son muy escasos y no son suficientes para su precisa asignación específica, probablemente, nuevos restos y más completos, permitirán definir más claramente si se trata de una nueva especie o no.

*Sadypus* Ameghino, 1902a

*Anutaetus* Ameghino, 1902a (*part.*).

*Meteutatus* Simpson, 1948 (*part.*).

Especie tipo: *Sadypus confluens* Ameghino, 1902a.

Especies referidas: el tipo; *S. ascendens* Ameghino, 1902a; *S. nepotulus* Ameghino, 1902a; *Anutaetus tortuosus* Ameghino, 1902a; *Sadypus* sp. nov. y *S. minutus* Carlini et al. 2010.

Distribución y Edad: Provincias de Chubut y Santa Cruz. EM Mustersense s.l. – EM Deseadense s.l. (según Ameghino 1902a). EM Tinguiririquense y

“Predeseadense” (Oligoceno temprano) y EM Deseadense (Oligoceno tardío).

Diagnosis (Modificada de Ameghino, 1902a): Tamaño entre *Chaetophractus villosus* y *Euphractus sexcinctus*. Osteodermos rectangulares a cuadrangulares. Superficies laterales de contacto entre osteodermos completamente cubierta con proyecciones denticulares. Ornamentación de los osteodermos conspicua, figuras muy convexas, y los surcos que las delimitan son amplios, a diferencia de *Meteutatus* donde los surcos son delgados, y de *Barrancatatus* que posee osteodermos con figuras planas y de contorno anguloso. Osteodermos fijos con una gran figura principal que ocupa 2/3 de la superficie externa y se continua en una carena medial. La carena puede ser delgada o ancha, de sección redondeada y más alta que las figuras periféricas. Rodeando la figura principal hay una o dos figuras anteriores, y dos laterales anteriores a ambos lados de la porción más angosta de la figura principal. El margen posterior del osteodermo con un gran surco semicircular, ampliamente abierto a la superficie del borde posterior del osteodermo. Este surco está ocupado por numerosos septos delgados entrecruzados que delimitan pequeños conductos que tienden a ser convergentes anterior y centralmente. Posteriormente, esta abertura está limitada por un borde oblícuo. Esta morfología posterior del osteodermo sugiere un gran desarrollo de la pilosidad. La superficie de los osteodermos se eleva hacia su parte posterior pero, distalmente, en la zona del surco, baja nuevamente. El borde de este extremo posterior no es de contorno recto, sino en semicírculo, de esta manera, la zona amplia de salida de pelos queda parcialmente cubierta en vista dorsal. Osteodermos móviles igualmente gruesos y con una figura principal, que se inicia en la porción anterior de su superficie externa y que, al igual que en las osteodermos fijos, alcanza los bordes laterales del osteodermo y ocupa todo el tercio posterior. Figura principal con una carena medial muy elevada semejante a la de los osteodermos fijos, a diferencia de los osteodermos móviles de *Metetatus* y *Barrancatatus*, que tienen las figuras poco marcadas y la carena, cuando presente, está poco definida. El sistema pilífero de las osteodermos móviles es equivalente al comentado en las osteodermos fijos.

Comentarios: Recientemente se ha revalidado este género, luego de haber sido tratado por Simpson (1948) como sinónimo de *Meteutatus* (ver Ciancio y Carlini

2008b, Carlini et al. 2010). Scillato-Yané (1980) lo considera válido, pero sin argumentación, dado el carácter del trabajo ("Catálogo").

En cuanto a las especies de *Sadypus* descritas por Ameghino, se considera válida la especie *S. confluens* (presente en niveles tinguiriquenses de Gran Barranca, Carlini et al. 2010), ya que hay materiales referidos que sirven de base comparativa (el dibujo del tipo y una placa referida por Simpson, proveniente de Cerro Blanco, Chubut, Mustersense?). Sin embargo, las otras especies descritas por Ameghino (*S. nepotulus* y *S. ascendens*) se consideran *nomina dubia*, ya que no se han podido identificar los materiales tipo (ver Ciancio y Carlini 2008b) y las descripciones resultan insuficientes para asignar alguno de los restos presentes en colecciones antiguas o nuevas.

*Sadypus* aff. *S. confluens* Ameghino 1902a

Figura 5.25

Holotipo: ?MACN A-10954, un osteodermo de la coraza dorsal (ver Ciancio y Carlini 2008b).

Distribución y Edad: Patagonia (Argentina), EM Mustersense s.l. (Ameghino 1902a). Cerro Blanco (Chubut), EM Mustersense (Simpson 1948). La Cancha (Chubut) EM Tinguiriquense (Oligoceno temprano).

Materiales asignados: AMNH FM 29409; MPEF PV 6301D, MPEF PV 7267B; osteoderms aislados.

Description: Se describen unos pocos osteoderms fijos de la coraza dorsal, que miden 13 mm de largo, 8,5 mm de ancho y 4,5 mm de grosor. El desarrollo del sistema pilífero es equivalente al descrito para el género. La escultura consiste en una figura principal lageniforme con una carena medial estrecha y elevada, una figura periférica anterior y un par de figuras laterales, todas son convexas y bien marcadas, y los surcos que las separan son amplios.

Comentarios: bajo las circunstancias expuestas, resulta complicado establecer correctamente si estos osteoderms corresponden a esta especie, ya que el material Tipo está extraviado y hay sólo un dibujo (con poco detalle, ver Simpson 1948) de un único osteodermo que puede ser considerado el iconotipo de la especie. Por lo tanto, para establecer la asignación tentativa nos basamos en la descripción de Ameghino (1902a: 64).

Ameghino (1902a) indicó que los materiales de esta especie proviene de sedimentos portadores de fauna mustersense; sin embargo, no se la ha encontrado en faunas mustersenses, a excepción de un único osteodermo nombrado por Simpson (1948) para Cerro Blanco (Chubut).

*Sadypus minutus* Carlini et al. 2010

Figura 5.26

Sintipo: MPEF PV 6301C, varios osteoderms aislados.

Distribución y Edad: La Cancha (Chubut). EM Tinguiririquense (Oligoceno temprano).

Materiales asignados: MPEF PV: 6299C, 6784D; grupos de osteoderms aislados.

Diagnos: Tamaño pequeño, similar a *Zaedyus*. Osteoderms de la coraza de superficie lisa con puntuaciones, las áreas laterales de contacto entre osteoderms adyacentes con dentículos poco desarrollados. El sistema pilífero del borde posterior está representado por un surco transversal que ocupa todo el ancho del osteodermo. El surco es más angosto que en las restantes especies de *Sadypus*, abierto posteriormente, sin ocupar una parte considerable de la superficie externa del osteodermo. Internamente, el surco posee numerosas tabicaciones dorsoventrales que se bifurcan formando numerosos canales pequeños. Las figuras son convexas y poco elevadas; los surcos que las separan son amplios. Osteoderms fijos con una figura principal lageniforme con un cuello ancho. Cuando esta figura se abre, las ramas divergentes se proyectan hacia los vértices posteriores del osteodermo. Anteriormente a la figura principal hay dos figuras periféricas anteriores poligonales, y a los lados un par de figuras periféricas antero-laterales alargadas. Porción anterior de la figura lageniforme con cuatro forámenes circulares de gran tamaño. Osteoderms semimóviles con las mismas características en la escultura que los osteoderms fijos. En la porción anterior de osteodermo hay una tecla corta y la zona de transición es lisa. A igual que en los osteoderms fijos, hay cuatro perforaciones de gran tamaño en la porción anterior de la superficie externa. El sistema pilífero tiene un desarrollo equivalente al de los osteoderms fijos.

Descripción: Los osteoderms fijos típicos son cuadrangulares y miden 11 mm de

largo, 9 mm de ancho y 4,5 mm de grosor. Las perforaciones de la cara expuesta son muy grandes y por lo general son cuatro; pero a veces es posible que haya una quinta de posición anterior a las otras. Se asignaron a esta especie algunos osteodermos fijos que no tienen las perforaciones mencionadas en la cara expuesta, sin embargo las otras características de la ornamentación coinciden. Estos otros osteodermos son un poco más delgados. Probablemente aquellos cuadrangulares que poseen las grandes perforaciones correspondan a los de una ubicación central en el escudo pélvico, y aquellos más delgados, sin los grandes forámenes, a regiones laterales (como sucede en *Utaetus buccatus*). Los osteodermos semimóviles miden 14 mm de largo, 7 mm de ancho y 3 mm de grosor.

*Sadypus tortuosus* (Ameghino, 1902a:66) nueva combinación

Figuras 5.27, 5.28 y 5.29

*Anutaetus tortuosus* Ameghino, 1902a.

Holotipo: MACN A-10446, un osteodermo.

Distribución y Edad: La Curandera, La Cantera (Chubut); "Predeseadense" (Oligoceno temprano).

Materiales asignados: MLP 61-VIII-3-326, cráneo parcial y osteodermos; MLP 61-VIII-3-271, coraza dorsal casi completa y escudo cefálico parcial, miembro posterior incompleto y otros restos de postcráneo; MLP 61-VIII-3-273, coraza dorsal y escudo cefálico parciales, y miembro anterior incompleto (estos dos últimos restos, si bien tienen números de colección diferentes, parecen corresponder a un solo individuo); MLP 93-XI-25-1, osteodermos, cráneo casi completo y fragmentos de cintura pélvica y miembros posteriores; MPEF 5694, porción de cráneo y osteodermos; MPEF PV: 6602, 6603, 7347, 7780, 5513; grupos de osteodermos asociados; MLP: 61-IV-14-4-20, 61-VIII-3-289-307, 93-XI-25-22, 93-XI-25-13, 59-II-26-62-70, 73-VIII- 1-10; MPEF PV: 6352A, 6600A, 5512A, 5513, 5521, 5780A, 5963B, 6961, 7001A; grupos de osteodermos aislados.

Diagnos (Modificada de Ameghino 1902a): Tamaño mediano similar a *Euphractus sexcinctus*. Escudete cefálico compuesto por osteodermos poligonales, relativamente gruesos con la superficie externa ornamentada. La ornamentación consta de una figura principal subcircular, que ocupa la mayor

parte y dos o tres figuras pequeñas en la porción anterior del osteodermo. Las superficies de contacto entre osteodermos es lisa, a diferencia de los de la coraza dorsal. Coraza dorsal compuesta por, al menos, 10 bandas móviles, y escudo pélvico con 11 hileras en la zona medial, pero hacia los lados hay duplicación de hileras, por lo que llegan a tener hasta 14 hileras.

Osteodermos de la coraza dorsal gruesos, rugosos y más grandes que los de *Sadypus confluens*. Osteodermos fijos rectangulares, con una figura principal lageniforme con un cuello ancho y alargado. El cuello de la figura principal se continúa en una carena medial más ancha y más alta que en *S. confluens*.

Rodeando a la figura principal hay una o dos figuras periféricas anteriores y un par de figuras periféricas ántero-laterales alargadas. Todas las figuras son muy convexas (más que en *S. confluens*) y la figura principal sobresale de las demás. Los surcos que delimitan las figuras son profundos y amplios. El sistema pilífero está restringido al borde posterior y es tal como ha sido descrito para el género. Osteodermos móviles, también con una gran figura principal lageniforme, con cuello largo y carena central bien desarrollada. Hay dos figuras periféricas antero-laterales a los lados de la parte más estrecha de la figura principal. Las figuras son muy convexas y los surcos que las delimitan son profundos y amplios. La zona de transición entre la tecla y la porción posterior del osteodermo es cóncava y tiene surcos longitudinales poco profundos. El sistema pilífero tiene un desarrollo equivalente al de los osteodermos fijos.

Descripción: Se conocen varios restos de esta especie. Esos restos comprenden porciones de escudo cefálico y de coraza dorsal, cráneo, vértebras, una porción del sinsacro y restos parciales de miembros anteriores y posteriores.

1) Escudo cefálico: compuesto por osteodermos poligonales, relativamente gruesos con la superficie externa ornamentada y con numerosas puntuaciones en su superficie. La ornamentación consta de una figura principal subcircular, que ocupa la mayor parte del osteodermo y dos o tres figuras pequeñas en su porción anterior. Las superficies de contacto entre osteodermos es lisa, a diferencia de los de la coraza dorsal.

2) Coraza dorsal: mide aproximadamente 360 mm de largo. Está compuesta por una zona de bandas móviles que mide ca. 190 mm y posee como mínimo de 10 bandas, y por un escudo pélvico, el cual mide ca. 170 mm y posee 11 hileras

sobre la zona media de la coraza, pero contando sobre los laterales de la coraza las hileras son 14, ya que a nivel de las hileras 5 y 7 hay duplicación.

Los osteodermos fijos son rectangulares, miden 18-19 mm de largo, 12 mm de ancho y 5 mm de grosor. Los osteodermos marginales son ornamentados y sobresalen de los bordes de la coraza, dándole un aspecto dentado. La ornamentación de los osteodermos y el sistema pilífero han sido descrito en la diagnosis. Los osteodermos fijos de zonas marginales del escudo pélvico miden 12-13 mm de largo, 9-11 mm de ancho y 4-5 mm de grosor; son cuadrangulares y con figura principal dispuesta en forma oblicua lateralmente. Las figuras periféricas están reducidas en número y tamaño. El sistema pilífero en estos osteodermos también está reducido, en algunos casos tienen solo un par de forámenes pequeños.

Los osteodermos móviles miden 20-25 mm de largo, 8-12 mm de ancho y 4 mm de grosor.

3) Cráneo: es ancho y bajo, con la cresta lambdoidea en forma de W fuertemente desarrollada. La serie dentaria superior está compuesta por 9 dientes de superficie oclusal en cresta y doble bisel, el primer diente ubicado en el premaxilar separado del resto por un pequeño diastema. Los 7 primeros dientes son de sección oval y los dos últimos poseen un surco lingual poco marcado que les da un aspecto reniforme.

4) Miembros: son robustos, del tamaño de los de *Proeutatus robustus*. El húmero con la cresta deltoidea bien desarrollada, foramen epicondilar presente y el cóndilo es esferoidal. Epífisis proximal del cubito con el extremo distal del olécranon fuertemente curvada hacia adentro, como en *Eutatus* y en *Proeutatus*. Metacarpal 3 con tuberosidad proximal bien desarrollada. El fémur es aplanado y ancho, con el tercer trocánter bien desarrollado y ubicado aproximadamente en la mitad de la longitud de la diáfisis.

Comentarios: La presencia de coraza y de osteodermos asociados de este taxon, ha permitido observar que el osteodermo que conforma el holotipo de *Anutaetus tortuosus* (ver Ciancio y Carlini 2008b), es morfológicamente coincidente con aquellos de las zonas marginales del escudo pélvico. Por lo tanto, se propone esta nueva combinación, dado que los caracteres que distinguen un género del otro corresponden a variaciones intraespecíficas. El material tipo de *A. tortuosus*,

de acuerdo a la información de Ameghino, proviene del “*Pyrotheriense de Colhue-Huapi*” (ver Ciancio y Carlini, 2008b).

En el MACN hay unos restos depositados en la colección Ameghino (MACN A-11107) que están asignados a *Proeuphractus setiger* Ameghino, 1897. Sin embargo, de acuerdo a la descripción original de esa especie (Ameghino 1897: 508) no se puede afirmar que esos restos pertenezcan a esa especie. A partir de los materiales más completos que se han estudiado se asignan estos restos a *Sadypus tortuosus*.

*Sadypus* sp. nov.

Figura 5.30

Sintipo: MLP 59-II-26-62, 63, 64, 65, 67, 68, 69, 70; 6 osteodermos fijos y 2 móviles (el osteodermo que se encuentra junto a este lote, con el número MLP 59-II-26-66, corresponde a otro taxón).

Distribución y Edad: Laguna de Los Machos, Scarritt Pocket, Las Cascadas y La Florida (Chubut), Pico Truncado, Pico1 y La Meseta (Sta. Cruz). EM Deseadense (Oligoceno tardío).

Materiales asignados: MLP: 73-VIII- 1-10, 93-XI-20-25; MPEF PV: 8053A, 8016D; números de campo: AR 04-143, AR 05-098, AR 07-51G, AR 07-30 D; grupos de osteodermos aislados.

Diagnos: Osteodermos de la coraza dorsal de mayor tamaño y más gruesos que los de las restantes especies del género. El borde posterior de los osteodermos con una gran cavidad correspondiente a un gran desarrollo de la pilosidad, con la misma morfología descrita para el género.

Osteodermos fijos con una gran figura principal alargada de forma oval, no lageniforme como en las demás especies del género, y ocupa casi toda la superficie externa. Esta figura posee una carena medial angosta y fuertemente desarrollada. La figura principal esta rodeada por un par de figuras anteriores pequeñas y por un par de figuras laterales anteriores angostas y alargadas.

Osteodermos móviles con una gran figura principal que ocupa casi toda la superficie externa. Al igual que en los osteodermos fijos, se observa una carena medial fuertemente desarrollada, elevada y angosta. A los lados de la porción anterior de la figura principal se encuentran un par de figuras laterales pequeñas

delgadas y alargadas. El desarrollo del sistema pilífero es equivalente al de los osteodermos fijos.

Descripción: Los osteodermos fijos miden 19-23 mm de largo y 10-14 mm de ancho. El grosor es variable dentro del osteodermo, ya que va aumentando progresivamente hacia su porción posterior, acompañando el gran desarrollo de la pilosidad; la porción más delgada mide aproximadamente 5-8 mm, en cambio la porción más gruesa mide 7-10 mm. Los osteodermos móviles miden hasta ca. 35 mm de largo (no se puede corroborar exactamente esta medida, porque la porción anterior del osteodermo raramente se preserva) y 10-14 mm de ancho. La superficie externa de los osteodermos es rugosa, y la figura principal es más lisa.

#### PELTEPHILIDAE Ameghino, 1894

##### *Peltephilus* Ameghino, 1897

Especie tipo: *Peltephilus strepens* Ameghino, 1887.

Especies referidas: el Tipo, *P. pumilus*, *P. ferox*, *P. depressus*, *P. granosus*.

Distribución y Edad: Chubut, Santa Cruz (Argentina); "Predeseadense" (Oligoceno temprano), EM Deseadense (Oligoceno tardío)-EM Santacrucense (Mioceno temprano). Salla (Bolivia); EM Deseadense (Oligoceno tardío). Fm. Chucal (Norte de Chile); EM Santacrucense (Mioceno temprano) (Croft et al. 2007).

Diagnos: ver Scott 1903-5 y Croft et al. 2007.

Comentarios: Los peltefilidos poseen varias características particulares que hacen sencillo su reconocimiento dentro de los Cingulata. Sin embargo, las relaciones internas están poco resueltas. Se han descrito varios géneros de Peltefilidos: *Peltephilus* Ameghino, 1887; *Peltecoelus* Ameghino, 1902a; *Parapeltecoelus* Bordas, 1938; *Anantiosodon* Ameghino, 1891, y *Epipeltephilus* Ameghino, 1904. Las especies pre-santacrucenses se conocen casi exclusivamente por osteodermos sueltos. Los restos que se han estudiado en esta Tesis consisten en osteodermos sueltos, excepto por algunos pocos restos asociados y una porción de rama mandibular proveniente de La Curandera.

Los osteodermos de los peltefilidos son bastante particulares y simples, lo que dificulta su estudio. No obstante, la presencia de estos pocos restos han permitido identificar nuevos taxones.

*Peltephilus undulatus* Ameghino, 1897

Figuras 5.31 y 5.32

*Peltephilus depressus* Ameghino, 1897.

**Sintipo:** MACN A 10455, 4 osteodermos móviles, dos osteodermos cefálicos y un diente.

**Distribución y Edad:** Cabeza Blanca, Scarritt Pocket, Las Cascadas, La Florida, Lag. de Los Machos (Chubut); La Flecha, Pico Truncado, Pico1, La Meseta (Santa Cruz); Quebrada Fiera (Mendoza). Salla (Bolivia). EM Deseadense (Oligoceno tardío). La Curandera, La Cantera, Barrancas Blancas (Chubut); "Predeseadense" (Oligoceno temprano).

**Materiales asignados:** MACN A: 35-4 (Sintipo de *P. depressus*), 35-1, 35-2 (Tipo de *P. depressus* según Bordas 1936), 35-3, 35-8 (Tipo de *Peltecoelus praelucens* según Bordas 1936); MLP: 59-II-26-55-56, 61-VIII-3-312, 93-XI-25-21, 93-XI-21-29, 93-XI-20-28, 95-III-10-22, 73-VIII- 1-10; MPEF PV: 5718, 5757, 5780; CNP-PV: CB 93-231-1, CB-35-05, CB-36-05, CB-98-34 A, CB-93-102-2, BB-9-03; ACM 3035; MCNAM-PV-4022; FMNH P 14707A; números de campo: AR 04-P2, AR 02-02, AR 07-51E, AR 07-30C; FLMNH UF: 225043; MNHN-Bol-PV: 4489, 4785, 4787, 4823, 10194, 10768; grupos de osteodermos aislados. FLMNH UF: 225043; MNHN-Bol-PV: 4272, 7022, 9132, 5615, 7042, 9135; osteodermos asociados.

**Diagnosis** (Modificada de Ameghino 1897): Tamaño similar al de *Peltephilus ferox*. Osteodermos cefálicos proporcionalmente grandes y con algunos de ellos con una elevación central (formando "cuernos"), con un desarrollo menor que los de *P. ferox*. Osteodermos de la coraza dorsal proporcionalmente delgados y de superficie externa rugosa y plana. Osteodermos fijos sin figuras diferenciadas y con una carena medial poco desarrollada o ausente. Sobre la porción anterior de la superficie externa hay 3-4 forámenes de gran tamaño a diferencia de *P. strepens*, *P. pumilus*, *P. ferox* y *P. granosus* que poseen típicamente dos. Las perforaciones pilíferas del borde posterior son escasas y pequeñas o no están desarrolladas.

Los osteodermos móviles se caracterizan por tener una porción anterior corta, la zona de transición rugosa. La superficie externa es plana y sin figuras diferenciadas, en la zona medial hay una carena poco desarrollada. En la porción anterior de la superficie externa se encuentran un par de forámenes de gran

tamaño. El sistema pilífero tiene un desarrollo equivalente al de los osteodermos fijos.

Descripción: Los osteodermos cefálicos con forma de cuerno de esta especie son más bajos que los de *P. strepens* y los de *P. ferox*, la porción más alta mide 10 mm, además en la porción anterior del osteodermo poseen varios forámenes (2-6) dispuestos cerca sus márgenes.

Los tres o cuatro forámenes de los osteodermos fijos están muy cercanos unos de otros, y ubicados en forma de semicírculo. Los osteodermos fijos miden 20-24 mm de largo y de 13 a 19 mm de ancho y 3,5 mm de espesor. Los osteodermos móviles 19-26 mm de largo por 12 a 16 mm de ancho. Algunos osteodermos móviles pueden llevar tres forámenes en su superficie externa.

Comentarios: Bordas (1936) estableció que el sintipo de esta especie es MACN A 37-5, 3 osteodermos móviles (2 rotos) y dos osteodermos cefálicos. Sin embargo, en estos osteodermos no se observan claramente las características enumeradas por Ameghino en su descripción original. Por otro lado, en la colección Ameghino del MACN se encuentra otro lote de osteodermos (MACN A 10455), junto a los cuales hay dos etiquetas con la letra de Ameghino las cuales refieren a:

“*Peltephilus undulatus*” y “*Pyrotheriense*”. Estos osteodermos si se ajustan claramente a la descripción original, por lo tanto se establece que ese debe ser el material tipo de la especie. Lo mismo sucede con *P. depressus*, Bordas asigna los materiales MACN A 35-2, pero tomando en consideración la descripción de Ameghino esta asignación parece ser errónea. En la colección Ameghino del MACN se encuentran varios lotes de osteodermos referidos a la especie, y particularmente uno de ellos (MACN A 35-4) es el que mejor se ajusta a la descripción original. De igual manera, Bordas establece que los osteodermos MACN A-35-8 corresponden al material tipo de *Peltecoelus praelucens*, una especie descrita por Ameghino para niveles asignados a la EM Colhuehuapense. Sin embargo, estos osteodermos no se ajustan, tampoco a la descripción de Ameghino, así como tampoco poseen ninguna referencia taxonómica ni de procedencia dadas por el propio autor. El material tipo de *P. praelucens* debe ser MACN A-10461, de acuerdo a la descripción original de Ameghino .

