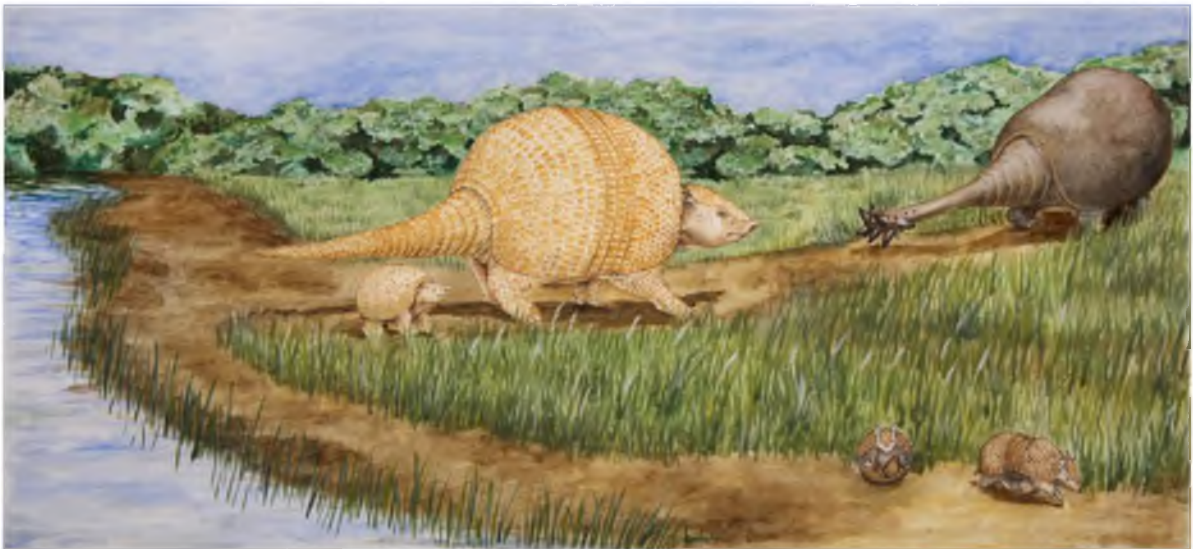


**Facultad de Ciencias Naturales y Museo
Universidad Nacional de La Plata**

**Análisis morfológico y afinidades de los
Pamphathiidae (Mammalia, Xenarthra)**



Lic. Flávio Góis Lima

Director: Dr. Gustavo J. Scillato-Yané

Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales

La Plata, 2013

Dedico esta Tesis a A. Gordon Edmund por su valiosa contribución a

la familia Pamphathiidae.

Agradecimientos

El orden de aparición no será riguroso, me resultaría imposible encontrarle valor a la ayuda.

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

A mis padres, Joana Angélica Góis Lima y Raimundo Corrêia Lima (*in memoriam*), y a mis hermanos por apoyarme siempre. Todo lo que soy hoy como persona se lo debo a ellos.

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

A Rosendo Pascual (*in memoriam*), que numerosas veces me ayudó cuando comencé mis estudios en Argentina.

A Alberto Cione, quien amablemente redactó la carta de recomendación que me abrió las puertas a mis becas de estudio.

A Diego Brandoni, por su amistad, y por su colaboración para poder realizar el capítulo de Filogenia y muchas sugerencias en el desarrollo de esta Tesis.

A Mario Alberto Cozzuol, que fue mi director de la beca de grado (en Brasil), codirector de la Beca Latinoamericana tipo I y beca interna del tipo II; en la cual le debo infinitamente todo lo que he logrado en mi formación de biólogo y paleontólogo.

A Eduardo P. Tonni, quien ha saciado mis dudas incontables veces, con la destreza propia del que tiene claridad de conceptos, y por haberme facilitado bibliografía en muchísimas ocasiones.

A Alfredo A. Carlini, por facilitarme el acceso a su laboratorio, explicaciones anatómicas y consultas en general del grupo de estudio.

A Sergio Vizcaíno y Susana Bargo, por tantas veces que los consulté y obtuve valiosas respuestas, y por haberme facilitado la bibliografía eventualmente solicitada.

A distintos especialistas de Cingulata y amigos: Martín Ciancio (dasipódidos del Paleógeno), Martín Zamorano (Panochthini), Laureano González (dasipódidos, peltefilidos y gliptodóntidos de Santa Cruz) y Cecilia Krmpotic (Eutatini), por permanentes charlas acerca de nuestros temas de estudio y por haberme facilitado imágenes y bibliografía.