Por otro lado, a base de los sintipos identificados y de nuevos restos, se considera a *Peltephilus depressus* sinónimo posterior de *P. undulatus*. Esta

sinonimia ya había sido planteada por Loomis (1914: 204): “*We found the genus rare, only two isolated plates turning up. From the Deseado material Ameghino has made three species: P. protervus, very large size; P. undulatus, of moderate size with the median figure accentuated and ending in two pits and with piliferous depressions on the margin; and P. depressus, of the same size as the foregoing, with a faint central figure, often four pits on the exposed surface and no piliferous pits on the margin. We found but one species, one plate of which combine characters of both the last two as described...*”. Las principales diferencias entre ambos supuestos taxones, señaladas por el autor original, son: el desarrollo de la carena medial (*figura longitudinal media* según Ameghino), la presencia o ausencia de forámenes pilíferos y la cantidad de forámenes en la superficie externa (*agujeros de la parte anterior externa* según Ameghino). Las variaciones de estos caracteres, mencionadas como diferencias entre especies, corresponden en realidad a diferencias intraespecíficas y de hecho se pueden observar dentro de la misma coraza.

*Peltephilus* sp. nov. A

Figura 5.33

Holotipo: FLMNH UF 172148; osteodermos y un calcáneo, asociado.

Distribución y Edad: Salla, Bolivia. EM Deseadense (Oligoceno tardío).

Materiales asignados: FLMNH UF 225046, MNHN-Bol-V: 009062, 010791, 010776; grupos de osteodermos no asociados.

Diagnos: Osteodermos pequeños del tamaño de los de *P. pumilus* y *P. granosus*, de superficie lisa, con pequeñas puntuaciones que les dan un aspecto rugoso. Sobre la porción anterior de la superficie externa poseen tres forámenes bien desarrollados: uno de posición más anterior sobre la línea media del osteodermo, y los restantes a ambos lados de la línea media, posteriores al primero (carácter compartido con *Peltecoelus praelucens* Ameghino 1902a). Poseen una carena medial sobre la superficie externa delgada. Osteodermos fijos con elevaciones óseas (tuberosidades) en la porción anterior del osteodermo, por delante de los forámenes de la superficie expuesta. Estas tuberosidades están menos desarrolladas que en *Peltephilus pumilus* (ver Krammarz et al. 2010) y que en *Peltephilus granosus*. Los forámenes pilíferos son pequeños y escasos, se

encuentran en el borde posterior. Osteodermos móviles con tres forámenes en la cara externa, al igual que los fijos. La porción anterior del osteodermo es relativamente corta y no hay un resalto brusco entre esta porción y la posterior del osteodermo. La zona de transición entre ambas porciones esta ocupada por numerosas tuberosidades. Los forámenes pilíferos son pequeños y escasos, se encuentran en el borde posterior, aunque en algunos osteodermos móviles pueden ubicarse también sobre los márgenes laterales.

Medidas: Los osteodermos fijos miden 12-14 mm de largo y 8-11 mm de ancho. Los osteodermos móviles miden 15-20 mm y 9-11 mm respectivamente.

?*Peltephilus* sp. nov. B

Figura 5.34

Holotipo: número de campo AR 07-30F; osteodermos y una falange ungueal rota, correspondientes a un mismo individuo.

Distribución y Edad: La Florida, Las Cascadas, Provincia del Chubut; "La Meseta", Provincia de Santa Cruz. EM Deseadense.

Materiales asignados: MACN A 37-5 (Tipo de *Peltephilus depressus* según Bordas 1936), MLP 93-XI-21-29, MPEF PV 8017B; osteodermos aislados.

Diagnos: Los osteodermos son de mayor tamaño que los de las especies precedentes. De superficie bastante lisa con numerosas puntuaciones y los bordes laterales de contacto entre osteodermos con dos hileras longitudinales de proyecciones denticulares, que pueden fusionarse formando crestas. Estas proyecciones se encuentran separadas por un surco longitudinal. Osteodermos fijos proporcionalmente delgados y con 3 forámenes de gran tamaño ubicados anteriormente en su superficie externa. Se observa una carena medial ancha delimitada por surcos poco profundos. La superficie externa se encuentra rodeada por rugosidades en sus bordes. Sobre los márgenes laterales y posteriores del osteodermo se observan perforaciones pilíferas. Osteodermos móviles con una tecla relativamente corta, como en el resto de los representantes del género, la zona de transición posee rugosidades bien marcadas. Anteriormente sobre la porción anterior del osteodermo hay dos o tres forámenes grandes. Al igual que los osteodermos fijos, la carena medial es ancha y poco marcada. Los forámenes pilíferos son pequeños y se ubican sobre el borde posterior.

Medidas: los osteodermos fijos miden 31 mm de largo, 24 mm de ancho y 6 mm de espesor. Los osteodermos móviles miden 27-29 mm, 19-24 mm y 6-7 mm respectivamente. La porción anterior de los osteodermos móviles mide entre 6 y 8 mm de largo, un 25% del largo total.

Comentarios: Entre los materiales asignados ubicamos aquellos que según Bordas correspondían al material tipo de *P. depressus* (ver más arriba), de los cuáles no se conoce la procedencia. La asignación genérica es dudosa, dado que es posible que pertenezca a un género distinto, pero las evidencias hasta aquí conocidas impiden la reformulación genérica precisa.

*Peltephilus* sp. nov. C

Figura 5.35

Holotipo: número de campo AR 05-068; lote de osteodermos asociados y fragmentos de postcráneo.

Distribución y Edad: La Curandera Manchon, La Cancha (Chubut); EM Tinguiririquense (Oligoceno temprano). Barrancas Blancas (Chubut); "Predeseadense".

Materiales asignados: MPEF PV: 7267D, 7477A, 7673E; CNP-PV: BB-10-03; osteodermos aislados.

Diagnosis: Tamaño mayor a *Peltephilus* sp. nov. A y similar a *P. undulatus*. La superficie de los osteodermos es más lisa que la de los osteodermos de las restantes especies y con numerosas puntuaciones. Sin figuras, solo se observa una carena medial muy pobremente desarrollada. Las superficies laterales de contacto entre osteodermos son lisas y poseen dos crestas óseas delgadas, una dorsal y una ventral. Osteodermos fijos con dos o tres forámenes de gran tamaño dispuestos asimétricamente sobre la superficie externa, ubicados anteriormente a la carena. Sobre el borde posterior se encuentran cuatro forámenes pilíferos pequeños y redondeados. Osteodermos móviles, proporcionalmente más alargados que en el resto de las especies. La porción anterior es proporcionalmente más alargada que en *P. undulatus* y en *P. sp. nov. A*, mide más del 30% del largo total del osteoderma. La zona de transición es prácticamente lisa, con unas pocas rugosidades. Sobre la superficie externa se encuentran dos forámenes de gran tamaño, de posición anterior. Sobre el margen

posterior se distinguen dos forámenes pilíferos ubicados en los ángulos del borde posterior.

Descripción: Los osteodermos fijos miden 18-22 mm de largo, 13-16 mm de ancho y 3-4 mm de grosor. Los osteodermos que se alejan de la línea media de la coraza hacia los laterales poseen la carena desviada hacia el lado externo y los forámenes pilíferos se agrupan en el ángulo postero-externo del osteoderma. Los osteodermos móviles miden 26-29 mm de largo, 10-13 mm de ancho y 3 mm de grosor.

Entre el lote de osteodermos se encuentran algunos semimóviles, que pertenecen a aquellos de transición entre las bandas móviles y el escudo pélvico (ver Capítulo 2). No se han encontrado osteodermos semimóviles correspondientes al segmento intermedio entre escudo escapular y bandas móviles. Por lo tanto se puede afirmar la presencia de escudo pélvico y bandas móviles, pero no de escudo escapular.

#### DASYPODOIDEA INC. SEDIS

#### ***Eocoleophorus*** Oliveira et al. 1997

Especie tipo: *Eocoleophorus glyptodontoides* Oliveira et al. 1997

Distribución y Edad: Estado de San Pablo (Brasil) y Dpto. de La Paz (Bolivia). EM Deseadense (Oligoceno tardío)

Diagnos: ver Oliveira et al. 1997.

#### *Eocoleophorus glyptodontoides* Oliveira et al. 1997

#### Figuras 5.36

Holotipo: MNRJ 4593, un osteoderma móvil.

Distribución y Edad: Tremembé (Brasil) y Salla (Bolivia); EM Deseadense (Oligoceno tardío).

Materiales asignados: MNRJ: 4594V, 4595V, 4596V, 4597V, 4598V, 4599V, 4600V, 4611V, 4601V, 4602V, 4603V, 4604V, 4605V, 4606V, 4607V, 4608V, 4609V, 4610V, 4611V, 4612V, 4613V, 4614V; FLMNH UF: 137870, 137872, 137873; MNHN-Bol-V: 5847, 7081, GB 173; osteodermos aislados.

Diagnos: ver Oliveira et al. 1997.

Comentarios: la ubicación de este taxón y sus relaciones dentro de los Cingulata permanece incierta. Aunque los autores originales plantean una mayor similitud de este taxón con los Pampatheriidae y los Dasypodidae que con los Glyptodontidae.

### ***Machlydotherium***

Especie tipo: *Machlydotherium asperum* Ameghino, 1902a.

Especies referidas: el Tipo, *M. ater* Ameghino, 1902a, ?*M. intortum* Ameghino, 1902a; ?*M. sparsus* Ameghino, 1902a.

Distribución y Edad: Chubut Central, Argentina; Parte superior de las Capas con *Notostylops* (Ameghino 1902a), EM Mustersense, EM Tinguiririquense.

Diagnos: ver Simpson 1948.

Comentarios: No se conoce bien las relaciones de este taxón. A base de la presencia de un diente bilobulado asignado por Ameghino a *M. asperum*, se ha relacionado este género con los Pampatheriidae (Ameghino 1902, Castellanos 1937). Probablemente no todas las especies asignadas a *Machlydotherium* pertenezcan al mismo género. Por otro lado, las características de los osteodermos indican una mayor semejanza a los Peltephilidae.

### *Machlydotherium protervus* (Ameghino, 1897) Nueva combinación

Figuras 5.37, 5.38 y 5.39

*Peltephilus protervus* Ameghino, 1897.

*Machlydotherium ater* Ameghino, 1902a.

?*Peltephilus protervus* Bordas, 1936.

*Peltephilus undulatus* Bordas, 1936.

Holotipo: MACN A-35-6, 1 osteodermo móvil y dos osteodermos cefálicos.

Edad y distribución: Patagonia, Argentina; EM Deseadense s.l. (Ameghino 1897). Niveles de "La Cancha", Gran Barranca, Chubut, Argentina; EM "Tinguiririquense" (Oligoceno temprano). Zona Co. Bagual y Co. Mentira, Chubut, Argentina; EM Mustersense?

Materiales asignados: MACN A-10952 (Sintipo de *Machlydotherium ater*), MPEF PV: 6675, 6412, 6324A, 6307; grupos de osteodermos aislados. MPEF PV 7692A y MLP 61-VIII-3-327; grupos de osteodermos asociados.

Diagnosis (Modificada de Ameghino, 1897): Especie de gran tamaño.

Osteodermos de grandes y gruesos, con la superficie relativamente lisa, simplemente puntuada, sin figuras, con una carena medial estrecha, alta adelante y que se ensancha gradualmente hacia atrás hasta desaparecer. Las perforaciones pilíferas en los bordes, son pequeñas y escasas o ausentes.

Osteodermos fijos con 3 o 4 forámenes de gran tamaño ubicados en torno a la porción anterior de la carena. Presentan dos forámenes pilíferos pequeños ubicados en los vértices del borde posterior. Osteodermos móviles con la porción anterior alargada y mejor definida que en las especies de *Peltephilus*. La zona de transición está representada por un surco transversal prácticamente liso. Sobre la superficie externa se observan dos forámenes de gran tamaño. Los forámenes pilíferos también son escasos (de 2 a 4) y están ubicados sobre el borde posterior, bien separados unos de otros.

Al igual que *P. ferox*, posee algunos osteodermos cefálicos en forma de cuernos.

Medidas: Los osteodermos fijos miden 30-33 mm de largo, 24 mm de ancho y 7-9 mm de grosor. Los osteodermos móviles miden 39-41 mm de largo y 20-22 mm de ancho y 7-8 mm de grosor. Uno de los cuernos cefálicos que se conocen mide en la base 35 mm diámetro anteroposterior, 30 mm de diámetro transverso y 44 mm de altura.

Comentarios: El material tipo de *P. protervus* está compuesto de un osteodermo móvil y dos cefálicos; por otra parte, el de *M. ater* consiste sólo en osteodermos fijos. De aquí se desprende que lógicamente estos restos no son comparables. Sin embargo, a partir de restos asociados obtenidos en los sedimentos correspondientes a los niveles de "La Cancha" en Gran Barranca y otros restos asociados depositados en el MLP (MLP 61-VIII-3-327), se ha podido verificar que ambos corresponden al mismo taxón.

Ameghino, en su descripción original, no hace referencia a las localidades donde se colectaron estos restos, sólo hace una referencia temporal. Aquí surge otro inconveniente dado que *P. protervus* es asignado al Deseadense *s.l.* y *M. ater* al Mustersense *s.l.* En ninguna de las colecciones posteriores a las de Ameghino en sedimentos deseadense se han encontrado restos que puedan asignarse a *P. protervus*, aunque si se han hallado en niveles referidos al Tinguiririquense y al Mustersense.

---

## 6. ANÁLISIS FILOGENÉTICO

*“Si todas las especies, o un gran número de ellas de uno cualquiera de esos grupos, presentan algún carácter particular que no se encuentra en ninguna de las especies de todos los demás grupos, es claro que dicho carácter tomo origen en un vástago que se desprendió del grupo al que pertenecen las especies que se distinguen por el carácter en cuestión.”*

Florentino Ameghino, 1884

---

### 6.1. ANTECEDENTES

Los Xenarthra conforman uno de los mayores grupos de placentarios; son característicos de la fauna Neotropical que ha tenido en América una exitosa y larga historia evolutiva durante la mayor parte del Cenozoico, desde el Paleoceno tardío hasta la actualidad (Hoffstetter 1982, Patterson y Pascual 1968, Scillato-Yané 1976, 1986, Pascual 2006). A base de estimaciones hechas mediante relojes moleculares (Springer et al. 2003, Delsuc et al. 2004, Delsuc y Douzery 2008), la divergencia de los xenartros dentro de los placentarios podría haberse producido en el transcurso del Cretácico temprano. Actualmente, se considera a los Xenarthra como un linaje cercano al de los Afrotheria, el grupo más basal de los Placentarios (Hallström et al. 2007, Springer y Murphy, 2007, Galliari et al. 2009). El origen de este clado se encuentra muy posiblemente en América, aunque han sido halladas también formas fósiles en sedimentos eocenos de Antártida, cuando ésta se encontraba conectada al extremo sur de América del Sur durante el Cenozoico temprano (Carlini et al. 1990, Vizcaíno y Scillato-Yané 1995). La condición de continente isla que tuvo América del Sur durante la mayor parte del Cenozoico permitió la notable evolución y diversificación de este clado, que pudo explotar una gran diversidad de ambientes a su disposición (Patterson y Pascual 1968, Pascual 2006).

Dentro de los Xenarthra se incluyen tres clados principales: los Tardigrada (los perezosos), los Vemilingua (los osos hormigueros) y los Cingulata (los acorazados). Estos últimos se caracterizan por poseer el cuerpo cubierto por una “armadura” compuesta por osteodermos relacionados y articulados entre sí. La presencia de la coraza dorsal es una de las sinapomorfías que define el clado

Cingulata (Engelmann 1985). Su diversidad actual (8 géneros y unas 21 especies, pertenecientes a la misma familia) no representa la notable diversificación alcanzada en el pasado, en el cual se reconocen más de 100 géneros (ver Hoffstetter 1958, McKenna y Bell 1997) que probablemente incluyan más de 300 especies (ver Mones 1986).

Dentro de los Cingulata se han reconocido clásicamente las siguientes familias: Dasypodidae, Glyptodontidae, Pampatheriidae, Peltephilidae y Palaeopeltidae (=Pseudorophodontidae?). Los Palaeopeltidae *s. st.* resultan problemáticos ya que la ausencia de registros significativos y la morfología de sus osteodermos (con escasos rasgos distintivos) impiden su adecuada caracterización (Simpson 1945, Hoffstetter 1958, Patterson y Pascual 1968, Scillato-Yané 1982, McKenna y Bell 1997, McDonald y Naples 2008).

La monofilia de los Cingulata está ampliamente probada, de acuerdo a evidencias morfológicas (Engelmann 1985, Gaudin y Wible 2006, Gaudin y McDonald 2008, McDonald y Naples 2008), así como por análisis moleculares (Delsuc et al. 2001, Delsuc et al. 2002). Si bien el poseer osteodermos formando una coraza dorsal es uno de los caracteres más evidentes del clado Cingulata, hay otras sinapomorfías que sustentan este clado: fusión del axis con vértebras cervicales, fusión de tibia y fíbula, entre otros (ver Engelmann 1985, Gaudin, 1995, 1999, 2004, MacDonald 2003, Gaudin y Wible 2006). Sin embargo, las relaciones entre los Cingulata no están claramente resueltas. Como ha sido señalado en el Capítulo 1, clásicamente se los ha dividido en dos grupos principales, los Dasypodoidea y los Glyptodontoidea (Simpson 1945, Hoffstetter 1958, Paula Couto 1979, Scillato-Yané 1980), aunque los grupos que incluyen son diferentes. Los Dasypodoidea que incluirían a los Dasypodidae, Peltephilidae y Pampatheriidae, aunque para otros (e.g. Patterson and Pascual 1968, Engelmann 1985) los Pampatheriidae pertenecen a la otra agrupación conformando el grupo hermano del resto de los gliptodontoidea.

Los Dasypodidae en la mayoría las clasificaciones se encuentran divididos en dos subfamilias principales que incluyen a la mayoría de los taxones: Euphractinae y Dasypodinae. Estos dos principales clados, de acuerdo a las evidencias disponibles, se encuentran separados desde el Eoceno medio (más de

42 Ma) (ver Carlini et al. 2002 a, b y c, 2005 a y b, Delsuc et al. 2002, 2003, 2004).

Los Euphractinae contienen los géneros vivientes *Euphractus*, *Chaetophractus* y *Zaedyus* (Euphractini), *Priodontes* y *Cabassous* (Priodontini) y una serie de taxones extintos. Entre las formas extintas también se encuentran Euphractini (e. g. *Macroeuphractus*, *Paleuphractus*, *Proeuphractus*, *Prozaedyus*) (Frechkop y Yepes 1949, Patterson y Pascual 1968, Paula Couto 1979, Scillato-Yane 1980, Carlini y Scillato-Yane 1996) y representantes de la tribu Eutatini, los cuales están totalmente extintos (e.g. *Eutatus*, *Proeutatus*, *Stenotatus*, *Meteutatus*). Además entre las formas fósiles se encuentra *Utaetus*, el Euphractinae más antiguo conocido, cuyas características primitivas justificaron el establecimiento de la tribu Utaetini (Simpson 1945, considerada como una subfamilia aparte por Patterson y Pascual 1968). Estos autores consideraron a los Utaetini como un grupo caracterizado por caracteres plesiomórficos y conformando el “stem group” del resto de los dasipódidos.

Los eutatinos también se han considerado una subfamilia dentro de los Dasypodidae (Bordas 1933, Patterson y Pascual 1968) o como tribus dentro de los Dasypodinae (Simpson 1945, Hoffstetter 1958, Paula Couto 1979). Sin embargo, Scillato-Yane (1980) los reconoce como una tribu dentro de los Euphractinae.

Los Dasypodinae (Simpson 1945, Hoffstetter 1958, Wetzel 1985), por otro lado, se encuentran subdivididos en tres tribus. Los Dasypodini incluyen al género viviente *Dasypus* y sus afines extintos (*Anadasypus* y *Propraopus*). Los representantes de las restantes agrupaciones se encuentran extintos, Los Stegotheriini que incluye a los extraños *Stegotherium* (Scott 1903-5, Vizcaíno 1994, Carlini 2004a) y a los armadillos más antiguos conocidos, los Astegotheriini (Scillato-Yané 1976, Vizcaíno 1994, Carlini et al. 2002a, b, c).

La monofilia de los Dasypodidae también es discutida, ya que han sido considerados como grupo basal a partir de donde se habrían originado los otros Cingulata (Patterson y Pascual 1968), o incluso los otros Xenarthra (Hoffstetter 1958).

En cuanto a los Peltephilidae, su posición filogenética no está definida, clásicamente se han ubicado como una subfamilia dentro de los Dasypodidae o

como una familia aparte (Hoffstetter 1958, Patterson y Pascual 1968, Scillato-Yané 1982, Paula-Couto 1979). Si bien hay un consenso general en ubicarlos más cercanamente a los dasipódidos, sus características tan peculiares dificultan la evaluación de sus caracteres desde un punto de vista filogenético ya que su situación dentro de los Cingulata varia en los diferentes análisis filogenéticos (Abrantes y Berqvist 2006, Gaudin y Wible 2006).

En el Paleógeno se encuentran algunos Cingulata exclusivos de este lapso, que presentan rasgos tan singulares como para poner en duda sus afinidades: 1) *Machlydotherium*, cuya asignación supragenérica es dudosa, ha sido asociado a los Pampatheridae (Castellanos 1937, Hoffstetter 1956) y a los Peltephilidae (Carlini y Scillato-Yané 1993); 2) *Palaeopeltis* (Palaeopeltidae), considerado originalmente un antecesor de los Glyptodontidae (Ameghino 1894), aunque otros autores propusieron su asignación a los Orophodontidae, un grupo primitivo de tardigrados (Tournouër 1903, Hoffstetter 1954); 3) *Pseudorophodon* (Pseudorophodontidae), considerado como un taxón intermedio entre los Cingulata y los Tadirada (Kraglievich y Rivas 1951, Hoffstetter 1958), luego considerado sinónimo de *Palaeopeltis* como representante de los Cingulata pero en un linaje diferente al de gliptodontes y dasipódidos (Patterson y Pascual 1963 en Hoffstetter 1969). Significativamente, estos últimos taxones no han sido incluidos, hasta ahora, en los diferentes análisis filogenéticos que se han realizado.

Los Dasypodoidea del Oligoceno resultan interesantes desde el punto de vista de las interrelaciones de los cingulados. En este lapso se encuentran varios Euphractinae con caracteres primitivos (Carlini et al. 2009), y con seguridad, los primeros Peltephilidae (Ameghino 1902) y se produce un intercambio de fauna respecto a los linajes presentes en edades previas y posteriores. En el presente análisis se pretende conocer las relaciones entre los Cingulata estudiados en esta Tesis y sus relaciones con otros miembros del clado. La inclusión de los taxones del Oligoceno y de otros taxones paleógenos en el análisis resulta novedosa dado que con contadas excepciones (e.g. *Peltephilus*, *Utaetus*) estos taxones no han sido incluidos en análisis filogenéticos previos.

## 6.2. HIPOTESIS FILOGENETICAS PREVIAS

A lo largo de la historia del estudio de los xenarthros hubo varios intentos de comprender cuáles eran las relaciones ancestro-descendiente de los grupos que componen el clado de los Cingulata (Ameghino 1889, Hoffstetter 1969, Paterson y Pascual 1968; ver Figura 6.1). Sin embargo, Engelmann (1978, 1985) es el primero en intentar resolver las relaciones filogenéticas mediante el empleo de la metodología cladística. Engelmann examina 16 taxones de Cingulata, incluyendo armadillos (vivos y extintos), pampatéridos y gliptodontes. Para este análisis Engelmann utiliza caracteres de la coraza (no de los osteodermos), del cráneo, postcráneo y algunos caracteres de tejidos blandos. Como resultado ofrece un nuevo arreglo sistemático con algunas agrupaciones diferentes a las propuestas hasta ese momento (Figura 6.2).

Engelmann plantea una dicotomía basal de los Cingulata en dos grandes clados: Dasypoda y Glyptodonta (respetando la nomenclatura de Ameghino 1889). Sin embargo, los clados definidos dentro de estos grupos mayores difieren en gran medida de lo que se planteaba hasta ese momento. Los Glyptodonta incluyen a los Glyptodontidae y Pampatheriidae (de acuerdo con Patterson y Pascual 1968) y a los Eutatini; sustentados por una única sinapomorfía: la presencia de una elevación central de osteodentina en el centro de los “molariformes” posteriores. Los Eutatini (representados por *Eutatus* y *Proeutatus*) en esa hipótesis se consideran el grupo hermano de los gliptodontes. Los Dasypoda se dividen en dos clados, Dasypodidae y Euphracta. Las relaciones entre los Dasypodidae están bien resueltas y soportadas. Este clado incluye a los Priodontini (*Priodontes* y *Cabassous*) y a los Dasypodini (representados en este análisis por *Dasyus* y *Stegotherium*). Sin embargo, las relaciones dentro de los Euphracta están poco resueltas en ese análisis. *Peltephilus* queda incluido dentro de los Euphracta conformando un clado con *Macroeuphractus* y queda definido un clado que incluye *Zaedyus*, *Prozaedyus* y *Chlamyphorus*.

Engelmann (1985) define sus resultados como un “armazón” sobre el cual futuras investigaciones podrán reconstruir las relaciones entre los xenarthros. Si bien estos resultados no resuelven totalmente la filogenia de los Cingulata, plantean nuevas hipótesis de relaciones entre ellos.

Abrantes y Bergqvist (2006) realizan un estudio filogenético en el cual incluyen 28 especies de Dasypodidae. Estos autores 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 (Figura 6.3), se recupera un clado principal reconocido como Dasypoda y *Peltephilus* se ubica como grupo hermano de estos. El clado Dasypoda incluye varios agrupamientos menores: a) los Dasypodidae (incluyendo a los Dasypodinae y Tolypeutinae); b) los Eutatini conforman un grupo monofilético, grupo hermano de los Dasypodidae, por lo que tendrían que poseer un rango de jerarquía superior (familia) en su asignación taxonómica; c) un clado que incluye a todas los taxones reconocidos como Euphractini, que estarían conformando una nueva familia y serían grupo hermano del resto de los Dasypoda.

Gaudin y Wibble (2006) presentan un estudio filogenético destinado a analizar las relaciones entre los Cingulata, principalmente entre los armadillos (fósiles y vivientes). En su estudio incluyeron todos los Cingulata considerados por Engelmann e incorporaron nuevos taxones (aquellos estudiados por Patterson et al. 1989 y Carlini y Scillato-Yané 1996). Los caracteres fueron tomados de la morfología craneana y mandibular (163 caracteres).

Los principales resultados del análisis de Gaudin y Wibble (2006) son (Figura 6.4): a) la posición de *Peltephilus* como grupo hermano de los restantes Cingulata; b) la parafilia de los Dasypodidae; c) la posición terminal “crown group” de un clado compuesto por los pampatéridos y los gliptodontes; d) la polifilia de los eutatinos y la posición de *Proeutatus* como grupo hermano del clado mencionado en el punto anterior; e) los Euphractini son considerados parafiléticos, aunque los eufRACTINOS actuales forman un grupo monofilético; f) *Dasypus* y *Stegotherium* (Dasypodinae) forman un clado basal.

### 6.3. ANÁLISIS FILOGENÉTICO

En el presente análisis filogenético se incluyen 28 taxones de Cingulata formando parte del ingroup y *Paramylodon harlani* (Tardigrada) como outgroup. La selección del outgroup se basa en que los Tardigrada son el clado más cercano a los

Cingulata (Engelmann 1985, Gaudin 1995, McKenna y Bell 1997) y particularmente en que este género es bien conocido y posee osteodermos. Dentro del ingroup se incluyen: a) tres representantes de Glyptodontidae: *Glyptatelus* (Glyptatelinae), *Propalaehoplophorus* (Propalaehoplophorinae) y *Glyptodon* (Glyptodontinae); b) *Palaeopeltis* (Palaeopeltidae); c) 21 taxones de Dasypodidae, que incluyen los revisados en esta Tesis, así como otros representantes de cada una de las subfamilias y tribus discutidas arriba: *Astegotherium*, *Stegosimpsonia*, *Stegotherium* y *Dasypus* (Dasypodinae) y *Utaetus*, *Parutaetus*, *Prozaedyus*, Gen. nov. A, Gen. nov. B, Gen. nov. D, *Barrancatatus*, *Amblytatus*, *Archaeutatus*, *Paleuphractus*, *Chaetophractus*, *Zaedyus*, *Sadypus*, *Stenotatus*, *Eutatus*, *Proeutatus* y *Meteutatus* (Euphractinae); d) *Peltephilus* (Peltephilidae), y e) dos taxones de filiación incierta, *Machlydotherium* y *Eocoleophorus*.

Los restos utilizados para este análisis se enumeran en el Anexo 6.1. Los caracteres y sus estados se relevaron por observación directa (en la mayoría de los casos) y a través de láminas y descripciones de las siguientes contribuciones: Scott (1903-5), Stock (1925), Bordas (1933), Patterson et al. (1989), Gaudin y Wible (2006), Hill (2006), Porpino et al. (2009) y Soibelzon et al. (2006). Se seleccionaron 51 caracteres, de los cuales 20 corresponden a la coraza y los osteodermos (morfología externa e interna), 20 caracteres cráneo-dentarios y 11 caracteres apendiculares. La mayoría de los caracteres cráneo-dentarios fueron tomados de Gaudin y Wible (2006), algunos fueron recodificados para abarcar los taxones presentes en este análisis y otros se modificaron según criterios propios. De 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. Los caracteres apendiculares fueron tomados de Porpino et al. (2009) y fueron tratados según el criterio explicado arriba.

La matriz confeccionada (Anexo 6.2) está constituida por 51 caracteres de los cuales 20 son binarios y 31 son multiestado. Asimismo de los 51 caracteres, 12 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 aplicables y los caracteres faltantes se indican con ? y los

polimórficos se señalan con letras A [0,1], B [0,2], C [0,3], D [1,2] y E [3,4]. La matriz fue confeccionada y editada mediante el programa *Mesquite: A modular system for evolutionary analysis, versión 2.6 (build 486)* (Maddison y Maddison 2009).

### 6.3.1. Caracteres utilizados y sus respectivos estados

1. Osículos dérmicos (osteodermos) en el tegumento (Figura 6.5): osteodermos aislados, sin conformar una coraza (0); osteodermos formando una coraza dorsal rígida (1); osteodermos formando una coraza móvil (2).

La presencia de una coraza dorsal móvil implica no solo la presencia de osteodermos móviles, sino que estos estén conformando bandas móviles completas de lado a lado. Si bien no se encuentran corazas de todos los grupos, la morfología y cantidad relativa de osteodermos móviles indican la probable presencia o no de estas bandas. En algunos taxones (e.g. *Propalaeohoplophorus*) se encuentran algunos osteodermos móviles restringidos a los márgenes de la coraza, sin formar bandas móviles continuas.

2. Diferenciación de porciones de la coraza dorsal (Figura 6.6): coraza dorsal formada por bandas móviles y escudo pélvico (0); coraza dorsal formada por un pseudo-escudo escapular, bandas móviles y escudo pélvico (1); coraza dorsal formada por escudo escapular, bandas móviles y escudo pélvico (2).

Los armadillos actuales tienen una coraza dividida en tres porciones (estado de carácter 2), sin embargo se observa en formas primitivas de un desarrollo variable de estas tres secciones. La presencia de escudo escapular no es constante a lo largo del registro paleontológico, y se puede identificar un aumento progresivo del desarrollo de este escudo hacia formas más modernas. Incluso, en el desarrollo ontogenético de *Chaetophractus*, la aparición del escudo escapular es progresiva y posterior al escudo pélvico (observación personal). Este escudo no se desarrolla en los embriones más tempranos, luego aparece limitado a los flancos intercalado

entre las bandas móviles más anteriores y finalmente se desarrolla totalmente conformando un escudo escapular completo.

3. Osteodermos del escudo cefálico (Figura 6.7): pequeños, lisos (0); pequeños ornamentados (1); osteodermos de gran tamaño y desarrollo de cuernos (2); osteodermos de gran tamaño, gruesos (3).
4. Márgenes de la coraza dorsal (Figura 6.8): lisos (0); aserrados (1); con reborde de osteodermos bien ornamentados pero no aserrados (2).
5. Figuras en la superficie externa de los osteodermos (Figura 6.9): osteodermos sin figuras o muy pobremente desarrolladas (0); osteodermos con figuras planas (1); osteodermos con figuras convexas (2).

Las figuras de la superficie externa de los osteodermos, de acuerdo a lo que se observa en las formas actuales, está representando la distribución de las escamas córneas que se ubican sobre los osteodermos. Estas figuras están delimitadas por surcos y según su posición y tamaño se las denominan de diferentes maneras (ver Cap. 2). Algunos autores definen las elevaciones mediales de los osteodermos como figuras, como por ejemplo en los peltefílidos o en los pampatéridos. Sin embargo, en sentido estricto esas “figuras” corresponden a otro tipo de ornamentación y deberían llamarse carenas mediales, ya que no estarían indicando la posición de diferentes escamas córneas. Esta situación puede observarse en los osteodermos de la especie viviente *Priodontes gigas*, que posee una única escama cornea cubriendo el osteodermo y sin embargo posee una carena (“figura”) medial.

6. Figura principal de los osteodermos fijos (Figura 6.10): lageniforme o isodiamétrica (0); alargada, sin llegar a contactar el borde posterior del osteodermo (1); alargada, y contactando el borde posterior del osteodermo (2); circular o subcircular y de posición central en el osteodermo (3).

7. Figura principal de los osteodermos de las bandas móviles (Figura 6.11): lageniforme (0); alargada, sin llegar a contactar el borde posterior del osteodermo (1); alargada y contactando el borde posterior del osteodermo (2).
8. Grandes cavidades en forma de medialuna en los osteodermos de la zona central del escudo pélvico (Figura 6.12): ausentes (0); presentes (1) (Carlini y Scillato-Yané 1996, #14).
9. Forámenes pilíferos en los márgenes posterior y/o laterales de los osteodermos (Figura 6.10): ausentes (0); presentes (1).
10. Morfología del sistema pilífero del borde posterior de los osteodermos fijos (Figura 6.13): forámenes pequeños y escasos (hasta 5 forámenes) (0); forámenes pequeños y numerosos (1); formando un surco transversal dividido por tabiques rectos en dirección antero-posterior (2); formando un surco transversal con numerosos tabiques pequeños delimitando pequeños forámenes (3).
11. Figuras periféricas de osteodermos contiguos formando una figura compuesta (Figura 6.14): figuras laterales anteriores de osteodermos contiguos formando una figura compuesta (0); figuras periféricas de 3 ó 4 osteodermos formando figuras compuestas, con un menor desarrollo de las figuras posteriores (1); figuras periféricas de 3 ó 4 osteodermos formando figuras compuestas, con desarrollo similar de todas las figuras (2); ausencia de figuras compartidas (3).
12. Morfología de las cavidades pilíferas del borde posterior observadas en el plano longitudinal de desgaste (Figura 6.15): cavidades delgadas y poco proyectadas hacia el interior del osteodermo (0); cavidades delgadas alargadas sobrepasando la mitad (en sentido dorso-ventral) del osteodermo (1); varias cavidades delgadas independientes superpuestas

(2); cavidad posterior de gran tamaño común a varios conductos superpuestos (3).

**13.** Ubicación de los forámenes pilíferos de los osteodermos móviles (Figura 6.11): forámenes pequeños restringidos al borde posterior del osteodermo (0); forámenes pequeños sobre los márgenes posterior y lateral, sin sobrepasar la mitad del osteodermo (1); forámenes pequeños sobre el margen posterior y lateral, sobrepasando la mitad del osteodermo (2); grandes cavidades ocupando el margen posterior y parte de la superficie externa del osteodermo (3).

**14.** Superficie lateral de contacto entre osteodermos (Figura 6.16): cóncava y lisa o con escasas proyecciones denticulares pequeñas (0); levemente cóncava o plana con el desarrollo de alguna zona con proyecciones denticulares pequeñas (1); plana y completamente cubierta de proyecciones denticulares pequeñas (2), delgada y lisa o con algunas proyecciones gruesas (3); irregular con proyecciones denticulares gruesas (4).

**15.** Figuras laterales anteriores de osteodermos móviles formando una figura compuesta con los osteodermos adyacentes (Figura 6.11): presente (0); ausente (1).

**16.** Morfología interna de los osteodermos (Figura 6.17): formados por hueso compacto (HC) sin desarrollo de zona media (0); formados por HC con la zona media pobremente desarrollada (1); formados por HC con la zona media bien desarrollada (2); formados por HC en las zonas externa e interna y la zona media ampliamente desarrollada y formada por hueso trabecular (3).

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 por trabecular, delimitando grandes cavidades. El

desarrollo de la zona media en los osteodermos formados por hueso compacto está ligado a una modificación de las osteonas primarias que conforman el osteodermo. Las osteonas secundarias se producen por reabsorción del tejido óseo modelando cavidades de gran tamaño. Se produce un ensanchamiento de los conductos de Havers, formando cavidades que alojan principalmente folículos pilosos, glándulas, tejido adiposo y eventualmente tejido hemopoyético.

- 17.** Forámenes de la superficie externa del osteodermo (Figura 6.17): se continúan como un canal de ubicación diagonal hacia el centro del osteodermo (0); ampliamente comunicados con una cisterna tubular ubicada superficialmente (1); comunicados por medio de uno o dos conductos con una cisterna de contorno circular ubicada en la zona media del osteodermos (2).
- 18.** Morfología de la zona de transición de los osteodermos móviles (Figura 6.11): bien definida y prácticamente lisa (0); bien definida y estriada (1); zona de transición poco definida, baja y con numerosas rugosidades (2); formando un surco transversal profundo de paredes rectas (3).
- 19.** Grosor de los osteodermos fijos (Figura 6.16): osteodermos gruesos mayores a 1/2 del ancho del osteodermo (0); osteodermos delgados menores o iguales a 1/3 del ancho del osteodermo (1); osteodermos de grosor intermedio, menores o iguales a 1/2 - mayores a 1/3 del ancho del osteodermo (2) (Modificado de Hill 2005, #327).
- 20.** Ingresiones neurovasculares en la superficie interna del osteodermo (Figura 6.18): una a tres ingresiones principales de posición central (0); numerosas y subiguales, distribuidas aleatoriamente (1)
- 21.** Número de dientes superiores (Figura 6.19): cinco (0); seis (1); siete (2); ocho (3); nueve (4) (Modificado de Gaudin y Wible 2006, #1).

- 22.** Número de dientes inferiores (Figura 6.20): cuatro (0); cinco (1); seis (2); siete (3); ocho (4); nueve o diez (5) (Modificado de Gaudin y Wible 2006, #2).
- 23.** Dientes en los premaxilares (Figura 6.21): presentes (0); ausentes (1) (Modificado de Gaudin y Wible 2006, #3).
- 24.** Desgaste dentario (Figura 6.22): superficie oclusal débilmente biselada anteroposteriormente en todos los dientes o salvo el primero y/o el último (0); porción anterior de la hilera dentaria exhibiendo un desgaste biselado y dientes posteriores con desgaste plano (1); superficie oclusal con desgaste plano en todos los dientes (2); superficie oclusal de los dientes con superficie de desgaste inclinada lingualmente en los dientes superiores y labialmente en los inferiores (3); superficie oclusal de los dientes con superficie de desgaste posteriormente en los dientes superiores y anteriormente en los inferiores (4) (Tomado de Gaudin y Wible 2006, #4).
- 25.** Orientación del diámetro del eje anteroposterior de los dientes en relación con al plano sagital de la serie dentaria (Figura 6.21): todos los dientes con su diámetro máximo anteroposterior orientados paralelamente al plano sagital de la serie dentaria (0); dientes posteriores orientados oblicuamente al plano sagital de la serie dentaria (1); dientes anteriores en posición oblicua en relación al plano sagital de la serie dentaria (2); todos los dientes oblicuos al plano sagital de la serie dentaria divergiendo de la línea media (3); todos los dientes oblicuos cerrándose anteriormente, arcada zigomática completa (4) (Modificado de Gaudin y Wible 2006, #8).
- 26.** Evidencia de osteodentina en la superficie oclusal de los dientes (Figura 6.23): dientes sin osteodentina (0); dientes con una elevación central de osteodentina (1); dientes con una elevación central y una capa externa

de osteodentina (2); dientes rodeados por un anillo de osteodentina (3) (Modificado de Gaudin y Wible 2006, #5).

- 27.** Forma de los dientes en sección transversal (Figura 6.19): dientes con sección transversal oval y/o ligeramente bilobulados (0); dientes de sección triangular (1); dientes anteriores ovales o bilobulados y dientes posteriores trilobulados o todos trilobulados (2); dientes ovales y bilobulados intercalados (3) (Modificado de Gaudin y Wible 2006, #9).
- 28.** Longitud de la parte edéntula de la rama mandibular (Figura 6.24): ausente (0); prácticamente ausente (1); reducida a la mitad de la longitud de la sínfisis mandibular o menos (2); amplia, mayor o igual a la longitud de la sínfisis mandibular (3) (Modificado de Gaudin y Wible 2006, #11).
- 29.** Altura de la rama horizontal mandibular (Figura 6.24): altura máxima de la rama horizontal menor al 10 % de la máxima longitud mandibular (0); altura moderada, altura máxima de la rama horizontal mayor o igual al 10 % y menor al 20 % de la máxima longitud mandibular (1); alta, altura máxima de la rama horizontal mayor al 20 % de la máxima longitud mandibular (2) (Tomado de Gaudin y Wible 2006, #16).
- 30.** Distancia relativa entre los procesos coronoideo, condilar y angular de la mandíbula (Figura 6.25): cóndilo más cerca del angular que del coronoideo (0); los tres casi equidistantes (1); cóndilo más cerca del coronoideo que del angular (2) (Tomado de Gaudin y Wible 2006, #22).
- 31.** Elevación del cóndilo mandibular sobre la serie dentaria (Figura 6.26): menor que dos veces la altura de la rama mandibular horizontal, medida a nivel del último diente (parte media del alvéolo dentario) (0); distancia vertical del cóndilo a la serie dentaria más que dos veces la altura de la rama mandibular horizontal (1); por debajo de la rama horizontal (2) (Modificado de Gaudin y Wible 2006, #23).

- 32.** Borde ventral del proceso angular (Figura 6.25): ventral al borde inferior de la rama horizontal (0); dorsal al borde inferior de la rama horizontal (1) (Tomado de Gaudin y Wible 2006, #30).
- 33.** Posición del foramen infraorbitario en relación al proceso cigomático del maxilar (Figura 6.27): anterior a dicho proceso, no visible en vista ventral (0); lateral, visible en vista ventral (1) (Tomado de Gaudin y Wible 2006, #46).
- 34.** Angulo entre la hilera dentaria y el borde anterior de la rama ascendente de la mandíbula en vista lateral (Figura 6.25): ángulo mayor a  $115^{\circ}$  (0); ángulo menor o igual a  $115^{\circ}$  y mayor a  $80^{\circ}$  (1); ángulo menor o igual a  $80^{\circ}$  (2).
- 35.** Forma de la caja craneana (Figura 6.28): elevada, parietales con gran extensión lateral (caja craneana típicamente cilíndrica) (0); comprimida dorso-ventralmente, parietales relativamente planos (1) (Tomado de Gaudin y Wible 2006, #91).
- 36.** Número de forámenes para la rami temporalis en la fosa temporal del parietal (cerca de la sutura parietal/escamoso) (Figura 6.28): 5 o menos (0); más de 5 (1) (Tomado de Gaudin y Wible 2006, #97).
- 37.** Forma de la cresta lambdoidea en vista dorsal (Figura 6.29): sin extensiones posteriores laterales a la línea media, aproximadamente en forma de "C" (0); en forma de "W" con extensiones posteriores situadas lateralmente a la línea media (1) (Tomado de Gaudin y Wible 2006, #99).
- 38.** Relación ancho-largo del hueso nasal (Figura 6.29): nasales alargados, ancho menor al 20% del largo (0); ancho de los nasales mayor o igual al 20% y menor al 50% del largo (1); nasales cortos, ancho mayor al 50% (2).

- 39.** Inclinación de la línea media del occipital en vista lateral (Figura 6.22): anterodorsal (0); aproximadamente vertical (1); posterodorsal (2) (Tomado de Gaudin y Wible 2006, #158).
- 40.** Superficie lateral del ectotimpánico (Figura 6.30): no osificada, meato auditivo externo presente (0); forma un meato auditivo externo incompleto (1); forma un meato auditivo externo completo, pero corto (2); forma un meato auditivo externo completo, tubular y elongado (3) (Tomado de Gaudin y Wible 2006, #141).
- 41.** Borde lateral del capitulum del húmero (Figura 6.31): formando una cresta para la articulación con la faceta lateral de la epifisis proximal del radio (0); sin formar una cresta (1) (Tomado de Porpino et al. 2009, #9).
- 42.** Forma del borde distal de la cresta deltopectoral del húmero (Figura 6.31): redondeada (0); estrechándose distalmente (1) (Tomado de Porpino et al. 2009, #10).
- 43.** Fosa coronoidea del húmero (Figura 6.31): ausente o poco marcada (0), profunda (1) (Tomado de Porpino et al. 2009, #12).
- 44.** Cresta supinadora del húmero (Figura 6.31): pobremente desarrollada, ancho máximo del húmero al nivel de la mayor extensión lateral de la cresta supinadora menos del 60% del ancho máximo en los epicóndilos (0); moderadamente desarrollada, ancho máximo del húmero al nivel de la mayor extensión lateral de la cresta supinadora 60-70% del ancho máximo en los epicóndilos (1); fuertemente desarrollada, ancho máximo del húmero al nivel de la mayor extensión lateral de la cresta supinadora mayor del 70% del ancho máximo en los epicóndilos (2) (Tomado de Porpino et al. 2009, #15).

- 45.** Superficie articular lateral de la epífisis proximal del radio (Figura 6.32): ausente (0); poco desarrollada (1); bien desarrollada (2) (Modificado de Porpino et al. 2009, #16).
- 46.** Posición del trocánter mayor del fémur (Figura 6.33): proyectado por encima del nivel de la cabeza (0), al mismo nivel o por debajo del nivel de la cabeza (1) (Tomado de Porpino et al. 2009, #18).
- 47.** Posición del tercer trocánter del fémur (Figura 6.33): algo proximal o al nivel de la mitad de la diáfisis (0), distal a la mitad de la diáfisis (1) (Modificado de Porpino et al. 2009, #19).
- 48.** Forma del trocánter menor del fémur (Figura 6.34): tubérculo continuado por una cresta extendiéndose distalmente (0), tubérculo sin una cresta extendiéndose distalmente (1) (Tomado de Porpino et al. 2009, #21).
- 49.** Desarrollo relativo de las crestas de la superficie patelar del fémur (Figura 6.33): cercanamente simétricas (0), asimétricas, la cresta medial proyectada anteriormente (1) (Tomado de Porpino et al. 2009, #22).
- 50.** Posición del trocánter menor en relación a la cabeza del fémur en vista medial (Figura 6.34): trocánter menor fuertemente proyectado caudalmente (0), trocánter menor alineado con la cabeza (1) (Tomado de Porpino et al. 2009, #23).
- 51.** Depresión craneal entre la cabeza y el trocánter mayor del fémur (Figura 6.33): ausente o poco definida (0), claramente demarcada (2) (Tomado de Porpino et al. 2009, #26).

### **6.3.2. Procedimiento**

La matriz de datos fue analizada con el programa TNT (Tree analysis using New Technology), versión 1.1 (Goloboff et al. 2008); se realizaron búsquedas heurísticas tradicionales ("Traditional search") bajo el criterio de

máxima parsimonia con 1000 secuencias de adición, usando “random seed” 1, el algoritmo TBR (“Tree Bisection Reconnection”) y guardando hasta 10 árboles por réplica. A partir de los árboles más parsimoniosos encontrados se realizó otra búsqueda con TBR y se guardaron todos los árboles más cortos (Goloboff et al. 2003). La regla de colapsado de ramas utilizada fue largo mínimo = 0 (“minimum length”). Las búsquedas se realizaron bajo pesos iguales.