A Miguel M. Manceñido, por ayudarme en algunos aspectos nomenclaturales.

A todo el personal del Departamento Científico) de Paleontología de Vertebrados, por numerosas consultas: Guillermo López, Javier Gelfo, Paula Bona, Carolina Acosta Hospitaleche, Leopoldo Soibelzon, Guiomar Vucetich, Cecilia Deschamps, Zulma Gasparini, Marta Fernández y Marcelo Reguero.

A Laura Zampatti (“Laurita”) por ser tan amable y atenta en la búsqueda de bibliografía que enriqueció este trabajo.

A mis compañeros de trabajo y amigos por haberme ayudado en la realización de este trabajo: Laureno González, Martín Zamorano, Martín Ciancio, Analía Francia, Cecilia Krmpotic, Fernando Galliari, Santiago Rodríguez-Bualó y Mariela Castro.

A mis grandes amigos del Doctorado Noelia Nuñez Otaño y Raul Vezzosi, por los inolvidables momentos. Agradezco en especial a Noelia (Ricky) una gran amiga.

A Brenda Ferrero y Raúl Vezzosi, por sus interesantes comentarios de la geología de la Provincia de Santa Fe. Agradezco enormemente a Raul Vezzosi (Chochi) por el envío de lindos materiales de Santa Fe.

A los integrantes del jurado, Alfredo E. Zurita, Eduardo P. Tonni y Daniel Perea, quienes con sus sugerencias y correcciones enriquecieron considerablemente esta Tesis.

A Miguel Elizalde García por las interesantes charlas sobre los pampatéricos de Norte América.

A los encargados de las diferentes colecciones visitadas de Argentina y Brasil. De Argentina, especialmente a Marcelo Reguero y Lucas Pomi de la División de Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, y también quiero agradecer a Diego Verzi y a Itatí Olivares por la consulta y préstamo de materiales depositados en la Sección de Mastozoología del dicho museo. Alejandro Kramarz y Juan Fernicola del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. En Brasil, debo agradecer inmensamente al Cástor Cartelle Guerra por sus valiosos comentarios al respecto de los Pampatheriidae y al Luciano Vilaboim por el auxilio en los materiales del Museu de Ciências Naturais da PUC.

A mis grandes amigos de Brasil: Wésliá Rolim, Ivonete Gomes, Semirian Amoêdo, Daniele Silva, Deniele Mendonça, Manuel Paixão, Manuel Santos, Priscilla Menezes, Túlio Araújo, Cinthia Cabral, Cibele Cabral, Elizete Holanda, Alice Sperandio, y de Argentina: Lucas Violini, Victoria Ríos, Matías Rojas, Ramiro Pugh, Francisco Landini, Lucio Landini y Francisco Velay, que colaboraron más de lo que se imaginan en mis momentos de ausencia y angustia. Menciono solo a ellos sino, por

suerte, la lista sería muy extensa, pero quiero que todos los amigos y amigas que no nombré también sepan que tengo mucho que agradecerles.

Manuel Sosa, por las lindas ilustraciones que cuenta esta Tesis Doctoral.

A Néstor, por su habilidad en la fotocopidora con las que cuenta y a las bibliotecarias del Museo de La Plata.

Al CONICET por las becas (Latinoamericana y Tipo II) que me permitieron realizar esta Tesis Doctoral.

Y ruego a las personas que de alguna forma hayan colaborado y olvidé nombrar sepan que les agradezco mucho.