### 6.3.3. Resultados

Como resultado de este análisis se obtuvieron seis árboles más parsimoniosos (AMP) de 147 pasos (Figuras 6.35, 6.36 y 6.37). Los valores de los índices de consistencia (IC), de retención (IR) y consistencia reescalado (CR) son los siguientes: IC= 0,69; IR= 0,78 y CR= 0,54.

Los seis AMP mostraron la misma resolución en los nodos principales (más externos) A, B y C, pero difieren en las relaciones dentro del nodo C. Para representar la topología de los seis árboles se construyó un árbol de consenso estricto (Figura 6.38). El árbol de consenso estricto construido presenta varias politomías, lo que implica una baja resolución en las relaciones entre los taxones. Estas politomías están reflejando la presencia de taxones inestables, los cuáles condicionan la resolución del análisis.

Como es habitual en los análisis cladísticos que combinan taxones fósiles y vivientes, el número de entradas faltantes es elevado, la matriz utilizada en este análisis posee una gran cantidad de entradas faltantes (35,8 %) y particularmente se destaca la presencia de taxones con gran cantidad de entradas faltantes (e.g. *Glyptatelus*, *Palaeopeltis*, *Machlydotherium* y *Eocoleophorus* tienen más del 70% de entradas faltantes). En apariencia, estos taxones deberían ser excluidos porque podrían estar causando inestabilidad e incertidumbre en la resolución del análisis. La presencia de entradas faltantes puede causar ciertos problemas y puede generar un aumento en la cantidad de árboles más parsimoniosos, con la consecuente pérdida de resolución en los consensos (Kearny 2002, Kearny y Clark 2003, Norell y Wheeler 2003, Wiens 2003 a y b, Wilkinson, 2003). Sin embargo, el “problema de las entradas faltantes” es relativizado por estos autores, ya que este problema está condicionado por la información contenida en las entradas no faltantes (Donoghue et al. 1989). La inestabilidad del análisis puede

deberse a la falta de información y redundancia de los taxones con entradas faltantes (equivalencia taxonómica) y a la información incongruente que ellos portan (Kearny 2002, Norell y Wheeler 2003).

Debido a que la distribución de los caracteres es compleja, no se puede determinar *a priori* si un taxón es problemático para la resolución de un análisis cladístico. La exclusión de taxones (e.g. los de mayor número de entradas faltantes) no es una solución a este problema, porque se eliminaría gran cantidad de información que podría modificar las relaciones entre los grupos. Por lo tanto habría que identificar cuáles son los taxones inestables o problemáticos para la resolución del análisis.

Para poder identificar la presencia de taxones inestables y las causas de la inestabilidad se utilizó un procedimiento iterativo propuesto por Pol y Escapa (2009). Este proceso se basa en la comparación de tripletes para detectar ramas inestables (clados y/o taxa terminales). Todo el proceso es automatizado a través de una secuencia de comandos de TNT (IterPCR) que proporciona una lista de caracteres relacionados con la inestabilidad de cada taxón inestable (Pol y Escapa 2009). Este procedimiento genera un consenso reducido, recortando del consenso al taxón problemático (indicando sus posibles ubicaciones) y resolviendo las politomías generadas por su presencia.

En el consenso estricto reducido las relaciones están basadas en toda la evidencia (incluyendo la de los taxones exluídos) y están presentes todos los árboles de máxima parsimonia (Pol y Escapa 2009).

De esta manera se identificó la presencia de un sólo taxón inestable *Eocoleophorus*, la exclusión de este taxón problemático del árbol mejora la resolución de este análisis cladístico (ver Anexo 6.3), generando un árbol de consenso reducido (Figura 6.39), que ofrece más y mejor información acerca de las relaciones entre los taxones involucrados en el análisis.

Para la evaluación del soporte de los nodos del árbol de consenso reducido obtenido se utilizó *Bremer support* y *Bootstrap* con los valores de diferencia de frecuencias (GC) con 1000 replicas (Goloboff et al., 2003). Los soportes de los nodos son bajos (figuras 6.40 y 6.41), esto se debe a la cantidad de entradas faltantes presentes en el análisis.

#### 6.3.4. Descripción de los nodos del árbol de consenso reducido (Figura 6.39)

**NODO A:** representa un clado formado por *Machlydotherium* y *Peltephilus* y está definido por una única sinapomorfía. Ambos se caracterizan por poseer un pobre desarrollo de la zona media de los osteodermos (C.16: 0 -->1). Este clado es el grupo hermano del resto de los Cingulata.

**NODO B:** En este análisis hay una única sinapomorfía que soporta la ancestralidad común de todos los Cingulata (excepto *Peltephilus* y *Machlydotherium*): el borde ventral del proceso angular de posición dorsal al borde inferior de la rama horizontal (C.32: 0 --> 1)

**NODO C: Glyptodontoidea.** Este clado incluye a *Palaeopeltis* (Palaeopeltidae) como un gliptodonte basal, grupo hermano de los Glyptodontidae. Estos últimos están representados por taxones de tres subfamilias: *Glyptatelus* (Glyptatelineae), *Propalaeohoplophorus* (Propalaeohoplophorinae) y *Glyptodon* (Glyptodontinae). Las sinapomorfías que soportan este clado son: la ausencia de forámenes pilíferos en los márgenes del osteoderma (C.9: 1 --> 0); osteodermos formados por zonas interna y externa de hueso compacto delgadas, y el desarrollo de una zona media de gran espesor y formada por hueso de tipo trabecular (C.16: 0 --> 3), y la presencia de osteodermos relativamente gruesos, grosor de los osteodermos mayor a 1/2 del ancho del osteoderma (C.19: 2 --> 0).

**NODO D: Glyptodontidae.** Hay una única sinapomorfía que sostiene este clado que es la presencia de osteodermos con figuras planas (C.5: 0 --> 1).

**NODO E:** Este clado está representado por *Propalaeohoplophorus* y *Glyptodon*, dos representantes de Glyptodontidae bien conocidos. Los reúnen dos sinapomorfías: la presencia de forámenes de la superficie externa que se continúan en forma de un canal hacia el centro del osteoderma (C.17: 2 --> 0) y la presencia de una o dos ingresiones neurovasculares de mayor tamaño de posición central en el osteoderma (C.20: 1 --> 0)

**NODO F: Dasypodidae.** La monofilia de este clado es discutida por algunos autores, pero en este análisis es un clado sustentado por cinco sinapomorfías, que soportan la ancestralidad común para los representantes de este clado son: Osteodermos con figuras convexas (C.5: 0 --> 2); zona de transición en los osteodermos móviles prácticamente lisa (C.18: 3 --> 0); cresta supinadora del húmero fuertemente desarrollada, con el ancho máximo del húmero al nivel de la mayor extensión lateral de la cresta supinadora >70% del ancho máximo en los epicóndilos (C.44: 0 --> 2); crestas de la superficie patelar del fémur cercanamente simétricas (C.49: 1 --> 0), y el trocánter menor en vista medial fuertemente proyectado caudalmente en relación a la cabeza del fémur (C.50: 1 --> 0).

**NODO G: Dasypodinae.** Los cuatro representantes de la subfamilia Dasypodinae se encuentran formando un clado soportado por cuatro sinapomorfías: la presencia de forámenes de la superficie externa del osteodermo comunicados con sendas cisternas ubicadas superficialmente (C.17: 2 --> 1); la presencia de una o dos ingresiones neurovasculares de mayor tamaño de posición central en el osteodermo (C.20: 1 --> 0); escaso número (5 o menos) de forámenes para las *rami temporalis* en la fosa temporal del parietal (cerca de la sutura parietal/escamoso) (C.36: 1 --> 0), y la superficie articular lateral de la epífisis proximal del radio bien desarrollada (C.45: 0 --> 2).

Este análisis no resuelve las relaciones entre los representantes de este clado.

**NODO H: Euphractinae.** La mayoría de los taxones revisados en esta tesis corresponde a esta subfamilia. Las sinapomorfías que sostienen la monofilia de este clado son las siguientes: la morfología de las cavidades pilíferas del borde posterior observadas en el plano longitudinal de desgaste desarrolladas a modo de cavidades delgadas y alargadas sobrepasando la mitad (en sentido dorso-ventral) del osteodermo (C.12: 0 --> 1); osteodermos formados por hueso compacto (HC), con la zona media bien desarrollada (C.16: 0 --> 2); dientes inferiores en número de nueve o diez (C.22: 3/4 --> 5); longitud de la parte edéntula de la rama mandíbular reducida, prácticamente ausente (C.28: 3 --> 1);

ángulo entre la hilera dentaria y el borde anterior de la rama ascendente de la mandíbula en vista lateral menor o igual a  $115^\circ$  y mayor a  $80^\circ$  (C.34: 0 --> 1); caja craneana comprimida dorso-ventralmente, parietales relativamente planos (C.35: 0 --> 1).

En este clado se encuentran tres taxones formando una politomía basal, estos se ubican como grupo hermano del resto de los Euphractinae. Uno de estos taxones basales es *Utaetus*, este taxón es considerado basal debido a sus condiciones primitivas (Simpson 1948) y ubicado en una tribu aparte, "Utaetini" dentro de los Dasypodinae (Simpson 1945). La situación de estos tres taxones (*Utaetus*, *Parutaetus* y Gen. nov. A) dentro de los Euphractinae permanece incierta. Probablemente nuevos restos puedan completar la información acerca de la morfología de estos taxones, y así mejorar el conocimiento acerca de sus relaciones y su pertenencia o no a un clado independiente (¿Utaetini?).

**NODO 1:** este clado de Euphractinae incluye a dos taxones de relaciones inciertas que se ubican como grupo hermano de los Eutatini y los Euphractini s.st. Estos Euphractinae son derivados respecto a los anteriormente mencionados en lo siguiente: un desarrollo mayor del sistema pilífero del borde posterior representado por numerosos forámenes (más de 5) de pequeño tamaño (C.10: 0 --> 1), y una complejización de las superficies laterales de contacto entre osteodermos, que son planas y con numerosas proyecciones denticulares pequeñas cubriendo toda esta superficie (C.14: 1 --> 2).

**NODO 2:** este clado representa el "crown-group" de los Euphractinae, e incluye los Eutatini, los Euphractini s.st. y un taxón de posición incierta (Gen. nov. B). Las sinaporfías que sustentan la ancestralidad común de estos taxones se basan fundamentalmente en la desvinculación de las figuras periféricas de osteodermos contiguos para formar figuras compuestas: figuras periféricas de osteodermos contiguos sin formar una figura compuesta en los osteodermos fijos (C.11: 0 --> 3) y ausencia de figuras laterales anteriores de osteodermos móviles formando una figura compuesta con los osteodermos adyacentes (C.15: 0 --> 1).

**NODO 3: Euphractini s. str.** Este clado reúne a los Euphractini actuales (*Chaetophractus* y *Zaedyus*) y sus formas fósiles cercanas (*Prozaedyus* y *Paleuphractus*) (ver Carlini y Scillato-Yané 1996). Las sinapomorfías que los agrupan son: figura principal de los osteodermos fijos alargada y contactando el borde posterior del osteodermo (C.6: 1 --> 2) y figura principal de los osteodermos de las bandas móviles alargada y contactando el borde posterior del osteodermo (C.7: 1 --> 2).

Por otro lado, *Chaetophractus*, *Zaedyus* y *Paleuphractus* (**nodo 4**) son derivados respecto a *Prozaedyus* por poseer una coraza dorsal compuesta por un escudo escapular completo, bandas móviles y escudo pélvico (C.2: 0 --> 2).

*Paleuphractus* y *Chaetophractus* forman un clado (**nodo 5**) sustentado por una sinapomorfía, la presencia de forámenes pilíferos pequeños ubicados sobre los márgenes posterior y lateral, sin sobrepasar la mitad del osteodermo (C.12: 0 --> 1).

**NODO 6: Eutatini.** Este análisis soporta la monofilia de la tribu Eutatini. Las sinapomorfías que sustentan este clado se basan en la particular morfología del sistema pilífero de sus representantes: morfología del sistema pilífero del borde posterior de los osteodermos fijos formando un surco transversal dividido por tabiques rectos (C.10: 1 --> 2); cavidades pilíferas del borde posterior observadas en el plano longitudinal de desgaste formando una cavidad de gran tamaño común a varios conductos superpuestos (C.12: 1 --> 3); forámenes pilíferos de los osteodermos móviles representados por grandes cavidades ocupando el margen posterior y parte de la superficie externa del osteodermo (C.13: 0 --> 3).

Dentro de este clado se encuentran agrupaciones de menor rango, la primera de estas separa a *Stenotatus* como grupo hermano del resto de los Eutatini (**nodo 7**), los cuales comparten las siguientes sinapomorfías: coraza dorsal formada por un pseudo-escudo escapular, bandas móviles y escudo pélvico (C.2: 0 --> 1); dientes posteriores orientados oblicuamente al plano sagital de la serie dentaria (C.25: 0 --> 1).

El **nodo 8** está representado por un clado, cuyo grupo hermano es *Eutatus*. Este clado es una tetratomía y está soportado por tres sinapomorfías: figura principal de los osteodermos fijos lageniforme o isodiamétrica (C.6: 1 --> 0); figura principal

de los osteodermos de las bandas móviles lageniforme (C.7: 1 --> 0); ausencia de dientes en los premaxilares (C.23: 1 --> 0). Dentro de este clado hay un clado terminal (**nodo 9** = *Sadypus* + *Barrancatatus*) caracterizado por la morfología del sistema pilífero en los osteodermos fijos. Este sistema se desarrolla formando un surco transversal con numerosos tabiques pequeños delimitando pequeños forámenes (C.10: 2 --> 3).

#### 6.4. DISCUSIÓN DE LOS RESULTADOS

En el presente análisis se incluyen varios taxones que no habían sido considerados en análisis filogenéticos previos. Muchos de los restos de estos taxones consisten en osteodermos y/o corazas parciales, y es por ello que no habían sido incluidos.

Los osteodermos son los elementos más frecuentes y abundantes en el registro fósil de los Cingulata, y muchas de las especies extintas están basadas en la morfología de los osteodermos. Sin embargo, es notable que se hayan incluido escasos caracteres de la coraza o de la morfología de los osteodermos en la mayoría de los análisis filogenéticos del grupo. Diversos análisis filogenéticos han incluido datos moleculares (Delsuc et al. 2002, 2003, 2004), caracteres cráneo-dentarios (ver Gaudin y Wible 2006, Engelmann 1985) y apendiculares (ver Porpino et al. 2009). En contraste, muy pocos análisis han incluido caracteres de la coraza dorsal (Abrantes et al. 2006) y tegumentarios (Hill 2005). Carlini et al. (1997) propusieron parcialmente un esquema filogenético basado en caracteres de los osteodermos y de la coraza dorsal de Glyptodontidae y Dasypodidae. Recientemente, Croft et al. (2007) realiza un análisis filogenético preliminar a fin de evaluar las relaciones entre los gliptodontes utilizando exclusivamente caracteres de la morfología de los osteodermos y de la coraza.

Dada esta condición de los restos utilizados aquí, la mayor parte de la resolución de este análisis está basada en caracteres de los osteodermos, los únicos rasgos que pueden ser codificados para todos los taxones. Además de los caracteres identificados en la morfología externa de los osteodermos se obtuvo información de su morfología interna. La importancia del estudio de la morfología interna de los osteodermos para la reconstrucción de las relaciones filogenéticas

ya ha sido resaltado por varios autores (e.g. Hill 2005, 2006, Scheyer y Sánchez-Villagra 2007, Krmpotic et al. 2009a). A partir de la aplicación de técnicas paleohistológicas se ha estudiado la morfología interna de los osteodermos, y a partir de los resultados de estos estudios preliminares se han identificado nuevos caracteres para evaluar las relaciones entre estos grupos (Ciancio et al. 2007, Ciancio y Carlini 2007, 2008a, Carlini et al. 2008, Krmpotic et al. 2009a).

La hipótesis filogenética presentada en este análisis no soporta la monofilia de los Dasypodoidea. *Peltephilus* se ubica como grupo hermano del resto de los Cingulata, esto es coherente con los resultados de Gaudin y Wible (2006). En este análisis se incluye a *Machlydotherium*, taxón de posición discutida y que no se había incluido hasta ahora en ningún análisis filogenético (a excepción de Carlini y Scillato-Yané 1993). En este análisis se agrupa junto a *Peltephilus* formando un clado, el cual podría considerarse como Peltephilidae; a esta misma conclusión arriban Carlini y Scillato-Yané (1993).

Los Glyptodontoidea están bien soportados en esta hipótesis con la presencia de *Palaopeltis* (Palaeopeltidae) como grupo basal dentro de este clado. La posición de *Palaopeltis* también es discutida, pero tampoco ha sido incluido en análisis filogenéticos previos (a excepción de Carlini y Scillato-Yané 1993). Algunos autores los consideran un grupo basal de tardígrados (Orophodontoidea) (Tornöer 1903, Hoffstetter 1956, Kraglievich y Rivas 1951), sin embargo este análisis los considera un grupo basal de gliptodontes, coincidiendo con la idea original de Ameghino (1895) y la propuesta de Carlini y Scillato-Yané (1993). En este análisis, los Glyptodontoidea, se ubican como grupo hermano de los Dasypodidae y no como un grupo directamente derivado de estos.

Los Glyptodontidae son considerados un grupo natural, esto concuerda con la mayoría de las hipótesis previas. La posición basal de los Glyptatelineae (*Glyptatelus*) coincide con la hipótesis de Croft et al. (2007).

Se ha discutido ampliamente la monofilia de los Dasypodidae, tal como se ha concebido históricamente, y los resultados de la mayoría de los análisis filogenéticos basados en datos morfológicos han sido incongruentes con la clasificación clásica. Engelmann (1985) en su análisis incluye a los amadillos en el clado Dasypoda, que a su vez se divide en dos clados Dasypodidae [Dasypodinae + Tolipeutinae] y Euphracta [Euphractinae (-Eutatini) + Peltephilidae] (ver Figura

6.2). Engelman no incluye a los Eutatini con el resto de los armadillos, sino dentro del clado Gliptodonta, como grupo hermano de los Glyptodontidae. Gaudin y Wible (2006) consideran a los Dasypodidae como un grupo parafilético, en base a caracteres craneodentarios, a su vez reconocen los clados Euphracta y *Dasypus-Stegotherium* (ver Figura 6.4). Por otro lado, Abrantes y Berqvist (2006) sostienen la monofilia de los Dasypodidae (ver Figura 6.3). Finalmente, desde un punto de vista molecular la monofilia de los Dasypodidae esta fuertemente sustentada (Delsuc et al. 2001, 2003, 2004; Möller-Krull et al. 2007). En este análisis se sustenta la monofilia de los Dasypodidae, tal como ha sido propuesta en las clasificaciones clásicas (Hoffstetter 1958, Patterson y Pascual 1968 y Scillato-Yané 1982, ver Figura 6.1).

Los Dasypodidae se separan en dos clados principales, Dasypodinae y Euphractinae; este análisis sustenta la hipótesis de ancestralidad común para ambos clados.

Los Dasypodinae se han caracterizado clásicamente por poseer escamas córneas que cubren un área que es compartida por las áreas parciales de 2, 3 o 4 osteodermos, la presencia de osteodermos delgados y con superficies laterales de contacto lisas; cráneo estrecho y elevado; rostró alargado y estrecho; mandíbula grácil; molariformes más pequeños que en los demás dasypodidae y el comienzo de la serie dentaria superior es muy posterior al límite premaxilar-maxilar (Carlini et al. 2009, Vizcaíno 1994, Scillato-Yané 1982). En este análisis se recuperan como un clado, aunque es de remarcar que una de sus características distintivas, la presencia de escamas corneas compartidas, es un carácter plesiomórfico para los Dasypodidae. La distribución de caracteres en este análisis no resuelve las relaciones entre los diferentes grupos de Dasypodinae, ya que se genera una politomía que incluye a dos Astegotheriini (*Astegotherium* y *Stegosimpsonia*), un Stegotheriini (*Stegotherium*) y a un Dasypodini (*Dasypus*). Probablemente la inclusión de más taxones y/o restos más completos permitan precisar las relaciones entre estos. Los análisis filogenéticos previos son consistentes en la conformación de un clado *Stegotherium-Dasypus*. Los Astegotheriini han sido considerados Dasypodinae clásicamente, pero nunca se han incluido en un análisis filogenético, la inclusión de estos taxones confirma su pertenencia al clado, pero no resuelve las relaciones entre sus representantes.

La ancestralidad común de todos los Euphractinae no ha sido sustentada en los análisis cladísticos mencionados anteriormente. Sin embargo, en los esquemas clásicos este clado estaba bien definido (ver Hoffstetter 1958, Patterson y Pascual 1968 y Scillato-Yané 1982). En estos esquemas los Euphractinae estaban representados por tres tribus Utaetini, Euphractini y Eutatini.

*Utaetus* es el indudable Euphractinae más antiguo y sus restos son unos de los más completos para el Paleógeno. Este taxón fue utilizado por Simpson (1945) como fundamento para proponer la tribu Utaetini, sobre la base de una serie de caracteres primitivos reconocidos (e.g. presencia de esmalte en los dientes, fosa glenoidea baja, basicráneo alargado; ver Simpson 1932 y 1948) que, según él, lo relacionaban con las formas de “edentados” primitivos de América del Norte (e.g. *Metacheiromys*, *Palaeonodonta*). Los resultados de este análisis indican que los Utaetini no son un grupo natural; en tal sentido Carlini et al. (2010) los consideran como Euphractini primitivos.

Varios de los taxones estudiados en esta tesis se posicionan en el análisis cladístico dentro de los Euphractinae como “stem group” del clado que reúne a Eutatini y Euphractini. Estos taxones (*Utaetus*, *Parutaetus*, Gen. nov. A, *Archaeutatus* y *Amblytatus*) poseen un “mosaico” de caracteres primitivos para los Euphractinae: la presencia de figuras laterales anteriores formando una figura compuesta entre osteodermos adyacentes, forámenes pilíferos escasos, superficies laterales de contacto entre osteodermos levemente cóncava o plana con el desarrollo de alguna zona con proyecciones denticulares pequeñas, figura principal de los osteodermos fijos lageniforme o alargada y sin contactar con el borde posterior del osteoderma. Todos estos taxones han sido considerados Euphractini (Carlini et al. 2009 y 2010) sin embargo, de acuerdo a este análisis deberían considerarse Euphractinae *inc. sedis*.

El “crown group” de los Euphractinae está representado por una tricotomía en la cual están definidos los Eutatini, los Euphractini *s.str.* y un taxón de posición incierta (Gen. nov. B).

Los Euphractini son los únicos euphractinos con representantes actuales. En este análisis, este clado está representado por dos formas fósiles (*Paleuphractus* y *Prozaedyus*) y dos taxones vivientes (*Chaetophractus* y

*Zaedyus*). Según Gaudin y Wible (2006) los Euphractini vivientes forman un clado (denominado Euphracta), pero los fósiles están excluidos de este clado. Simpson (1945), Engelmann (in part., 1985), Carlini y Scillato-Yané (1996) y Abrantes y Berqvist (2006) consideran que estos taxones forman un clado bien definido.

Existen muchas controversias en cuanto a las relaciones de filiación entre los Eutatini, su monofilia y su posición dentro de los Cingulata. Engelmann (1985) sitúa a los Eutatini dentro de los Glyptodontoidea, como grupo hermano de los Glyptodontidae. En ese análisis, se incluyen solo *Proeutatus* y *Eutatus* como representantes de los Eutatini. Los caracteres que soportan esta unión son principalmente, la presencia de molariformes con un anillo externo y una isla central de una dentina de mayor dureza que la que compone el resto del diente. Particularmente, esta característica está presente solo en algunos eutatinos.

Otros autores están de acuerdo con esta hipótesis e incluso consideran a los Eutatinos como polifiléticos (Gaudin y Wible 2006). Al respecto, hay que destacar que estos autores solo se basan en los caracteres craneodentarios, dejando de lado el postcráneo y la coraza. Por lo tanto, no se han detenido en las características de la coraza y de los osteodermos que podrían ser sinapomorfías del grupo (e.g. el gran desarrollo de la pilosidad) (Scillato-Yané 1982, Croft et al. 2007, Carlini et al. 2009, Krmpotic et al. 2009a).

En este análisis se recupera a los Eutatini como un grupo natural, a esta misma conclusión arriban Abrantes y Berqvist (2006). Sin embargo, según el análisis de estos autores los Eutatini no comparten un ancestro común con los Euphractini, a diferencia de la hipótesis presentada aquí. Esta “cercanía” entre ambos clados es acorde a lo propuesto por Krmpotic et al. (2009a) sobre la base del estudio de la morfología e histología de los osteodermos de Euphractinos.

La posición filogenética de *Eocoleophorus* permanece incierta, la inclusión del taxón en este análisis produce incertidumbres en los resultados, generando politomías en el consenso. Es por ello que su exclusión del consenso permitió una mejor resolución del análisis. En su descripción original se considera a *Eocoleophorus* como perteneciente a los Cingulata, pero de posición incierta, aunque probablemente más vinculado a los Pamphateridae (Oliveira et al. 1997). En este análisis no se han incluido los pamphateridos, porque no son sujeto de esta tesis, sin embargo, en análisis venideros la inclusión de los pamphateridos

podría mejorar las vinculaciones de este taxón. Ciancio et al. (2005) describen de forma preliminar unos restos provenientes del Paleógeno de Perú, los cuales podrían estar vinculados a *Eocoleophorus*, el mejor conocimiento de estos restos quizá podría mejorar las hipótesis de relación entre ellos. En este análisis en los seis AMP obtenidos *Eocoleophorus* se muestra más relacionado a los Dasypodidae que a los otros Cingulata (ver Figuras 6.35, 6.36, 6.37 y Anexo 6.3).

La posición de Gen. nov. B, es indefinida, forma parte del crown group de los Euphractinae, pero no se asocia a ninguno de los dos clados descritos (Eutatini y Euphractini). Si bien este taxón fue asignado a los Euphractini (Bond et al. 1998, Carlini y Scillato-Yané 1999 y Ciancio et al. 2008), se ha mencionado la presencia de caracteres intermedios entre los Eutatini y Euphractini (Ciancio et al. 2008).

La inclusión de todos los taxones paleógenos incorporados en este análisis ofrece nuevas hipótesis de relaciones entre los Cingulata. Estos taxones han sido excluidos de la mayoría de los análisis debido al carácter fragmentario de sus restos. Sin embargo, a pesar de la gran cantidad de entradas faltantes, la información obtenida de ellos es relevante para la comprensión de las relaciones filogenéticas de los Cingulata, principalmente en taxones presentes en tiempos en los cuales se están registrando eventos cladogenéticos.

---

## 7. LOS CAMBIOS CLIMÁTICOS DURANTE EL PALEÓGENO: CLADOGÉNESIS Y DISTRIBUCIÓN DE LOS CINGULATA

*“The history of South American mammals can be considered as an experiment without a laboratory, fortuitously provided by nature. It is a grand experiment in population biology, ecology, biogeography, and other subjects and as such it provides not only an unparalleled number and variety of populations and events with corresponding complexity but also a time scale incomparably longer than that of any experiment in a laboratory.”*

G.G. Simpson

---

### 7.1. INTRODUCCIÓN

Durante el Paleógeno de América del Sur se produjeron numerosos cambios climático-ambientales que modelaron ambientes con diferentes fisonomías. En estos ambientes se desarrollaron y evolucionaron numerosos linajes de mamíferos, muchos de ellos extintos y otros con representantes que llegan hasta nuestros días (Pascual y Ortiz-Jaureguizar 1990, 2007, Pascual et al. 1996).

Particularmente en Patagonia se encuentran los principales yacimientos portadores de mamíferos del Terciario inferior-medio de América del Sur. Allí se constituye un escenario en el que se puede registrar la secuencia de los cambios paleogeográficos y ambientales ocurridos. Estos cambios estuvieron influenciados por diferentes factores globales y regionales (e.g. orogénesis andina, cambios del nivel del mar, glaciaciones) que seguramente incidieron sobre las comunidades bióticas (Legarreta y Uliana 1994, Bellosi 1995, Malumián 1999, Ardolino et al. 1999, Ortiz-Jaureguizar y Cladera 2006) (Figura 7.1).

Al intentar reconstruir la historia evolutiva de los Cingulata durante el Paleógeno, se observa que se ha producido la diferenciación, diversificación y

extinción de varios linajes. En este lapso los Cingulata están representados taxones que poseen rasgos primitivos y particulares.

En el caso de los Dasipódidos: 1) se encuentran los Dasypodinae más antiguos y primitivos que se conocen, los Astegotheriini (Vizcaíno 1994), con formas que probablemente hayan dado origen a otros linajes de dasipódidos (e.g. *Stegosimpsonia*, ver Carlini et al. 2010); 2) están presentes los Euphractinae más primitivos, incluyendo los "Utaetini", de validez discutida, y otros Euphractinae con características primitivas (e.g. escamas compartidas, corazas sin escudo escapular completo) (ver Cap. 6, Ciancio y Carlini 2008a, Carlini et al. 2009, 2010). Por otro lado, los Glyptodontidae, están representados por: 1) los Glyptatelinae (Scillato-Yané 1977, 1988, Carlini et al. 2005a), una agrupación de validez discutida (Croft et al. 2007, Porpino et al. 2009), que estaría representando los Glyptodontidae de caracteres más primitivos y más antiguos conocidos; 2) probablemente los primeros Propalaehoplophorinae, muy poco conocidos en sedimentos pre-miocenos (Scillato-Yané 1977), pero muy frecuentes en el Mioceno temprano-medio (Scott 1903-1905). Además, se diferencian durante el Paleógeno los Peltephilidae, taxón muy extraño que forma un clado bien definido por numerosas características propias (e. g. formula dentaria 7/7, sin diastema, osteoderms cefálicos en forma de cuernos), pero su ubicación dentro de los Cingulata no es precisa (ver Cap. 6). Los resultados del análisis filogenético efectuado en esta Tesis los ubican como una familia independiente, grupo hermano del resto de los Cingulata, coincidiendo con las hipótesis de Gaudin y Wible (2006) y Gaudin y McDonald (2008).

Por otro lado, durante el Paleógeno de Argentina se encuentran algunos Cingulata exclusivos de este lapso, que presentan rasgos tan singulares como para poner en duda sus afinidades: 1) *Machlydotherium*, cuya asignación supragenérica es dudosa, ha sido asociado a los Pampatheridae (Castellanos 1937, Hoffstetter 1956) y a los Peltephilidae (ver Cap. 6, Carlini y Scillato-Yané 1993); 2) *Palaeopeltis* (Palaeopeltidae), considerado grupo hermano del resto de los Glyptodontoidea (ver Cap. 6), de acuerdo a la propuesta original de Ameghino (1894); 3) *Pseudorophodon* (Pseudorophodontidae), considerado como un taxón

intermedio entre los Cingulata y los Tadigrada (Kraglievich y Rivas 1951, Hoffstetter 1958), luego considerado sinónimo de *Palaeopeltis* como representante de los Cingulata pero en un linaje diferente al de gliptodontes y dasipódidos (Patterson y Pascual 1963 en Hoffstetter 1969).

De acuerdo a las evidencias conocidas, se observa que los cambios climático-ambientales influyen de manera directa en la diversidad y distribución de los Cingulata (Carlini et al. 2005a, b, 2009, 2010, Krmpotic et al. 2009a). Suponiendo que la condición “peninsular” de Patagonia favoreció que los cambios de temperatura de las aguas marinas se hayan manifestado en el clima tierra adentro en forma más directa, el registro de la diversidad de los Cingulata pudo reflejarlos.

Teniendo en cuenta las distribuciones conocidas para los representantes vivientes de Cingulata (los armadillos, Dasypodidae), se observa que los representantes de los dos principales clados tienen áreas preferenciales. Los Dasypodinae (Dasypodini) se distribuyen en regiones tropicales a subtropicales, mientras que los Euphractinae (Euphractini) se encuentran desde áreas subtropicales a zonas templado-frías en el extremo sur del Cono Sur (Wetzel 1985, Redford y Eisenberg 1992, Parera 2002). De esta manera, se pueden inferir requerimientos ambientales similares en los dasipódidos extintos. Contrastando los principales eventos cladogenéticos de la familia con las temperaturas marinas estimadas, se puede identificar una notable correlación entre las paleotemperaturas y la diversidad relativa de los diferentes grupos (Carlini et al. 2005b, 2010 y referencias allí citadas).

## 7.2. SUCESIÓN TEMPORO-ESPACIAL DE LOS CINGULATA

### 7.2.1. Paleoceno tardío-Eoceno tardío

Los restos más antiguos de un Cingulata provienen del Paleoceno tardío de Brasil (EM Itaboraiense), y corresponden a *Riostegotherium yanei*, un “Astegotheriini” (Olivera y Berqvist 1998). En Patagonia, durante el Eoceno temprano se registran los primeros Dasypodidae. Estos restos provienen de la fauna de la fauna de Río

Chico (EM Riochiquense, Eoceno temprano; datos sin publicar, Simpson 1948) y de la fauna de Paso del Sapo, Eoceno temprano (Tejedor et al. 2009). Todos estos restos han sido asignados a distintas especies de "Astegotheriini", y señalan el registro más diverso de este grupo.

En este lapso (Paleoceno tardío-Eoceno temprano) se desarrolló en América del Sur una biota que indica un predominio de bosques tropicales a subtropicales (Paleoflora Neotropical, Romero 1986). Aunque con diferencias latitudinales en su composición, ya que en Patagonia, las evidencias indican la presencia de áreas abiertas entre los ambientes predominantemente boscosos (con estaciones secas), y en Brasil (Itaboraí) sus componentes indican preferentemente ambientes selváticos (Webb 1978, Janis 1993). Regionalmente, se registra un nivel eustático alto del mar, aunque con regresiones locales en extensas zonas de la plataforma marina del Atlántico, y corrientes marinas de aguas cálidas (Haq et al. 1987, Uliana y Biddle 1988, Zachos et al. 2001). Este momento dominado por las temperaturas más cálidas registradas durante el Terciario se conoce como "óptimo climático del Eoceno" (ver Pascual et al. 1996 y Zachos et al. 2001) y coincide con el mejor registro de los "Astegotheriini" (Dasypodinae).

Hacia el Eoceno medio-tardío ocurren varios cambios climáticos globales que incidieron en las comunidades de vertebrados, conduciendo a un cambio mayor en la fauna de vertebrados a partir del Oligoceno (Pascual y Ortiz-Jaureguizar 1990 y Pascual et al. 1996). A fines del Eoceno se produce una intensa fase diastrófica (Fase Incaica de la orogenia Andina) (Bellosi 1995, Ortiz-Jaureguizar y Cladera 2006); se registra un descenso del mar generalizado y se produce un período de erosión y no depositación, y las temperaturas en Antártida comienzan a disminuir (Legarreta y Uliana 1994, Dingle y Lavelle 1998).

En el Barranquense (sub-edad del Casamayoreense, ver Cifelli 1985) hay una disminución de especies de "Astegotheriini" (Dasypodinae) comparado con faunas más antiguas, como Cañadón Vaca (sub-edad Vaquense del Casamayoreense, ver Cifelli 1985), y diferencias todavía mayores con la fauna de Paso del Sapo (Carlini et al. 2002b, 2002c, Tejedor et al. 2009). Por otra parte, la

presencia de *Utaetus* en este lapso confirma el establecimiento de los Euphractinae en el registro. Desde un punto de vista paleoclimático, la presencia de Euphractinae en esos sedimentos puede ser significativa porque actualmente ellos son frecuentes en zonas templadas y están menos representados en zonas tropicales. Por lo tanto, es probable que la presencia de este taxón pueda estar relacionada al descenso gradual de las temperaturas registradas posteriormente al Eoceno temprano.

Finalmente, en el Mustersense las faunas de cingulados son poco conocidas, sin embargo de acuerdo a los registros conocidos (Cladera et al. 2004, Carlini et al. 2005a, 2010, Gelfo et al. 2009) se observa una predominancia de los Euphractinae por sobre los Dasypodinae. En el Mustersense los Euphractinae están representados por algunos taxones basales (e. g. *Parutaetus*, *Pseudeutatus*) y por los primeros registros de Eutatini (Euphractinae), aunque la presencia de estos taxones es dudosa ya que el registro es pobre y no se ha realizado aún una revisión de las faunas de Cingulata típicamente mustersenses.

En resumen, en este lapso (Paleoceno tardío-Eoceno tardío) se observa una declinación en la abundancia de los Dasypodinae, mientras que aumenta la diversidad de los Euphractinae y aparecen los primeros Glyptodontoidea (Palaeopeltidae).

### **7.2.2. La Transición Eoceno-Oligoceno**

En la transición Eoceno-Oligoceno (TEO) se registra un abrupto descenso de las temperaturas ("Oi-1 glaciation" ver Zachos 2001). En este momento se produce un cambio climático ambiental a gran escala, producto de un cambio en el sistema de circulación oceánica y hacia los ca. 30 Ma (Oligoceno temprano) se establecen los primeros casquetes de hielo en la región oeste de Antártida. Este momento coincide con el establecimiento de la circulación circumpolar de aguas frías profundas a través del Pasaje de Drake (Prothero 1994, Dingle y Lavelle 1998, Salamy y Zachos 1999).

Este descenso de temperaturas produjo un "deterioro" climático que afectó a las biotas mundiales, produciendo un recambio biológico masivo catalogado como

“La Grande Coupure” en Europa (Stehlin 1909) o “Terminal Eocene Event” en Norteamérica (Wolfe 1978).

En Sudamérica, el único yacimiento conocido donde se registra la TEO está en Patagonia, en Gran Barranca (Chubut) (Ré et al. 2010a, Scarano et al. 2004). Los numerosos y ricos niveles fosilíferos de Gran Barranca proveen la más completa secuencia estratigráfica conocida en América del Sur para el Paleógeno. Esta incluye 7 faunas sucesivas, comenzando en el Eoceno medio (EM Casamayorensis, subedad “Barranquense”) y finalizando en el Mioceno temprano (“Pinturense”), en el tope de la Formación Sarmiento (Carlini et al. 2005a, 2010, Kramarz et al. 2010).

Dentro de esta secuencia, los niveles de La Cancha (en Gran Barranca), correlacionados con la EM Tinguiririquense (o “Astraponotéen plus supérieur”), corresponden a la primera fauna registrada post-TEO.

El descenso de las temperaturas marinas durante el Oligoceno temprano tuvo influencias en el desarrollo de la vegetación en Sudamérica principalmente en Patagonia, donde hay un cambio de una Paleoflora Mixta predominante en el Eoceno medio-tardío a una Paleoflora Antártica con bosques templado-fríos cordilleranos y la presencia de sabanas arboladas y algunos elementos indicadores de aridez en las zonas extraandinas (Webb 1978, Romero 1986, Ortiz-Jaureguizar y Cladera 2006). En Tinguiririca (Chile), las inferencias paleoclimáticas sugieren ambientes similares a los de Patagonia, con un predominio de áreas abiertas (sabanas arboladas) y climas relativamente secos (Flynn et al. 2003).

Este momento de cambios drásticos que incidió en el desarrollo de las diferentes comunidades de mamíferos, también tuvo influencias en la diversidad y distribución de los Cingulata: Los Dasypodinae disminuyen notablemente en diversidad y en abundancia relativa, y aumenta la diversidad y representación de los Euphractinae. En particular, aumenta notablemente la diversidad de los eutatinos, formas que han sido asociadas a climas templado-fríos, los cuales se caracterizan por tener un tamaño mediano a grande y un gran desarrollo de la pilosidad (Ciancio y Carlini 2007, Krmpotic et al. 2009a y b; Carlini et al., 2010).

En los niveles de La Cancha (niveles asignados a la EM Tinguiririquense, en Gran Barranca) se observa la mayor diversidad registrada de Eutatini (Euphractinae) en un mismo lapso temporal y en una misma localidad (ver Carlini et al. 2005, 2010).

Al mismo tiempo, aparecen los primeros peltefílidos (*Peltephilus* y *Machlydotherium*) y otros Cingulata de tamaños mayores a los previos, los Glyptatelinae. Todas esas formas parecen estar asociadas a dietas herbívoras y son típicas de ambientes abiertos (Scillato-Yané 1986, Carlini et al. 2005).

La fauna de Cingulata de la localidad tipo de la EM Tinguiririquense (Tinguiririca, Chile), posee taxones en común con sus equivalentes en Patagonia. Sin embargo, llama la atención que los dasipódidos de estas localidades geográficamente cercanas (Gran Barranca y Tinguiririca están separadas por 11° de latitud) no sean muy similares a nivel específico, ni en abundancia relativa (Carlini et al. 2009). Estas diferencias podrían estar reflejando diferencias paleobiogeográficas o paleoaltitudinales que podrían ser reveladas con nuevos restos de zonas intermedias.

### **7.2.3. Oligoceno temprano-Oligoceno tardío**

Hacia la última parte del Oligoceno temprano hay un pequeño aumento progresivo en las temperaturas que tienen su máximo en el Oligoceno más tardío (“Late Oligocene Warming”, ver Zachos et al. 2001). Durante la última parte del Oligoceno temprano (ca. 29 Ma), se produce la convergencia de las placas de Nazca y Sudamérica que reactiva el anillo magmático de los Andes llevando a una importante actividad ígnea que afecta el centro-oeste de Argentina, Bolivia y Perú, y en menor medida el sur de Argentina y Chile (Legarreta y Uliana 1994).

En el Oligoceno tardío, en algunos sectores de Patagonia la paleoflora relevada sugiere condiciones más húmedas y cálidas, con un predominio de bosques cerrados (Barreda y Bellosi 2003), y en la última parte del Oligoceno tardío se registran ambientes más abiertos con una vegetación de tipo sabanas arboladas y un clima tropical-subtropical (Pascual y Ortiz-Jaureguizar 1990, Bellosi 1995, Troncoso y Romero 1998 en Ortiz-Jaureguizar y Cladera 2006).

El “Predeseadense” (Oligoceno temprano), posee varios componentes similares a los tinguiririquenses aunque con algunos cambios, en diversidad y abundancia relativa. Estos cambios composicionales indican una disminución en la diversidad de los Eutatini (pasando de tres géneros y seis especies a tres géneros, pero solo tres especies), una mayor diversidad de Euphractini *s.l.* y un registro de taxones de gran tamaño. Así se reconoce una de las especies de Euphractinae más grandes conocidas para el Paleógeno (*Archaeutatus*) y un Glyptatelineae innominado (Carlini et al. 2005) de tamaño comparable al gigantesco *Clypeotherium magnum* Scillato-Yané 1977.

Las faunas correspondientes al Deseadense *s.st.* (Oligoceno tardío) muestran una composición faunística transicional entre edades previas y posteriores. Se mantiene la disminución de la diversidad de los Eutatini, hay una gran diversidad de Euphractini *s.l.*, representados por formas con combinaciones particulares de caracteres primitivos-avanzados y sin vinculaciones claras con taxones de edades previas y ni con los posteriores (Gen. nov. A, *Amblytatus*, Nov. Gen. B, Nov. Gen. C?) y se registran los primeros Euphractini *s.st.* (*Prozaedyus*), representados por formas de pequeño tamaño y escasa pilosidad. Además, tenemos los primeros registros de *Stegotherium* (Stegotheriini) con una especie muy afín a un taxón muy abundante en el Colhuehuapense. La presencia de este taxón que resulta de importancia desde el punto de vista paleoclimático ya que se trata de los dasipódidos más especializados a una dieta estrictamente insectívora (inferido a partir de los restos de cráneo de *Stegotherium tessellatum*, ver Scott 1903-5). Además, todavía se registran algunas formas de gran tamaño como *Glyptatelus* y *Palaeopeltis*, representando los últimos registros de estos gliptodontoideos.

Las condiciones ambientales durante el Oligoceno tardío en Bolivia (Salla y Lacayani) poseen ciertas diferencias con las patagónicas (Pascual y Ortiz-Jaureguizar 1990). En ambas áreas se habrían desarrollado condiciones similares, con climas cálidos y húmedos, y la presencia de sabanas arboladas, pero en Patagonia ha habido un predominio de áreas abiertas (Webb 1978, Ortiz-Jaureguizar y Cladera 2006).

La composición de Cingulata entre las localidades Deseadenses de Bolivia y Patagonia poseen ciertas diferencias, las cuales no serían estrictamente temporales, sino biogeográficas (ver Capítulo 4). Entre ambas regiones hay algunos taxones de Cingulata en común: dasipódidos (Gen. Nov. B y *Amblytatus*), peltefílidos (*Peltephilus*) y gliptodontes (*Glyptatelus*). Sin embargo, a nivel específico las diferencias son más notorias. Además, la ausencia de eutatinos y de stegoterinos en los sedimentos de Salla evidencian diferencias más significativas entre ambas áreas. En Salla se registra *Eocoleophorus*, un taxón desconocido para Patagonia pero presente en los sedimentos Deseadenses de Taubaté (Brasil). Este taxón se habría desarrollado en áreas intertropicales, y estaría relacionado a un nuevo género y especie proveniente del Paleógeno de Perú (Eoceno tardío?, Oligoceno temprano?) (Ciancio et al. 2005, Campbell et al. 2004).

Lamentablemente, no hay faunas intermedias que documenten este lapso y tampoco se conoce una barrera geográfica concreta que haya impedido el intercambio faunístico entre ambas áreas. Candela y Morrone (2003), tomando la idea de Bellosi (1995), plantean la posibilidad de que la actividad volcánica y/o las ingresiones marinas hayan podido establecer alguna barrera temporal.

Las faunas del Oligoceno de Corrientes y Entre Ríos (Argentina), y de Uruguay, son muy afines a las de Salla y Lacayani; a su vez, presentan diferencias biogeográficas con las equivalentes de Patagonia.

#### **7.2.4. La Transición Paleógeno-Neógeno**

El brusco descenso del nivel del mar que tuvo lugar en el límite Oligoceno-Mioceno produjo una gran erosión sobre los depósitos continentales (hiato Deseadense-Colhuehuapense) (Bellosi 1995), en este mismo momento comienza la glaciación a gran escala en Antártida (Glaciación Mi-1) (Kay et al. 1999, Zachos et al. 2001). Este hiato se ve reflejado en el cambio de las faunas de vertebrados, con la extinción de numerosos grupos de Mamíferos, especialmente aquellos herbívoros y carnívoros de gran talla, producto de variaciones climático-ambientales importantes (Bond y Pascual 1983, Scillato-Yané 1986, Pascual y

Ortiz-Jaureguizar 1990). Esta diferenciación faunística es consistente con la división de los dos subciclos del Ciclo Patagoniano: el Deseadense (EM Deseadense) y el Pansantacrucense (EM Colhuehuapense y EM Santacrucense s.l.) (ver Pascual et al. 1996).

Las características climático-ambientales de Patagonia durante la transición Neógeno-Paleógeno, indican que durante la última parte del Oligoceno (EM Deseadense s. st.) se habría desarrollado una flora arbustivo-boscosa y pantanosa subtropical en la zona de la Cuenca San Jorge y, en las zonas serranas más altas próximas a la Península Deseado y Protopatagonia, se habría desarrollado un bosque templado frío y húmedo, especialmente hacia la última parte del Deseadense (Bellosi, 1995). Durante el Mioceno más temprano (EM Colhuehuapense) ocurrió un cambio climático ambiental que ocasionó la renovación de la fauna y flora, en este lapso se habría desarrollado un clima cálido con ambientes de vegetación variada, como estepas arbustivas y sabanas arboladas (Pascual y Odreman 1971, Pascual y Ortiz Jaureguizar 1990, Vucetich y Verzi 1991).

En el Colhuehuapense se registran nuevamente los Astegotheriini formas típicas del lapso Eoceno medio-superior de Patagonia, con una especie (*Pseudostegotherium glangeaudi* Ameghino), de características peculiares y con afinidades al Astegotheriini del Mioceno medio de La Venta (Colombia) (Carlini et al. 1997, 2010). También se observa un recambio en los Eutatini, ya no están los típicos del lapso Mustersense-Deseadense (*Meteutatus* Ameghino, *Sadypus* Ameghino y *Barrancatatus* Carlini et al. 2010) (Ciancio y Carlini 2007), y se encuentran los típicos del Santacrucense (*Proeutatus* Ameghino, *Stenotatus* Ameghino). Los Stegotheriini (Dasypodinae) son muy frecuentes (Fernícola y Vizcaíno 2008), desaparecen los Glyptatelinos (Carlini et al. 2005) y aparecen los primeros indudables Propalaehoplophorinae (Glyptodontidae) (Carlini et al. 2005), cuyo registro más antiguo había sido en el Deseadense (Scillato-Yané 1977) y se hacen especialmente diversos en el Santacrucense s.l.