ÍNDICE

RESUMEN	I
ABSTRACT	IV
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Superorden Xenarthra: sistemática, registro fósil e historia evolutiva.....	1
1.2. Los Xenarthra Cingulata: Dasypodidae, Petelphilidae, Pamphathiidae, Paleopeltidae y Glyptodontidae	3
1.2.1. Distribución cronológica de los Cingulata.....	4
1.3. Los Pamphathiidae: historia nomenclatural y taxonómica.....	7
1.3.1. Especies plio-pleistocenas.....	7
1.3.2. Especies del Neógeno	10
1.4. Estado actual del estudio de los Pamphathiidae: estudios filogenéticos previos.....	13
1.4.1. Árboles filogenéticos	11
1.4.2. Análisis filogenéticos	21
1.5. Esquema sistemático general de los Pamphathiidae en el momento de iniciar esta Tesis (2008)	23
1.6. Objetivos de esta Tesis Doctoral.....	24
2. MATERIALES Y MÉTODOS	26
2.1. Abreviaturas y terminología	26
2.2. Regiones de la coraza y nomenclatura de los osteodermos	28
2.2.1. Regiones de la coraza de los Dasypodidae y Pamphathiidae.....	28
2.2.2. Nomenclatura de los osteodermos de los Pamphathiidae	30
2.3. Descripción de las medidas	33
2.3.1. Coraza dorsal.....	33
2.3.2. Estuche caudal	33
2.3.3. Osteodermos de distintas regiones de la coraza dorsal	34
2.4. Craneanas.....	35

2.4.1. Vista dorsal	35
2.4.1. Vista ventral	35
2.4.2. Mandíbula	36
2.5. Postcráneo	38
2.5.1. Húmero	38
2.5.2. Radio	39
2.5.3. Ulna	39
2.5.4. Fémur	39
2.5.5. Calcáneo	40
2.5.6. Astrágalo	41
2.6. Análisis Filogenético	42
3. REVISIÓN SISTEMÁTICA	44
3.1. Sistemática Paleontológica	44
3.1.1. Gen. nov. A Góis, González Ruiz, Ciancio & Scillato-Yané (en preparación) ..	45
3.1.2. Gen. nov., sp. nov. A Góis, González Ruiz, Ciancio & Scillato-Yané (en preparación)	47
3.1.3. <i>Scirrotherium</i> Edmund & Theodor, 1997	48
3.1.4. <i>S. hondaense</i> Edmund & Theodor, 1997	50
3.1.5. <i>S. carinatum</i> Góis, Scillato-Yané, Carlini & Guilherme (en prensa)	51
3.1.6. <i>Kraglievichia</i> Castellanos, 1927	53
3.1.7. <i>K. paranensis</i> (Ameghino, 1883)	55
3.1.8. <i>Vassallia</i> Castellanos 1927	57
3.1.9. <i>V. minuta</i> (Moreno & Mercerat, 1891)	58
3.2. <i>Plaina</i> Castellanos, 1937	61
3.2.1. <i>Pl. intermedia</i> (Ameghino, 1888)	62
3.2.2. <i>Pl. subintermedia</i> (Rovereto, 1914)	67
3.2.3. <i>Pl. brocherense</i> Castellanos, 1956	68
3.2.4. Gen. nov. B Góis, Scillato-Yané, Ciancio, González Ruiz & Soibelzon (en preparación)	70
3.2.5. Gen. nov., sp. nov. B Góis, Scillato-Yané, Ciancio, González Ruiz & Soibelzon (en preparación)	71
3.2.6. <i>Pampatherium</i> Gervais & Ameghino, 1880	72

3.2.7. <i>P. humboldtii</i> (Lund, 1839)	76
3.2.8. <i>P. typum</i> Gervais & Ameghino, 1880	80
3.2.9. <i>P. mexicanum</i> Edmund, 1996	83
3.3. <i>Holmesina</i> Simpson, 1930	84
3.3.1. <i>H. septentrionalis</i> (Leidy, 1889)	87
3.3.2. <i>H. floridana</i> (Robertson, 1976)	90
3.3.3. <i>H. major</i> (Lund, 1842)	94
3.3.4. <i>H. occidentalis</i> (Hoffstetter, 1952)	96
3.3.5. <i>H. paulacoutoi</i> (Cartelle & Bohórquez, 1985)	99
3.3.6. <i>H. rondoniensis</i> Góis, Scillato-Yané, Carlini & Ubilla, 2012	103
3.4. Taxones que alguna vez fueron considerados Pamphateriidae y que no lo son en esta Tesis	105
3.4.1. <i>Machlydotherium</i> Ameghino, 1902	105
3.4.2. <i>Chlamydotherium? extremum</i> Ameghino, 1886	108
3.4.3. <i>Chlamydotherium? australe</i> Ameghino, 1887	109
3.4.4. <i>Pamphaterium? pygmaeum</i> Ameghino, 1891	111
4. DESCRIPCIÓN MORFOLÓGICA DE LOS PAMPATHERIIDAE	113
4.1. Aspectos de la coraza: escudete cefálico, escudos (escapular y pélvico) y estuche caudal	113
4.2. Morfología de los osteodermos	115
4.3. Morfología craneana y mandibular	121
4.3.1. Cráneo	121
4.3.2. Mandíbula	137
4.4. Postcráneo	142
5. FILOGENIA	147
5.1. Estudios sistemáticos y filogenéticos previos en los cuales se incluyen a los Pamphateriidae	147
5.2. Análisis filogenético	152
5.3. Descripción, codificación e ilustración de los caracteres empleados en el análisis filogenético	153
5.4. Procedimiento	201
5.4.1. Resultados	202