Este conjunto de datos indica que con toda probabilidad hubo un clima más cálido que el del lapso correspondiente a la fauna precedente.

### 7.3. DISCUSIÓN

La sucesión de cambios en la composición de faunas de Cingulata a lo largo del Paleógeno, muestra una importante correlación con los cambios climático-ambientales registrados.

Patagonia estuvo fuertemente influenciada por los cambios en las temperaturas marinas, debido a su “condición peninsular”. En la secuencia de faunas patagónicas se observa que las diferencias de temperatura influenciaron directamente en la cladogénesis y distribución de los Cingulata (Figura 7.2).

La presencia de los Dasypodinae en el registro esta vinculada a climas más cálidos, en tanto que los Euphractini aparecen con su mayor diversidad y representatividad en momentos en los que se registran los mayores descensos de temperatura.

Los registros de Cingulata en áreas extra-patagónicas muestran diferencias faunísticas respecto a sus equivalentes en Patagonia. Esto puede tener su explicación en que las influencias “tierra adentro” de los cambios en las temperaturas marinas hayan tenido un impacto más directo sobre Patagonia (debido a su “condición peninsular”), que en latitudes más septentrionales, provocando distribuciones y cladogénesis diferenciales.

Hoffstetter (1968 y 1982) cita la presencia de dos eutatinos (*Proeutatus* y *Stenotatus*) en los sedimentos oligocenos de Bolivia, sin embargo, esta asignación ha sido errónea. Hasta el momento no se ha registrado la presencia de Eutatini en yacimientos extra-patagónicos durante el Paleógeno.

Otro clado con una distribución exclusivamente patagónica es el de los Stegotheriini, este linaje probablemente se ha originado a partir de los “Astegotheriini” en el Eoceno medio (Carlini et al. 2004, 2010).

La presencia de *Eocoleophorus* en sedimentos septentrionales (Bolivia y Brasil) constituye otra de las evidencias acerca de las diferencias biogeográficas entre faunas Patagónicas y extra-patagónicas. Este linaje no tiene vínculo con los taxones de Cingulata patagónicos. Sin embargo, presenta afinidades con un

nuevo taxón proveniente de los sedimentos paleógenos de Santa Rosa, Perú (Ciancio et al. 2005).

No es posible establecer “barreras” que claramente hayan impedido el movimiento de faunas entre Patagonia y ámbitos intertropicales, y desafortunadamente no se encuentran yacimientos en latitudes intermedias que puedan ofrecer nueva información acerca de las faunas presentes en estas áreas durante el Oligoceno. Candela y Morrone (2003), proponen que, durante el lapso Oligoceno temprano-Mioceno medio, los cambios en el nivel del mar (transgresiones marinas Juliense, Leonense y Suprapatagoniense; ver Bellosi 1995) y la actividad volcánica (largos períodos de actividad eruptiva y sedimentación piroclástica) influyeron en la distribución de las faunas, provocando fenómenos de vicarianza y diversificación.

Este análisis faunístico de los Cingulata nos permitió reconocer dos áreas biogeográficas diferentes para el Oligoceno, una exclusivamente patagónica y otra incluyendo las actuales provincias de Corrientes y Entre Ríos en Argentina, Uruguay, Brasil y Bolivia. Estas dos áreas coinciden con la Región Andina (dentro del Reino Austral) y la Región Neotropical (dentro del Reino Holotropical) propuestas por Morrone (2002, 2004, 2006).

---

## 8. CONCLUSIONES

*“Un científico tiene la libertad, y debe tomársela, de plantear cualquier cuestión, de dudar de cualquier afirmación, de corregir errores.”*

J. R. Oppenheimer

---

En este último capítulo se enumeran las principales conclusiones obtenidas en esta Tesis en cada una de las temáticas desarrolladas. En esta sección no se realizan las discusiones de cada tema considerado, ya que esas discusiones fueron incluidas oportunamente en cada uno de los capítulos que componen este trabajo.

### 8.1. BIOESTRATIGRÁFICAS

Se ha actualizado la información acerca de la diversidad de Dasypodoidea de todas las localidades asignadas al Oligoceno, dando a conocer nuevas listas faunísticas actualizadas.

Las principales conclusiones obtenidas a partir del análisis de la diversidad de dasipodoideos de las localidades asignadas al Oligoceno en Sudamérica, y sus relaciones, son las siguientes:

- 1) Se reconoce la presencia de yacimientos con una fauna propia de Dasypodoidea asignada a la EM Tinguiririquense en Argentina. Esta EM del Oligoceno temprano esta representada en sedimentos del lapso comprendido entre los 33,7 y 31,5 Ma. Además, la diversidad de los Dasypodoidea muestra que existen diferencias entre la composición faunística de la localidad Tipo en Tinguiririca (Chile Central), y la de las localidades patagónicas. Teniendo en cuenta la separación latitudinal entre estas localidades (unos 10°), esta diferencia podría deberse a causas paleobiogeográficas.
- 2) Se reconoce una nueva fauna predeseadense-postinguiririquense (denominada en esta tesis como “Predeseadense”), asignada al Oligoceno temprano (31,1 y 29,5 Ma). Esta fauna está definiendo un ensamble que completa parcialmente el hiatus que se encuentra entre las EMs Tinguiririquense y Deseadense.

- 3) Se establece una edad Oligoceno tardío, comprendido en el lapso ca. 27-23 Ma para la edad de la EM Deseadense. Dentro del conjunto de localidades referidas a esta Edad Deseadense, se establece una clara diferenciación, probablemente por causas biogeográficas, entre la fauna de las localidades deseadenses patagónicas y extrapatagónicas, de cronologías similares.
- 4) Se propone la posibilidad de que las faunas de las localidades deseadenses estén representando dos lapsos temporales diferentes dentro de la EM Deseadense, uno más temprano, probablemente cercano a los 27 Ma (Deseadense 1); y otro más tardío, cercano a los 23 Ma como límite superior (Deseadense 2).

## 8.2. SISTEMÁTICAS

Las principales conclusiones sistemáticas acerca de los Dasypodoidea se pueden resumir en los siguientes puntos:

- 1) De las 20 especies de Dasypodoidea, descritas para el lapso Deseadense *s.l.* (todas descritas por Ameghino), hasta el momento no se conocían los ejemplares tipo de ningún dasipódido, aunque sí los de las 3 especies de peltefílidos. En el transcurso de esta Tesis se identificaron 12 materiales Tipo correspondientes a los taxones de Dasypodidae descritos por Ameghino, y se corrigió la identificación de los materiales tipo de especies de peltefílidos realizada por Bordas (1936). A partir de esta exhaustiva revisión de los materiales tipo se han propuesto cambios nomenclaturales. En total se estabilizaron formalmente más del 70% de las especies nominales de Dasypodoidea.
- 2) Las siguientes especies descritas para el Deseadense *s.l.* se consideran *nomina dubia*: *Hemiutaetus constellatus*, *Proeuphractus laevis*, *Proeuphractus setiger*, *Prozaedyus impressus* y *Sadypus nepotulus*. Los materiales Tipo de estas especies se desconocen y sus descripciones resultaron insuficientes para asignar algún nuevo ejemplar.
- 3) Se depuró la lista faunística de Dasypodoidea asignados al Deseadense *s.l.*, se describieron cuatro géneros y diez especies nuevas, y se plantea

la posibilidad de la presencia de otros nuevos taxones. Además, se actualizó la distribución temporal respecto a las tres unidades biocronológicas principales reconocidas en esta Tesis.

- 4) La EM Deseadense quedó definida por los siguientes taxones: *Stegotherium* sp. nov.?, *Prozaedyus humilis*, *Prozaedyus tenuissimus*, Gen. nov. A *planus*, *Archaeutatus malaspinensis*, *Amblytatus pandus*, *Amblytatus* sp. nov., Gen. nov. B *petrinus*, Nov. Gen. B sp. nov., ?Gen. nov. C sp. nov., Gen. nov. D *ornatus*, *Meteutatus lageniformis*, *Meteutatus lucidus*, *Sadypus* sp. nov., *Eocoleophorus glyptodontoides*, *Peltephilus undulatus*, *Peltephilus* sp. nov. A, ?*Peltephilus* sp. nov. B. Sin embargo, no todas son comunes a todas las regiones; así podrían separarse en: 1) algunas que se han encontrado exclusivamente en Patagonia: *Stegotherium* sp. nov.?, *Prozaedyus humilis*, *Prozaedyus tenuissimus*, Gen. nov. A *planus*, *Archaeutatus malaspinensis*, ?Gen. nov. C sp. nov., Gen. nov. D *ornatus*, *Meteutatus lageniformis*, *Meteutatus lucidus*, *Sadypus* sp. nov., Gen. nov. B *petrinus* y ?*Peltephilus* sp. nov. B; 2) otras que se han encontrado solo en las localidades extrapatagónicas: Nov. Gen. B sp. nov., *Peltephilus* sp. nov. A y *Eocoleophorus glyptodontoides*; y 3) otras que son comunes para ambas áreas: *Amblytatus pandus*, *Amblytatus* sp. nov. y *Peltephilus undulatus*.
- 5) El "Predeseadense" está definido por los siguientes taxones: *Stegotheriini* indet., Gen. nov. A *planus*, *Archaeutatus* sp. nov., *Parutaetus chilensis*?, ?*Pachyzaedyus* sp., *Meteutatus* aff. *M. lageniformis*, *Meteutatus percarinatus*, *Barrancatatus* sp. nov.?, *Sadypus tortuosus*, *Peltephilus* sp. nov. C y *Peltephilus undulatus*.
- 6) La EM Tinguiriquense está caracterizada por el siguiente grupo de taxones de Dasypodoidea: *Stegotheriini* indet., *Parutaetus chilensis*, *Meteutatus percarinatus*, *Barrancatatus rigidus*, *Barrancatatus tinguiriquensis*, *Barrancatatus maddenii*, *Sadypus* aff. *S. confluens*, *Sadypus minutus*, *Machlydotherium protervus* y *Peltephilus* sp. nov. C.

### 8.3. FILOGENÉTICAS

La inclusión de todos los taxones paleógenos incorporados en este análisis filogenético ofrece nuevas hipótesis de relaciones entre los Cingulata. Estos taxones han sido excluidos de la mayoría de los análisis previos, debido al carácter fragmentario de sus restos. Sin embargo, a pesar de la gran cantidad de entradas faltantes, la información obtenida de estos taxones es relevante para la comprensión de las relaciones filogenéticas de los Cingulata, principalmente en taxones presentes en tiempos en los cuales se están registrando eventos cladogenéticos. Las conclusiones más relevantes se resumen en los siguientes puntos:

- 1) La hipótesis filogenética presentada en este análisis no soporta la monofilia de los Dasypodoidea. *Peltephilus* se ubica como grupo hermano del resto de los Cingulata formando un clado junto con *Machlydotherium*, el cual podría denominarse como Peltephilidae.
- 2) Los Glyptodontoidea están bien soportados en esta hipótesis con la presencia de *Palaopeltis* (Palaeopeltidae) como grupo basal dentro de este clado.
- 3) Los Glyptodontoidea son considerados un grupo natural y se ubican como grupo hermano de los Dasypodidae y no como un grupo directamente derivado de estos. Dentro de este clado, los Glyptodontidae se recuperan como un grupo monofiletico y los Glyptatelinae (*Glyptatelus*) constituyen un clado basal.
- 4) Se comprueba la monofilia de los Dasypodidae, tal como ha sido propuesta en las clasificaciones clásicas. Además los Dasypodidae, se separan en dos clados principales, Dasypodinae y Euphractinae; este análisis sustenta la hipótesis de ancestralidad común para ambos.
- 5) Los Dasypodinae en este análisis se recuperan como un clado, aunque es de remarcar que una de sus características distintivas, la presencia de escamas corneas compartidas entre osteodermos adyacentes es un carácter plesiomórfico para los Dasypodidae. La distribución de caracteres en este análisis no resuelve las relaciones entre los diferentes grupos de Dasypodinae.

- 6) En la hipótesis aquí presentada se comprueba la ancestralidad común de todos los Euphractinae. Los resultados de este análisis indican que los Utaetini no son un grupo natural, y se ubican junto con varios Euphractinae como “stem group” del clado que reúne a Eutatini y Euphractini. Estos taxones (*Utaetus*, *Parutaetus*, Gen. nov. A, *Archaeutatus* y *Amblytatus*) poseen un “mosaico” de caracteres primitivos para los Euphractinae. Todos estos taxones han sido considerados clásicamente pertenecientes a Euphractini, sin embargo, de acuerdo a este análisis deberían considerarse Euphractinae *inc. sedis*.
- 7) El “crown group” de los Euphractinae está representado por una tricotomía en la cual están definidos los Eutatini, los Euphractini *s.str.* y un taxón de posición incierta (Gen. nov. B). En este análisis, los Euphractini *s.st.* conforman un clado y también se recupera a los Eutatini como un grupo natural. La posición de Gen. nov. B, es indefinida, forma parte del crown group de los Euphractinae, pero no se asocia a ninguno de los dos clados descritos (Eutatini y Euphractini).
- 8) La posición filogenética de *Eocoleophorus* permanece incierta, la inclusión de este taxón en este análisis produce incertidumbres en los resultados, generando politomías en el consenso. Es por ello que su exclusión del consenso permitió una mejor resolución del análisis.

#### 8.4. PALEOCLIMÁTICAS Y PALEOBIOGEOGRÁFICAS

La sucesión de cambios en la composición de faunas de Cingulata a lo largo del Paleógeno, muestra una importante correlación con los cambios climático-ambientales registrados.

La información disponible acerca de las condiciones paleoambientales a lo largo del Oligoceno muestran que estas no fueron homogéneas. Estos cambios influyeron en la diversidad de los Cingulata, registrándose cambios composicionales en la sucesión de faunas.

Durante la Transición Eoceno-Oligoceno se produce un drástico recambio faunístico en los Cingulata, el cual queda reflejado en la composición faunística de la EM Tinguiririquense. En este lapso aumenta notablemente la

diversidad de los Eutatinos, los cuales han sido asociados a climas templado-fríos y aparecen los primeros peltefílidos (*Peltephilus* y *Machlydotherium*) y otros Cingulata de tamaños mayores a los previos, los Glyptatelinae. Todas esas formas parecen estar asociadas a dietas herbívoras y serían de ambientes abiertos.

El “Predeseadense” posee varios componentes similares a los Tinguiririquenses aunque se observa una disminución en la diversidad de los Eutatini, una mayor diversidad de Euphractini s.l. y un mayor registro de taxones de gran tamaño.

Las faunas correspondientes al Deseadense s.st., muestran una composición faunística transicional entre edades previas y posteriores. Se mantiene la disminución en la diversidad de los Eutatini, hay una gran diversidad de Euphractini s.l. representados por formas con combinaciones particulares de caracteres primitivos-avanzados y sin vinculaciones claras entre taxones de edades previas y posteriores (Gen. nov. A, *Amblytatus*, Nov. Gen. B, Nov. Gen. C?), definiendo una fauna propia de este lapso. Además, se registran los primeros Euphractini s.st. (*Prozaedyus*), representados por formas de pequeño tamaño y escasa pilosidad; y aparecen los primeros registros de *Stegotherium* (*Stegotheriini*) con una especie muy afín a un taxón muy abundante en el Colhuehuapense, y todavía se registran algunas formas de gran tamaño como *Glyptatelus* y *Palaeopeltis*, representando los últimos registros de estos Glyptodontoideos.

Por otro lado, el análisis faunístico de los Cingulata, permitió reconocer dos áreas biogeográficas diferentes para el Oligoceno, una exclusivamente patagónica y otra incluyendo las actuales provincias de Corrientes y Entre Ríos en Argentina, Uruguay, Brasil y Bolivia. Estas dos áreas coinciden con la Región Andina (dentro del Reino Austral) y la Región Neotropical (dentro del Reino Holotropical) propuestas por Morrone (2002, 2004, 2006).

---

## 9. BIBLIOGRAFIA

*“Lo que sabemos es una gota de agua; lo que ignoramos es el océano”*

Isaac Newton

---

- Abrantes, E.A.L. y Bergqvist, L.P. 2006. Proposta filogenética para os Dasypodidae (Mammalia: Cingulata). En: Gallo, V., Brito, P.M., Silva, H.M.A. y Figueiredo, F.J. (Eds) *Paleontologia de Vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas*, 1º ed. 1: 261-274. Interciência, Río de Janeiro.
- Alvarez, B.B. 1978. Noticias sobre fauna de la Formación Fray Bentos (Oligoceno superior), provincia de Corrientes, Argentina. *Facena* 2: 253-258.
- Ameghino, F. 1886. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba)* 9: 5-228.
- Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de Patagonia austral y depositados en el museo de La Plata. *Boletín del Museo de La Plata* 1: 1-26.
- Ameghino, F. 1888. Rápidas Diagnosis de Algunos Mamíferos Fósiles Nuevos de la República Argentina. P. E. Coni, Buenos Aires 1-17.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba)* 6: 1-1027.
- Ameghino, F. 1891. Mamíferos y aves fósiles argentinas. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 240-259.
- Ameghino, F. 1894a. Sur les oiseaux fósiles de Patagonie et la Faune Mammalogique des couches à *Pyrotherium*. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino* 15(11 y 12): 501-660.
- Ameghino, F. 1894b. Enumération synoptique des espèces mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba)* 13:259–452.

- Ameghino, F. 1897. Les Mammifères crétacés de l'Argentine. Deuxième contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*. Boletín del Instituto Geográfico Argentino 18: 406-521.
- Ameghino, F. 1900-2. L'âge des formations sédimentaires de Patagonie. Anales de la Sociedad Científica Argentina. 50: 109-130, 145-165, 202-209; 51: 20-39, 65-91; 52: 189-197, 244-250; 54: 161-180, 220-249, 283-342.
- Ameghino, F. 1901. Notices préliminaires sur des ongulés nouveaux des terrains Crétacés de Patagonie. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba) 16: 349-426.
- Ameghino, F. 1902a. Notices préliminaires sur des mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba) 17: 5-70.
- Ameghino, F. 1902b. Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à Colpodon. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba) 17: 71-138.
- Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. Anales de la Sociedad Científica Argentina 56:193-208; 57:162-175, 327-341; 58:35-41, 56-71, 182-192, 225-291.
- Ameghino, F. 1906. Les Formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie. An. Mus. Nac. Buenos Aires 8: 1-568.
- Ardolino, A., Franchi, M., Remesal, M. y Salani, F. 1999. El volcanismo en la Patagonia Extraandina. En: Caminos, R. (Ed.) *La sedimentación y el volcanismo terciarios en la Patagonia Extraandina*, Geología Argentina, Instituto de Geología y Recursos Minerales, Anales 29(18): 557-578.
- Barreda, V. y Bellosi, E.S. 2003. Ecosistemas terrestres del Mioceno temprano de la Patagonia central: primeros avances. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", n.s. 5: 125-134.
- Bellosi, E. 1995. Paleogeografía y cambios ambientales de la Patagonia Central durante el Terciario medio. Boletín de Informaciones Petroleras (BIP) 44: 50-83.
- Bellosi, E.S. 2010. Physical stratigraphy of the Sarmiento Formation (middle Eocene- lower Miocene) at Gran Barranca, central Patagonia. En: Madden, R.H., Carlini, A.A., Vucetich, M.G. y Kay, R.F. (Eds) *The Paleontology of*

- Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Pp. 19-32. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bergqvist, L.P. y Ribeiro, A.M. 1998. A paleomastofauna das bacias eoterciárias brasileiras e sua importância na datação das Bacias de Itaboraí e Itaúbaté. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 5*: 19-34.
- 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.
- Bond, M. 2000. Carlos Ameghino y su obra edita. En: Vizcaíno, S.F. (Ed) *Obra de Los Hermanos Ameghino* 33-41, Simposio de las XV JAPV, Publicación especial de la Universidad Nacional de Luján.
- Bond, M. y Pascual, R. 1983. Nuevos y elocuentes restos craneanos de *Proborhyaena gigantea* Ameghino, 1897 (Marsupialia, Borhyaenidae, Proborhyaeninae) de la Edad Deseadense. Un ejemplo de coevolución. *Ameghiniana* 20(1-2): 47-60.
- Bond M., Carlini A.A., Goin F.J., Legarreta L., Ortiz-Jaureguizar E., Pascual R. y Uliana M.A. 1995. Episodes in South American Land Mammal evolution and sedimentation: testing their apparent concurrence in a palaeocene succession from central Patagonia. VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía Actas: 47-58. Trelew, Argentina.
- Bond, M., López, G. y Reguero, M. 1996a. "Astraponotéen plus supérieur" of Ameghino: another interval in the Paleogene record of South America. *J. Vertebr. Paleont.* 16 (3): 23A.
- Bond, M., Reguero, M. y López, G. 1996b. A new interval of the South American Mammalian evolution: Ameghino's "Astraponotéen plus supérieur". Biostratigraphic evidence. Simposio "Paleogeno de América del Sur". Resúmenes: 2. Buenos Aires, Argentina.
- Bond, M., López, G. y Reguero, M. 1997a. Rocas Bayas, una localidad fosilífera Paleógena de la Provincia de Río Negro, República Argentina. *Ameghiniana* 34(4): 533.

- Bond, M., Reguero, M.A, López, G., Carlini, A.A, Goin, F.J, Madden, R.H., Vucetich, M.G y Kay, R. 1997b. The "Astraponotéen plus supérieur" (Paleogene) in Patagonia. *Ameghiniana* 34 (4): 533.
- Bond, M., López, G., Reguero, M.A., Scillato-Yane, G.J. y Vucetich, M.G. 1998. Los Mamíferos de la Formación Fray Bentos (Edad Mamífero Deseadense, Oligoceno Superior?) de las provincias de Corrientes y Entre Ríos, Argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación especial 5: 41-50
- Bond, M., López, G. y Noriega, J.I. 2001. El primer registro de Uruguaytheriinae (Mammalia, Astrapotheria) de la República Argentina. *Ameghiniana* 38(4) Suplemento: 28R-29R. Buenos Aires
- Bordas, A.F. 1933. Notas sobre los Eutatinae. Nueva subfamilia extinguida de Dasypodidae. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires (Paleontología, Publicación Num. 65)* 37:583-614.
- Bordas, A. F. 1936. Los "Peltaleoidea" de la colección Ameghino. *Physis* 12:1-18.
- Bordas, A. F. 1945. Geología estratigráfica de algunas zonas de la Patagonia. *Anales del Museo de la Patagonia*, 1:139-184.
- Bown, T.M. y Fleagle, J.G. 1993. Systematics, Biostratigraphy and Dental Evolution of the Palaeothentidae, Later Oligocene to Early- Middle Miocene (Deseadan-Santacrucian) Caenolestoid Marsupials of South America. *The Paleontological Society Memoir* 29: 1-76.
- Campbell, K.E., Frailey, C.D. y Romero-Pittman, L. 2004. The Paleogene Santa Rosa Local Fauna of Amazonian Perú Geographic and Geologic Setting. En: Campbell, K.E. (Ed.) *The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Peru*. Science Series Natural History Museum of Los Angeles County 40: 3-14.
- Candela, A.M. y Morrone, J.J. 2003. Biogeografía de puercoespines neotropicales (Rodentia: Hystricognathi): Integrando datos fósiles y actuales a través de un enfoque panbiogeográfico. *Ameghiniana* 40 (3): 1-19.
- Carlini, A.A. y Scillato-Yané, G.J. 1993. Origin and Evolution of the "glyptodontoids". *J. Vertebr. Paleont.* 13: 28A. Lawrence.

- Carlini, A.A. y Scillato-Yané, G.J. 1996. *Chorobates recens* (Xenarthra, Dasypodidae) y un análisis de la filogenia de los Euphractini. *Revista Museo de La Plata (NS), Paleontología IX (59)*: 225-238.
- Carlini, A.A. y Scillato-Yané, G.J. 1999. Cingulata del Oligoceno tardío de Salla, Bolivia. Congreso Internacional Evolución Neotropical del Cenozoico. Resúmenes: 15. La Paz, Bolivia.
- 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 Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, 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. y Flynn, J.J. (Eds) *Vertebrate Palaeontology in the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*, Pp. 213-226, Smithsonian Institution Press: Washington and London
- 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, Resúmenes: 23. Santiago, Chile.
- Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J., Madden, R.H., Soibelzon, E. y Ciancio, M. 2002b. 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, Resúmenes: 24. Santiago, Chile.
- Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J., Madden, R.H., Ciancio, M y Soibelzon, E. 2002c. 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, Resúmenes: 24-25. Santiago, Chile.

- Carlini, A. A., Ciancio, M. y Scillato-Yané, G.J. 2004a. La Tribu Stegotheriini (Xenarthra, Dasypodidae), 20 Ma. más de registro paleógeno. *Ameghiniana* 41(4) Suplemento: 39R.
- Carlini, A.A., Ciancio, M. y Scillato-Yané, G.J. 2004b. La transición Eoceno-Oligoceno y su manifestación en la diversidad de los Cingulata (Mammalia, Xenarthra). Inferencias paleoecológicas. Reunión Anual de Comunicaciones Asociación Paleontológica Argentina, Diamante, Entre Ríos. *Ameghiniana* 41(4) Suplemento: 23R-24R. Buenos Aires.
- Carlini, A.A., Ciancio, M., y Scillato-Yané, G.J. 2005a. Los Xenarthra de Gran Barranca: más de 20 Ma de historia. XVI Congreso Geológico Argentino (La Plata), Actas IV: 419-424.
- Carlini, A.A., Ciancio, M., Scillato-Yané, G.J. y Madden, R. 2005b. The value of Cingulata in South American Paleogene Biostratigraphy. II Congreso Latino-Americano de Paleontología de Vertebrados. Río de Janeiro, Brasil. Boletín de Resúmenes, pp.69.
- Carlini, A.A., Ciancio, M.R. y Zurita, A.E. 2007. Los Cingulata (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae) del Oligoceno de la provincia de Corrientes, Argentina, y su importancia paleobiogeográfica. *Ameghiniana* 44(4) Suplemento: 90R-91R.
- Carlini, A.A., Ciancio, M.R. y Chimento N.R. 2008. *Neoglyptatelus* (Mammalia, Cingulata), caracteres y latitudes, en una discusión de afinidades. III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados Resúmenes: 49. Neuquén, Argentina.
- Carlini, A.A., Ciancio, M.R., Flynn, J.J., Scillato-Yané, G.J. y Wyss, A.R. 2009. The phylogenetic and biostratigraphic significance of new armadillos (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae, Euphractinae) from the Tinguirirican (Early Oligocene) of Chile. *J. Syst. Palaeont.* 7(4): 489-503.
- Carlini A.A., Ciancio, M.R. y Scillato-Yané G.J. 2010. Middle Eocene-early Miocene Dasypodidae (Xenarthra) of southern South America, successive faunas in Gran Barranca; biostratigraphy and palaeoecology. En: Madden R.H., Carlini A.A., Vucetich M.G. y Kay R.F. (Eds) *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle*

- Cenozoic of Patagonia*. Pp. 106-129. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Castellanos, A. 1925. Un nuevo dasipodino extinguido de la parte meridional de Bolivia, *Dasypodon atavus*, n. g. et n. sp. An. Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires, XXXIII: 235-285.
- Castellanos, A. 1937. Anotaciones sobre la línea Filogenética de los Clamiterios. Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geografía de la Facultad de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales Aplicadas a la Industria de la Universidad Nacional del Litoral 8:1-35.
- Cerdeño E., Reguero M. y Vera B. 2009. Los Archaeohyracidae del Deseadense (Oligoceno tardío) de Quebrada Fiera (Mendoza, Argentina). Resúmenes de las XXIV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, San Rafael, Mendoza, Argentina.
- Chaffee, R.G. 1952. The Deseadan Vertebrate Fauna of the Scarritt Pocket, Patagonia. Bulletin of the American Museum of Natural History 98(6): 507-562.
- Charrier, R., Wyss, A.R., Norell, M.A., Flynn, J.J., Novacek, M.J., McKenna, M.C., Swisher, C.C. III., Frassinetti, D., Salinas, P., Meng, J., 1990. Hallazgo de mamíferos fósiles del Terciario Inferior en el sector de Termas del Flaco, Cordillera Principal, Chile Central: implicaciones paleontológicas, estratigráficas y tectónicas. Segundo Simposio sobre el Terciario de Chile, Actas: 73-84. Concepción, Chile.
- Chebli, G.A., Nakayama, C. y Sciutto, D.J. 1978. Mapa geológico de la Provincia del Chubut. VII Congreso Geológico Argentino, Actas I: 639-655. Neuquén.
- Chinsamy, A. y Raath, M.A. 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. Palaeontographia Africana 29: 39-44.
- Ciancio, M.R. y Carlini, A.A. 2007. Morfología del sistema pilífero en Eutatinos (*Xenarthra*, *Dasypodidae*) del Oligoceno de Patagonia (Argentina). III Congreso de Mastozoología en Bolivia. Resúmenes: 49-50. Santa Cruz de La Sierra, Bolivia.
- Ciancio, M.R. y Carlini, A.A. 2008a. Cambios en el patrón morfológico de los osteodermos de *Dasypodidae* (*Xenarthra*, *Mammalia*). III Congreso

- Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Resúmenes: 58.  
Neuquén, Argentina.
- Ciancio, M.R. y Carlini, A.A. 2008b. Identificación de Ejemplares Tipo de Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Paleógeno de Argentina. *Rev. Mus. Arg. Cs. Nat.* 10(2): 221-237.
- Ciancio, M.R., Carlini A.A. y Scillato-Yané G.J. 2005. Los primeros Cingulata (Mammalia, Xenarthra) paleógenos de Perú. *Ameghiniana* 42(4) suplemento: 65R-66R.
- Ciancio, M.R., Carlini A.A. y Scillato-Yané G.J. 2008. Un armadillo del Oligoceno de Salla (Bolivia) con un conjunto de caracteres peculiar. III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Resúmenes: 59.  
Neuquén, Argentina.
- 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. *American Museum Novitates* 2761: 1-31.
- Cifelli, R.L. 1985. Biostratigraphy of the Casamayoran, Early Eocene, of Patagonia. *Am. Mus. Novit.* 2820: 1-26.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1995. 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.
- Cladera, G., Ruigómez, E., Ortiz-Jaureguizar, E., Bond, M. y López, G. 2004. Tafonomía de la gran hondonada (Formación Sarmiento, Edad-mamífero Mustersense, Eoceno medio) Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 41: 315-330.
- 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. 1889. The Edentata of North America. *American Naturalist* 23: 657-664.
- Croft, D.A. 2007. The Middle Miocene (Laventan) Quebrada Honda Fauna, Southern Bolivia and a description of its Notoungulates. *Palaeontology*, 50 (1): 277–303.

- Croft, D.A., Flynn, J.J. y Wyss, A.R. 2003. Diversification Of Mesotheriids (Mammalia: Notoungulata: Typotheria) In The Middle Latitudes Of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23 (3): 43A.
- Croft, D.A., Flynn, J.J. y Wyss, A.R. 2007. A new basal glyptodontid and other Xenarthra of the early Miocene Chucal Fauna, northern Chile. *J. Vert. Paleont.* 27: 781-797.
- Cuvier, G. 1798. *Tableau Élémentaire de l'Histoire Naturelle des Animaux*. xvi + 710 pp. Baudouin, Paris.
- Delsuc, F. y Douzery, E. 2008. Recent avances and future prospects in xenarthran molecular phylogenetics. En: Vizcaíno, S.F. y Loughry, W.J. (Eds) *The Biology of the Xenarthra*, Pp. 11-23. University Press of Florida.
- 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*. *Proc. R. Soc. Lond. 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 Living Xenarthrans and the Impact of Character and Taxon Sampling on the Placental Tree Rooting, *Mol. Biol. Evol.* 19(10): 1656-1671.
- Delsuc, F., Stanhope, F.J. y Douzery, E.J.P. 2003. Molecular systematics of armadillos (Xenarthra, Dasypodidae): contribution of maximum likelihood and Bayesian analyses of mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution.* 28: 261-275.
- Delsuc, F., Vizcaíno, S.F. y Douzery, E.J.P. 2004. Influence of Tertiary paleoenvironmental changes on the diversification of South American mammals: a relaxed molecularclock study within xenarthrans. *BMC Evolutionary Biology.* 4:11.
- Dingle, R.V. y Lavelle, M. 1998. Antarctic Peninsular cryosphere: Early Oligocene (c. 30 Ma) initiation and a revised glacial chronology, *Journal of the Geological Society, London* 155: 433-437.
- Donoghue, M.J., Doyle, J.A., Gauthier, J., Kluge, A.G. y Rowe, T. 1989. The importance of fossils in phylogeny reconstruction. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20: 431-460.

- Dozo, M., Monti, A., Marani, A., Vacca, R. y Scillato-Yané, G. 2004. Barrancas Blancas, una nueva localidad fosilífera del Paleógeno del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 41(4) Suplemento: 45R.
- Dozo, M., Monti, A., Bouza, P., Marani, A. y Taylor, R. 2005. El sitio "Barrancas Blancas" y una nueva asociación de mamíferos paleógenos de las edades Tinguiriquense (Eoceno tardío- Oligoceno temprano) y Deseadense (Oligoceno tardío) en el sudeste del Chubut, Patagonia, Argentina. *Actas II Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*: 97-98. Río de Janeiro, Brasil.
- Edmund, G.A. 1985. The Fossil Giant Armadillos of North America (Pamphathiinae, Xenarthra = Edentata). En: Montgomery, G.G. (Ed.) *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*, Pp. 83-93. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Engelmann, G. 1978. The logic of phylogenetic analysis and the phylogeny of the Xenarthra (Mammalia). Ph.D. diss Columbia Univ., New York. Inédita.
- Engelmann, G.F. 1985. The phylogeny of the Xenarthra. En: Montgomery, G.G. (Ed.) *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*, Pp. 51-64. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Fallow, W.C. 1979. Test of the Simpson Coefficient and Other Binary Coefficients of Faunal Similarity. *Journal of Paleontology*, 53(4): 1029-1034.
- Ferigolo, J. 1985. Evolutionary trends of the histological pattern in the teeth of Edentata (Xenarthra), *Archives of Oral Biology* 30(1): 71-82.
- Fernández, M. 1922. Sobre la glándula pelviana y formaciones similares en desdentados recientes y fósiles. *Revista del Museo de La Plata*, 26: 215-255.
- Fernández, M. 1931. Sobre la anatomía microscópica y embriología de la coraza de *Dasybus villosus*. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de la Rep. Argentina*, Tomo X: 61- 121.
- Fernícola, J.C. y Vizcaíno, S.F. 2008. Revisión del género *Stegotherium* Ameghino, 1887 (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae). *Ameghiniana*. 45 (2): 321-332.

- Feruglio, E. 1949. Descripción geológica de la Patagonia. Ministerio de Industria y Comercio Nacional, División General de Yacimientos Petrolíferos Fiscales 2: 1-346.
- Flynn, J.J. 1986. Faunal provinces and the Simpson Coefficient. *Contributions to Geology*, University of Wyoming, Special Paper, 3: 317-338.
- Flynn, J.J. y Swisher, C.C. 1993. Chronology of the Cenozoic South American Land Mammal Ages, and revision of the age of the Desadan. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13, Supplement: 35A.
- 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., Aubry, M.P. y Hardenbol, J. (Eds) *Geochronology, Time Scales, and Global Stratigraphic Correlation*, pp. 317-333. SEPM Special Publication 54.
- Flynn, J.J. y Wyss, A.R., 1999. New marsupials from the Eocene-Oligocene transition of the Andean Main Range, Chile. *J. Vertebr. Paleontol.* 19: 533-549.
- Flynn J.J., Wyss, A.R., Croft, D.A. y Charrier, R. 2003. The Tinguiririca Fauna, Chile: biochronology, paleoecology, biogeography, and a new earliest Oligocene South American Land Mammal 'Age'. *Palaeo3* (195): 229-259.
- Frechkop, S. y Yepes, J. 1949. Étude systématique et zoogéographique des Dasypodidés conservés a l'Institut. *Bull. Inst. Roy. Sc. Nat., Bruxelles*, 25(5):1-56.
- Galliari, F.C., Carlini, A.A. y Sánchez-Villagra, M.R. 2009. Evolution of the axial skeleton in armadillos (Mammalia, Dasypodidae). *Mamm. Biol.*, doi:10.1016/j.mambio.2009.03.014
- Gaudin, T.J. 1995. The Ear Region of Edentates and the Phylogeny of the Tardigrada (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 15(3): 672-705.
- Gaudin, T.J. 1999. The Morphology of Xenarthrous Vertebrae (Mammalia: Xenarthra). *Fieldiana: Geology (new series)* 41: 1-38.
- Gaudin, T.J. 2004. Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140(2): 255-305.

- Gaudin, T.J. y Wible, J.R. 2006. The phylogeny of living and extinct armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): a craniodental analysis. En: Carrano, M.T., Gaudin, T.J., Blob, R.W. y Wible, J.R. (Eds) *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds and Reptiles*, Pp. 153-198. University of Chicago Press, Chicago.
- Gaudin T.J. y McDonald H.G. 2008. Morphology-based investigations of the phylogenetic relationships among extant and fossil xenarthrans. En: Vizcaíno, S.F. y Loughry, W.J. (Eds) *The Biology of the Xenarthra*, Pp. 11-23. University Press of Florida.
- Gaudry, A. 1906. Fossiles de Patagonie, étude sur une portion du monde antarctique. *Annales de Paléontologie* II:101-143.
- Gaudry, A. 1908. Fossiles de Patagonie. De l'economie dans la nature. *Ann. Pal. (Paris)*, III: 1-20.
- Gelfo, J.N, Goin, F.J., Woodburne, M.O. y De Muizon, C. 2009a. Biochronological Relationships of the Earliest South American Paleogene Mammalian Faunas. *Palaeontology* 52(1): 251–269.
- Gelfo, J.N., Reguero, M.A., López, G.M., Carlini, A.A., Ciancio, M.R., Chornogubsky, L., Bond, M., Goin, F.J. y Tejedor, M. 2009b. Eocene Mammals and Continental strata from Patagonia and Antarctic Peninsula. *Museum of Northern Arizona Bulletin* 64: 567-592.
- Glass, B.P. 1985. History of Classification and Nomenclature in Xenarthra (Edentata). En: Montgomery, G.G. (Ed.) *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*, Pp. 1-3. Smithsonian Institution Press.
- Goloboff, P., Farris, J.S. y Nixon, K. 2003. TNT. Tree Analysis Using New Technology. Version 1.0. Program and documentation.
- Goloboff, P., Farris, J., & Nixon, K. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:774-786.
- Gonzalez, L.R. y Scillato-Yané, G.J. 2008. Una nueva especie de *Stegotherium* Ameghino (Xenarthra, Dasypodidae, Stegotheriini) del Mioceno de la provincia de Santa Cruz (Argentina). *Ameghiniana* 45(4): 641-648.
- Gorroño, R., Pascual, R. y Pombo, R. 1979. Hallazgo de mamíferos eógenos en el sur de Mendoza. Su implicancia en las dataciones de los "rodados

- lustrosos" y del primer episodio orogénico del Terciario en esa región. VII Congreso Geológico Argentino, Actas: 475-487.
- Gray, J.E. 1821. Catalogue of Carnivorous, Pachydermatous, and Edentate Mammalia in the British Museum. British Museum: London, 398 pp.
- Hallström, B.M., Kullberg, M., Nilsson, M.A. y Janke, A. 2007. Phylogenomic Data Analyses Provide Evidence that Xenarthra and Afrotheria Are Sister Groups. *Mol. Biol. Evol.* 24 (9): 2059-2068.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. y Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.
- Haq, B.U., Hardenbol, J. y Vail, P.R. 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science* 235: 1156-1167.
- Hayashida, A. y Danhara, T. 1985. Fission-track dating of the volcanic ash layers in continental deposits at Salla, Bolivia: reexaminations. *Kyoto University Overseas Research Reports of New World Monkeys*, 5: 39-42.
- Hazel, J.E. 1970. Binary coefficients and clustering in biostratigraphy. *Geol. Soc. Am. Bull.* 81: 3237-3252.
- Herbst, R. y Santa Cruz, J.N. 1985. Mapa litoestratigráfico de la provincia de Corrientes. *D'Orbignyana* 2: 1-69.
- Hill, R.V. 2005. Integrative morphological data sets for phylogenetic analysis of Amniota: the importance of integumentary characters and increased taxonomic sampling. *Systematic Biology* 54: 530-547.
- Hill, R.V. 2006. Comparative anatomy and histology of xenarthran osteoderms. *Journal of Morphology* 267: 1441-1460.
- Hitz, R., Reguero, M., Wyss, A.R. y Flynn, J.J. 2000. New interatheriines (Interatheriidae, Notoungulata) from the Paleogene of Central Chile and Southern Argentina. *Fieldiana: Geology, New Series*, 42: 1-26.
- Hoffstetter, R. 1954. Les Gravigrades cuirassés du Déséadien de Patagonie (note préliminaire). *Mammalia* 18:159-169.
- Hoffstetter, R. 1956. Contribution à l'étude des Orophodontoidea, Gravigrades cuirassés de la Patagonie. *Annales de Paléontologie* 42:27-64.
- Hoffstetter, R. 1958. Edentés Xénarthres; En: Piveteau, J. (Ed.) *Traité de Paléontologie* 6. Pp. 535-626. Masson et Compagnie, Paris.

- Hoffstetter, R. 1968. Un gisement de Mammifères déséadiens (Oligocene inférieur) en Bolivie. C. R. Acad. Sc., Paris, sér. D 267:1095-1097.
- Hoffstetter, R. 1969. Remarques sur la phylogénie et la classification des Edentés Xénarthres (Mammifères) actuels et fossiles. Bull. Mus. Nat. d'Hist. Nat. 41:91-103.
- Hoffstetter, R. 1982. Les Edentés Xénarthres, un groupe singulier de la faune néotropical (origine, affinités, radiation adaptative, migrations et extinctions). Proceedings of the First International Meeting on "Palaeontology, Essential of Historical Geology"; pp. 385–443.
- Hoffstetter, R., Martinez, C., Mattauer, M. y Tomasi, P. 1971. Lacayani, un Nouveau Gisement Bolivien de Mammifères Déséadiens (Oligocène Inférieur). Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences 273: 2215-2218.
- Holmes, W.W. y Simpson, G.G. 1931. Pleistocene Exploration And Fossil Edentates In Florida, Bulletin American Museum of Natural History LIX: 383-418.
- Hughes, C.P. 1973. Analysis of past faunal distributions. En: Tarling, D.H. y Runcorn, S.K. (Eds.) *Implications of Continental Drift to the Earth Sciences*, 1: 221-230. Academic Press, New York.
- Illiger, C. 1811. *Prodromus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriusque classis*, 301 pp., Berlin: C. Salfeld.
- Janis, C.M. 1993. Tertiary Mammal Evolution in the Context of Changing Climates. Vegetation, and Tectonic Events. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 467-500.
- Kay, R., MacFadden B.J., Madden R.H., Sandeman, H. y Anaya F. 1998. Revised of the Salla beds, Bolivia, and its bearing of the Deseadan South American Land Mammal "Age". *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18 (1): 189- 199.
- Kay, R.F., Madden, R.H., Vucetich, M.G., Carlini, A.A., Mazzoni, M.M., Re, G.H., Heizler, M., y Sandeman, H. 1999 . Revised Age of the Casamayoran South American Land Mammal "Age". Climatic and Biotic Implications". *Proceedings of the National Accademy of Sciences*, 96 (23): 13235-13240. USA.
- Kearney, M. 2002. Fragmentary taxa, missing data, and ambiguity: Mistaken assumptions and conclusions. *Syst. Biol.* 51:369-381.

- Kearney, M. y Clark, J.M. 2003. Problems due to missing data in phylogenetic analyses including fossils: a critical review. *J. Vertebr. Paleontol.* 23: 263-274.
- Kraglievich L. y Rivas S. 1951. *Orophodon* Amegh., representante de una nueva superfamilia Orophodontoidea del suborden Xenarthra. Comunicaciones del Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales, Ciencias Zoológicas, 2(2): 9-28.
- Krammarz, A. G., Vucetich, M. G., Carlini, A. A., Ciancio, M. R., Abello, M. A., Deschamps, C. M. y Gelfo, J. 2010. A new mammal fauna at the top of the sequence at Gran Barranca: its biochronological meaning. En: Madden R.H., Carlini A.A., Vucetich M.G., Kay R.F. (Eds) *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Pp. 264-276. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- 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. Jornadas Argentinas de Mastozoología. Resúmenes: 73.
- Krmpotic, C.M., Ciancio, M.R., Barbeito, C., Mario, R.C. and Carlini, A.A. 2009a. Osteoderm morphology in recent and fossil euphractine xenarthrans. *Acta Zoologica (Stockholm)* 90 (4): 339-351.
- Krmpotic, C.M., Carlini, A.A. y Scillato-Yané, G.J. 2009b. The species of *Eutatus* (Mammalia, Xenarthra): Assessment, morphology and climate. *Quaternary International* 210: 66-75.
- Landau, B., Vermeij, G., da Silva, C.M. 2007. Southern Caribbean Neogene palaeobiogeography revisited. New data from the Pliocene of Cubagua, Venezuela, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. doi:10.1016/j.palaeo.2007.10.019
- Legarreta, L. y Uliana, M.A. 1994. Asociaciones de fósiles y hiatos en el Supracretácico- Neógeno de Patagonia: una perspectiva estratigráfico-secuencial. *Ameghiniana* 31:257-281.

- Lesta, P.J., Ferello, R. y Chebli, G. 1980. Chubut Extraandino. En: Turner, J.C.M. (Ed.) *Segundo Simposio Geología Regional Argentina, Academia Nacional de Ciencias*. Córdoba, Argentina, II: 1307-1387.
- Loomis, F.B. 1914. The Deseado Formation of Patagonia. The Rumford Press, Concord, New Hampshire, 232 p.
- Lydekker, R. 1894. Contribution 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.
- MacFadden, B.J. 1985. Drifting Continents, Mammals, and Time Scales: Current Developments in South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 5(2): 169-174.
- MacFadden, B.J., Campbell, K.E., Cifelli, R.L., Siles, O., Johnson, M.N., Naeser, C.W. y Zeitler, P. 1985. Magnetic polarity stratigraphy and mammalian fauna of the Deseadan (Late Oligocene-Early Miocene) Salla beds of Northern Bolivia. *Journal of Geology* 93: 223-250.
- Madden, R.H., Guerrero, J., Kay, R.F., Flynn, J.J., Swisher, C.C. y Walton, A.H. 1997. The Laventan Stage and Age. En: Kay, R.F., Madden, R.H., Cifelli, R.L. y Flynn, J.J. (Eds). *Vertebrate paleontology in the neotropics: the Miocene fauna of La Venta, Colombia*. Pp: 355–381. Smithsonian Institution Press, Washington, DC,
- Madden, R.H., Carlini, A.A., Vucetich, M.G., Kay, R.F., Heizler, M., Vilas, F., Re, G.H., Kohn, M.J., Zucol, A. y Bellosi, E. 2003. Gran Barranca: The Most Complete South American Middle Cenozoic Sequence. Symposium on the Paleogene, preparing for modern life and climate. Abstracts: 38. Leuven, Bélgica.
- Madden, R.H., Kay, R.F. Vucetich, M.G. y Carlini, A.A. 2010. Gran Barranca, a twenty-three million year record of middle Cenozoic faunal evolution in Patagonia. En: Madden, R.H., Carlini, A.A., Vucetich, M.G., Kay, R.F. (Eds) *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Pp. 423-439. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Maddison, W.P. y Maddison, D.R. 2009. Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 2.6. <http://mesquiteproject.org>

- Marshall, L.G., 1981. Review of the Hathlyacyninae, an extinct subfamily of South American "dog-like" marsupials. *Fieldiana: Geology* NS 7:1-120.
- Marshall, L.G. 1982. Systematics of the extinct South American marsupial family Polydolopidae. *Fieldiana, Geol. (new ser.)* 12:1-109.
- Marshall, L.G y Pascual, R. 1978. Una escala temporal radiométrica de las edades mamíferos del Cenozoico medio y tardío sudamericano. *Obra del Centenario del Museo de La Plata* 5: 11-28.
- Marshall, L.G. y Sempere, T. 1991. The Eocene to Pleistocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. En: Suarez-Soruco, R. (Ed.) *Fósiles y Facies de Bolivia*. 1: 631–652. *Vertebrados, Revista Técnica de YPF* 12.
- Marshall, L.G., Pascual, R., Curtis, G.H. y Drake, R.E. 1977. South American Geochronology: Radiometric Time Scale for Middle to Late Tertiary Mammal-Bearing Horizons in Patagonia. *Science* 195(4284): 1325-1328.
- Marshall, L.G., Hoffstetter, R. y Pascual, R. 1983. Mammals and stratigraphy: Geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata Mém. Extr.* 1-93.
- Marshall, L.G., Cifelli, R.L., Drake, R.E. y Curtis, G.H. 1986. Vertebrate Paleontology, Geology, and Geochronology of the Tapera de Lopez and Scarritt Pocket, Chubut Province, Argentina. *Journal of Paleontology* 60(4): 920-951.
- Mazzoni, M.M. 1985. La formación Sarmiento y el vulcanismo paleógeno. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 40: 60-68.
- Mazzoni, M.M. 1994. Conos de cinder y facies volcánicas miocenas en la Meseta del Canquel (Scarritt Pocket), provincia de Chubut, Argentina. *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología* 1(1): 15-31.
- McDonald, H.G. 2003. Xenarthran skeletal anatomy: primitive or derived? (Mammalia, Xenarthra). *Senckenbergiana Biologica* 83:5–17.
- McDonald, H.G. y Naples V.L. 2007. Xenarthrans. En: Janis C., Gunnell G. y Uhen M. (Eds.) *Evolution of Tertiary Mammals of North America*, Vol. 2: Marine Mammals and Smaller Terrestrial Mammals, Pp. 147-160. Cambridge University Press.

- McKenna, M. C. 1975. Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. En: Lockett, W.P. y Szalay, F.S. (Eds.) *Phylogeny of the primates: a multidisciplinary approach*, Pp. 21-46. Plenum, New York.
- McKenna, M.C. y Bell, S.K. 1997. Clasificación de mamíferos por encima del nivel de especie. 631 pp. Columbia University Press, New York.
- McRae, L.E. 1990. Paleomagnético isócronos, inestabilidad, y uniformidad de sedimentación en Mioceno intermontano de Salla, cordillera oriental de los Andes, Bolivia. *Journal of Geology* 98: 479-500.
- Möller-Krull, M., Delsuc, F., Churakov, G., Marker, C., Superina, M., Brosius, J., Douzery, E.J., Schmitz, J. 2007. Retropuestos y sus regiones flanqueantes resuelven la historia evolutiva de mamíferos xenarthrosos (armadillos, anteaters, y sloths) *Mol. Biol. Evol.* 24:2573-2582
- Mones, A. 1986. Paleovertebrata Sudamericana. Catálogo Sistemático de los Vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I. Lista Preliminar y Bibliográfica. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 82: 1-625.
- Mones, A. y Ubilla, M. 1978. La Edad Deseadense (Oligoceno inferior) de la Formación Fray Bentos y su contenido paleontológico, con especial referencia a la presencia de *Proborhyaena cf. gigantea* Ameghino (Marsupialia: Borhyaenidae) en el Uruguay. Nota preliminar. *Comunicaciones Paleontológicas Museo de Historia Natural Montevideo* 1(7): 151-158.
- Morrone, J.J. 2002. Biogeográficas regiones bajo escrutinio y cladístico. *Journal of Biogeography* 29(2): 149-152.
- Morrone, J.J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Rev. Bras. Entomol.* 48(2):149-162.
- Morrone, J.J. 2006. Biogeográficas Áreas y Zonas de Transición de América Latina y las Islas del Caribe Basado en Panbiogeográficas y Cladísticas Análisis de la Entomofauna, *Annu. Rev. Entomol.* 51:467-494.
- 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 placentales mamíferos. *Nature* 409: 614-618

- Naeser, C.W., Mckee, E.H., Johnson, N.M. y MacFadden, B.J. 1987. Confirmation of a late Oligocene-early Miocene age of the Deseadan Salla Beds of Bolivia. *Journal of Geology*, 95:825-828
- Norell, M.A. y Wheeler, W.C. 2003. Missing entry replacement data analysis: a replacement approach to dealing with missing data in paleontological and total evidence data sets. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(2): 275-283
- Novacek, M.J. 1992. Mammalian phylogeny: shaking the tree. *Nature* 356: 121-125.
- Novacek, M.J. y Wyss, A.R. 1986a. Higher-level relationships of the Recent eutherian orders: morphological evidence. *Cladistics* 2:257-287.
- Novacek, M.J. y Wyss, A.R. 1986b. Origin and transformation of the mammalian stapes. En: Flanagan, K. y Lillegraven, J.L. (Eds.) *Vertebrates, phylogeny and philosophy*. Simpson, G.G. Mem.Vol., Univ. Wyoming Contr. Geol., special paper 3:35-53.
- Oliveira, E.V., Ribeiro, A.M. y Berqvist, L.P. 1997. A new Oligocene Cingulate (Mammalia: Xenarthra) from the Taubaté Basin, Brazil. *An Acad. Bras. Ci.* 69(4): 461-470.
- Olivera, E.V. y L. P. Berqvist. 1998. A new Paleocene armadillo (Mammalia, Dasypodoidea) from de Itaboraí Basin, Brazil. A. P. A. Publicación Especial nº 5. Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica: 35-40.
- Ortiz-Jaureguizar, E. 1986. Evolución de las comunidades de mamíferos sudamericanos: un estudio basado en técnicas de análisis multivariado. *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2: 191-208.
- Ortiz-Jaureguizar, E. 1996. Paleobiogeografía y paleoecología de los Mamíferos continentales de América del Sur durante el Cretácico tardío-Paleoceno: una revisión. *Estudios Geológicos* 52: 83-94.
- Ortiz-Jaureguizar, E. y Cladera, G. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66: 489-532.
- Ortmann, A.E. 1902. Patagonian Geology. *Science* 16(403): 472-474.

- Palma, M.A. y Clark, A.C. 1990. La Formación Deseado en en Cerro Ameghino, provincia de Santa Cruz. V Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Tucumán Actas: 169-175.
- Parera, A. 2002. Los Mamíferos de la Argentina y la región austral de Sudamérica. 1° ed., Buenos Aires. El Ateneo, 453 pp.
- Pascual, R. 2006. Evolution and Geography: The Biogeographic History of South American Land Mammals. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93(2): 209-230.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, O.E. 1971. Evolución de las comunidades de vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8: 372-412.
- Pascual R. y Odreman Rivas, O.E. 1973. Las unidades estratigráficas del Terciario portadoras de mamíferos. Su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastróficos. *Anales V Congreso Geológico Argentino*, 3:293-338.
- Pascual, R. y Ortiz-Jaureguizar, E. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23-60.
- Pascual, R. y Ortiz-Jaureguizar, E. 2007. The Gondwana and South American Episodes: Two major and unrelated moments in the history of the South American mammals. *Journal of Mammalian Evolution* 14: 75-137.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E., Gondar, E. y Tonni, E.P. 1965. Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. *Anales Comisión Investigaciones Científicas, Buenos Aires* 6: 165-193.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E., Gondar, E. y Tonni, E.P. 1966. Paleontografía Bonaerense. *Comisión de Investigaciones Científicas Provincia de Buenos Aires* 4:1-202.
- Pascual, R., Bondesio, P., Vucetich, M.G., Scillato-Yané, G.J., Bond, M. y Tonni, E.P. 1984. Vertebrados fósiles cenozoicos. Capítulo II-9. IX Congreso Geológico Argentino, San Carlos de Bariloche. *Relatorio*: 439-461.
- Pascual, R., Ortiz-Jaureguizar, E. y Prado, J.L. 1996. Land-mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. En: Arratia, G. (Ed.)

- Contributions of Southern South America to vertebrate paleontology.*  
Münchener Geowiss. Abh. 30(A): 265–319.
- Patterson, B. 1934. *Trachytherus*, a tyotherid from the Deseado beds of Patagonia. Geological Series of Field Museum of Natural History 6:121-139.
- Patterson, B. 1935. New *Argyrohippus* from the Deseado beds of Patagonia. Geological Series of Field Museum of Natural History 12:161-166.
- Patterson, B. 1940. The status of *Progaleopithecus* Ameghino. Geological Series of Field Museum of Natural History 8:21-25.
- Patterson, B. y Pascual, R. 1968a. The Fossil Mammal Fauna of South America. En: *Evolution, Mammals and Southern Continents*. State University of New York Press, Albany, pp. 247-309.
- Patterson, B. y Pascual, R. 1968b. New Echimyid rodents from the Oligocene of Patagonia, and a synopsis of the family. *Breviora, Mus. Comp. Zool.* 301: 1-14.
- Patterson, B. y Marshall, L.G. 1978. The Deseadan, early Oligocene, Marsupialia of South America. *Fieldiana, Geology* 4(1):37-100.
- 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.
- Paula Couto, C. d. 1979. Tratado de Paleomastozoología. Academia Brasileira de Ciências, Capítulo I: Generalidades sobre o esqueleto, pp. 3-54.
- Perea, D. 1993. Nuevos Dasypodidae fósiles de Uruguay. *Revista Chilena de Historia Natural.* 66: 149-154.
- Podestá, F. 1899. Un nuevo fósil: el *Ameghinotherium curuzucuatiense*. *Revista Escuela Positiva*, 5: 1-8.
- Pol, D. y Escapa, I.H. 2009. Unstable taxa in cladistic analysis: identification and the assessment of relevant characters. *Cladistics* 25:1–13
- Porpino K. De O., Fernicola J.C. y Bergqvist L.P. 2009. New Cingulate (Mammalia: Xenarthra), *Pachyarmatherium Brasiliense* Sp. Nov., From The Late Pleistocene Of Northeastern Brazil. *J. Vert. Paleont.* 29(3):881–893
- Prothero, D.R. 1994. The Late Eocene-Oligocene Extinctions. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 22: 145-65.

- Rauhut, O.W.M., Martin, T., Ortiz-Jaureguizar, E. y Puerta, P. 2002. A Jurassic mammal from South America. *Nature* 416: 165-168.
- Ré, G.H., Bellosi E.S., Heizler M., Vilas J.F., Madden R.H., Carlini A.A., Kay R.F. y Vucetich, M.G. 2010a. A geochronology for the Sarmiento Formation at Gran Barranca. En: Madden R.H., Carlini A.A., Vucetich M.G., Kay R.F. (Eds) *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Pp. 46-59. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Ré, G.H., Geuna, S.E. y Vilas, J.F. 2010b. Paleomagnetism and magnetostratigraphy of the Sarmiento Formation (Eocene-Miocene) at Gran Barranca, Chubut, Argentina. En: Madden R.H., Carlini A.A., Vucetich M.G., Kay R.F. (Eds) *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Pp. 32-45. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Redford, K.H. y Eisenberg, J.F. 1992. Mammals of the Neotropics: The Southern Cone. Chile, Argentina, Uruguay, and Paraguay, Volumen 2. University of Chicago Press, Chicago.
- Reguero, M.A. y Escribano, V. 1996. *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino, 1889 (Notoungulata, Mesotheriidae) de la edad Deseadense (Oligoceno superior-Mioceno inferior) de Argentina y Bolivia. *Naturalia Patagónica, Ciencias de la Tierra* 4: 43-71.
- Reguero M.A. y Castro P.V. 2004. Un nuevo Trachytheriinae (Mammalia, †Notoungulata) del Deseadense (Oligoceno tardío) de Patagonia, Argentina: implicancias en la filogenia, biogeografía y bioestratigrafía de los Mesotheriidae. *Revista Geológica de Chile* 31(1): 45-64.
- Reguero, M.A. y Cerdeño, E. 2005. New Late Oligocene Hegetotheriidae (Mammalia, Notoungulata) From Salla, Bolivia, *Journal of Vertebrate Paleontology* 25(3): 674–684.
- Reguero, M., Croft, D.A., Flynn, J.J. y Wyss, A.R. 2003a. Small Archaeohyracids (Tpyotheria, Notoungulata) from Chubut Province, Argentina, and Central Chile: Implications for Trans-Andean Temporal Correlation. *Fieldiana: Geology, New Series*, 48: 1-17.

- Reguero, M.A., Ubilla, M. y Perea, D. 2003b. A New Species Of Eopachyrucos (Mammalia, Notoungulata, Interatheriidae) From The Late Oligocene Of Uruguay, *Journal of Vertebrate Paleontology* 23(2): 445–457.
- Romero, E.J. 1986. Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 73: 449-461.
- Roselli, L.F. 1976. Contribución al estudio de la Geo Paleontología, Departamentos de Colonia y Soriano (República Oriental del Uruguay). 173 Pp. Imprenta Cooperativa, Montevideo (Uruguay).
- Roth, S. 1903. Noticias preliminares sobre nuevos Mamíferos fósiles del Cretáceo superior y Terciario inferior de la Patagonia. *Rev. Mus. La Plata* XI: 133-156.
- Roth, S. 1908. Beitrag zur Gliederung der Sedimentablagerungen in Patagonien und der Pampas region. *Neu. Jahrb. Min. Geol. Pal., Beil.-Bd.* XXVI: 92-150.
- Salamy, K.A y Zachos, J.C. 1999. Latest Eocene-Early Oligocene climate change and Southern Ocean fertility: inferences from sediment accumulation and stable isotope data / *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 145: 61–77.
- Savage, D.E. 1962. Cenozoic geochronology of the fossil mammals of the western hemisphere. *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia," Zoologia* 8:53-67.
- Scarano, A.C., Reguero, M. y Carlini, C.C. 2004. Evolución de la hipsodoncia en los Interatheriidae de Gran Barranca, una evaluación antes y después de la transición Eoceno-Oligoceno. *Ameghiniana* 41(4) Suplemento: 24R.
- 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.
- Scillato-Yané, G.J. 1975. Nuevo género de Dasypodidae (Edentata, Xenarthra) del Plioceno de Catamarca (Argentina). Algunas consideraciones filogenéticas y zoogeográficas sobre los Euphractini. *Actas I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2: 449-461. San Miguel de Tucumán.

- Scillato-Yané, G.J. 1976. Sobre un Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) de Edad Riochiquense (Paleoceno superior) de Itaboraí (Brasil). *Anais Academia Brasileira do Ciencias* 48: 527-530.
- Scillato-Yané, G.J. 1977. Sur quelques Glyptodontidae nouveaux (Mammalia, Edentata) du Déséadien (Oligocène inférieur) de Patagonie (Argentine). *Bull. du Mus. Nat. D'Hist. Nat, Sciences de la Terre* 64 (3<sup>o</sup> série, n<sup>o</sup> 487): 249–262.
- Scillato-Yané, G.J. 1980. Catálogo de los Dasypódidae fósiles ( Mammalia, Edentata) de la República Argentina. *Actas II Congreso Argentino De Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano De Paleontología, III*: 7-36.
- Scillato-Yané, G.J. 1982. Los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno y Pleistoceno de Argentina. Tesis Doctoral (inédita), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP.
- Scillato-Yané, G.J. 1986. Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2: 151-155.
- Scillato-Yané, G.J. 1988. Algunos Cingulata (Mammalia, Edentata) del Oligoceno de Quebrada Fiera (Mendoza, Argentina). *V Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. Resúmenes*: 6.
- Scillato-Yané, G.J. y Carlini, A.A. 1983. Nuevos Dasypodidae (Mammalia, Edentata) de Edad Deseadense (Oligoceno temprano) de Patagonia (Argentina). *X Circular Informativa de la Asoc. Paleont. Argentina*: 8.
- Scott, W.B. 1903-5. Mammalia of the Santa Cruz Beds. Volume V, Paleontology. Part I, Edentata. En: Scott, W.B. (Ed.) *Reports of the Princeton Expedition to Patagonia 1896-1899*, pp. 1-364. Stuttgart: Princeton University, E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Nägele).
- Schmachtenberg, W.F. 2008. Resolution and limitations of faunal similarity indices of biogeographic data for testing predicted paleogeographic reconstructions and estimating intercontinental distances: A test case of modern and Cretaceous bivalves. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 265: 255–261.

- Sempere, T., Herail, G., Oller, J., y Bonhomme, G. 1990. Late Oligocene-early Miocene major tectonic crisis and related basins in Bolivia. *Geology* 18: 946-949.
- Sempere, T., Marshall, L.G., Rivano, S. y Godoy, E. 1994. Late Oligocene-early Miocene compressional tectosedimentary episode and associated land-mammal faunas in the Andes of central Chile and adjacent Argentina (32-37°S). *Tectonophysics* 229:251-264.
- Simpson, G.G. 1931. *Metacheiromys* and the Edentata, *Bulltin American Museum of Natural History* LIX: 297-381.
- Simpson, G.G. 1932a. Enamel on the Teeth of an Eocene Edentate, *American Museum Novitates* 567:1-4.
- Simpson, G.G. 1932b. New Or Little-Known Ungulates From The *Pyrotherium* And *Colpodon* Beds Of Patagonia, *American Museum Novitates* 576: 1-14.
- Simpson, G.G. 1932c. The Supposed Association of Dinosaurs with Mammals of Tertiary Type in Patagonia, *American Museum Novitates* 566:1-22.
- Simpson, G.G. 1934. The Scarritt Expeditions of the American Museum of Natural History, 1930-34, *Science, New Series* 80(2070): 207-208.
- Simpson, G.G. 1940. Review of the Mammal-Bearing Tertiary of South America, *Proceedings of the American Philosophical Society* 83(5): 649-709.
- Simpson, G.G. 1945. The Principles of Classification and a Classification of Mammals, *Bolletin of the American Museum of Natural History* 85: 1-335.
- Simpson, G.G. 1960. Notes on the measurement of faunal resemblance. *American Journal of Science* 258A: 300–311.
- Simpson, G.G. 1972. New or little-known ungulates from the *Pyrotherium* and *Colpodon* beds of Patagonia, *American Museum Novitates* 576: 1-14.
- Simpson, G.G. 1948. The beginning of the age of mammals in South America. *Bull. Am. Mus. of Nat. Hist.* 91(1): 1- 232.
- Simpson, G.G. 1967. The Ameghino's Localities for Early Cenozoic Mammals in Patagonia. *Bull. Mus. of Comp. Zool.* 136(4): 63-76. Cambridge, Massachusetts.
- Simpson, G.G. 1984. *Discoverers of the lost world.* 222 pp. Yale Univ. Press, New Haven and London.

- Soibelzon, E., Zurita, A.E. y Carlini, A.A. 2006. *Glyptodon munizi* Ameghino (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae): redescipción y anatomía. *Ameghiniana* 43 (2): 377-384.
- Spalleti L.A. y Mazzoni, M.M. 1979. Sedimentología del Grupo Sarmiento en un perfil ubicado al sudeste del Lago Colhue Huapi. Provincia de Chubut. Obra del centenario del Museo de La Plata. Tomo IV: 261-283.
- Springer, M.S. y Murphy, W.J., 2007. Mammalian evolution and biomedicine: new views from phylogeny. *Biol. Rev.* 82: 375–392.
- Springer, M.S., Murphy, W.J., Eizirik, E. y O'Brien, S.J. 2003. Placental mammal diversification and the Cretaceous–Tertiary boundary. *PNAS* 100(3): 1056-1061.
- Stehlin, H.G. 1909. Remarques sur les faunules de mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bull. Soc. Géol. France* 9: 488-520.
- Stock, C.C. 1925. Cenozoic gravigrade edentates of western North America, with special reference to the Pleistocene Megalonychinae and Mylodontidae of Rancho la Brea. *Carn. Inst Wash. Publ.* 331:1-206
- Szalay, F.S. y Schrenk, F. 1998. The Middle Eocene Eurotamandua and Darwinian Phylogenetic Analysis of "Edentates". *Kaupia* 7: 97-186.
- Tejedor, M.F., Goin, F.J., Gelfo, J.N., López, G., Bond, M., Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J., Woodburne, M.O., Chornogubsky, L., Aragón, E., Reguero, M., Czaplewski, N., Vincon, S., Martín G. y Ciancio M. 2009. New Early Eocene Mammalian Fauna From Western Patagonia, Argentina. *Am. Mus. Novit.* 3638: 1-43.
- Tofalo, O.R. 1987. Petrología y diagenésis de secuencias terciarias de la Mesopotamia Centroriental. *Boletín Sedimentológico* 3(1-2): 1-14. Tucumán.
- Tournoüer, A. 1903. Note sur la Géologie et la Paléontologie de la Patagonie. *Bulletin de la Société Géologique de France.* 4 ser, vol III: 463-473.
- Uliana, M.A. y Biddle, K.T. 1988. Mesozoic-Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of southern South America. *Revista Brasileira de Geociencias* 18: 172–190.

- Vickaryous, M.K. y Hall, B.K. 2006. Osteoderm Morphology and Development in the Nine-Banded Armadillo, *Dasyus novemcinctus* (Mammalia, Xenarthra, Cingulata), *Journal Of Morphology* 267: 1273–1283.
- Vizcaíno, S.F. 1994. Sistemática y anatomía de los Astegotheriini Ameghino, 1906 (nuevo rango) (Xenarthra, Dasypodidae, Dasypodinae). *Ameghiniana* 31(1): 3-13.
- Vizcaíno S.F. y Scillato-Yané, G.J. 1995. An Eocene tardigrade (Mammalia, Xenarthra) from Seymour Island, West Antarctica. *Antarctic Science* 7: 407-408.
- Vucetich, M.G. y Verzi, D.H. 1991. Un nuevo Echimydae (Rodentia, Histicognathi) de la Edad Colhuehuapense de Patagonia y consideraciones sobre la sistemática de la familia. *Ameghiniana* 28(1-2): 67-74.
- Vucetich, M.G. y Ribeiro, A.M. 2003. A new and Primitive Rodent from The Tremembé Formation (Late Oligocene) of Brazil, with Comments on the Morphology of the Lower Premolars of Caviomorph Rodents. *Revista Brasileira de Paleontologia* 5: 73-82.
- 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.
- Wetzel, R.M. 1985. Taxonomy and distribution of armadillos, Dasypodidae. En: Montgomery, G.G. (Ed.) *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*. Pp 23-46. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Wible J.W., Rougier G.W., Novacek M.J. y Asher R.J. 2007. Cretaceous Eutherians and Laurasian Origin for Placental Mammals near K/T Boundary. *Nature* 447:1003-1006.
- Wiens, J.J. 2003a. Missing Data, Incomplete Taxa, and Phylogenetic Accuracy. *Syst. Biol.* 52(4): 528-538.
- Wiens, J.J. 2003b. Incomplete taxa, incomplete characters, and phylogenetic accuracy: Is there a missing data problem? *J. Vertebr. Paleontol.* 23: 297-310.
- Wilkinson, M. 2003. Missing entries and multiple trees: instability, relationships, and support in parsimony analysis. *J. Vertebr. Paleontol.* 23: 311-323.

- Winge, H. 1923. Pattedyr-Slaegter. I. Monotremata, Marsupialia, Insectivora, Chiroptera, Edentata. Hagarup, Copenhagen. 360 pp.
- Wolfe J.A. 1978. A paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the Northern Hemisphere. *American Scientist* 66: 694-703
- Wood, A.E. 1949. A New Oligocene Rodent Genus From Patagonia. *American Museum Novitates* 1435: 1-54.
- Wood, A.E. y Patterson, B. 1959. Rodents of the Deseadan Oligocene of Patagonia and the beginnings of South American rodent evolution. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 120: 281-428.
- Wood, H.E., Chaney, R.W., Clark, J., Colbert, E.H., Jepsen, G.L., Reeside, J.B. y Stock, C. 1941. Nomenclature and correlation of the North American continental Tertiary. *Bulletin of the Geological Society of America* 52: 1-48.
- Wyss, A.R., Flynn, J.J., Norell, M.A., Swisher, C.C., Novacek, M.J., McKenna, M.C. y Charrier, R., 1994. Paleogene mammals from the Andes of Central Chile: A preliminary taxonomic, biostratigraphic, and geochronologic assessment. *Am. Mus. Novitates* 3098:1-31.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. y Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to Present. *Science* 292: 686–693.
- Zinsmeister, W.J. 1981. Middle to Late Eocene invertebrate fauna from the San Julian Formation at Punta Casamayor, Santa Cruz Provinces southern Argentina. *Journal of Paleontology* 55:1083-1102.