5.4.3. Descripción de los nodos	203
5.5. Discusión.....	210
6. CONCLUSIONES	218
7. BIBLIOGRAFÍA.....	222
8. MATRIZ Y TABLAS	246
9. LÁMINAS.....	264

RESUMEN

Los Pampatheriidae son una de las familias de mamíferos xenartros nativos de América del Sur. Estos cingulados tuvieron tallas medianas a grandes; los taxones terminales llegaron a pesar más de 250 kg (VIZCAÍNO *et al.*, 1998), cinco veces más que el mayor armadillo actual, *Priodontes maximus*. Se registran desde el Mustersense (Eoceno tardío) hasta el Holoceno temprano en América del Sur; en América Central solo están representados en el Pleistoceno tardío y en América del Norte desde el Plioceno tardío hasta el Holoceno temprano. Al igual que los gliptodóntidos, son esencialmente herbívoros (WINGE, 1915; VIZCAÍNO *et al.*, 1998). El objetivo de la presente Tesis Doctoral es realizar un estudio sistemático, anatómico y filogenético de los Pampatheriidae, evaluando sus afinidades con otros Cingulata.

Tradicionalmente se reconocen seis géneros de Pampatheriidae (*sensu* SCILLATO-YANÉ, 1980, 1982; EDMUND, 1996; EDMUND & THEODOR, 1997; SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005; GÓIS *et al.*, 2012b), considerados válidos por el autor de esta Tesis: *Scirrotherium*, *Kraglievichia*, *Vassallia*, *Plaina*, *Pampatherium* y *Holmesina*. Asimismo, se agregan dos nuevos géneros: Gen. nov. A y Gen. nov. B.

Previamente a esta contribución, se reconocían 15 especies, de las cuales 14 resultan válidas. Estas son: 1) *Scirrotherium hondaense* Edmund, 1997; 2) *Kraglievichia paranensis* (Ameghino, 1883); 3) *Vassallia minuta* (Moreno & Mercerat, 1891) 4) *Plaina intermedia* (Ameghino, 1888); 5) *Pl. subintermedia* (Rovereto, 1914); 6) *Pl. brocherense* Castellanos, 1956; 7) *Pampatherium humboldtii* (Lund, 1839); 8) *P. typum* Gervais & Ameghino, 1880; 9) *P. mexicanum* Edmund, 1996; 10) *Holmesina major* (Lund, 1842); 11) *H. septentrionalis* (Leidy, 1889); 12) *H. occidentalis* (Hoffstetter, 1952); 13) *H. floridana* (Robertson, 1976); y 14) *H. paulacoutoi* (Cartelle & Bohórquez, 1985).

En esta Tesis no se considera válida la especie *V. maxima* Castellanos, 1946, que pasa ser un sinónimo junior de *Pl. intermedia*. Además, en el curso del trabajo de Tesis, se reconocieron cuatro nuevas especies (una de las cuales ya fue publicada), a saber: 1) *S. carinatum* Góis, Scillato-Yané, Carlini & Guilherme (GÓIS *et al.*, en prensa); 2) *H. rondoniensis* Góis, Scillato-Yané, Carlini & Ubilla (GÓIS *et al.*, 2012b); 3) Gen. nov., sp. nov. A Góis, González Ruiz, Ciancio & Scillato-Yané (en desarrollo); y 4) Gen. nov., sp. nov. B Góis, Scillato-Yané, Ciancio, González Ruiz & Soibelzon (en

desarrollo). Cabe resaltar que de las cuatro especies nuevas mencionadas anteriormente, dos corresponden a géneros nuevos. De ellos, el Gen. nov., sp. nov. A es hasta el momento el taxón más antiguo conocido para la familia; previamente, los registros más antiguos eran los del Mioceno medio de La Venta, Colombia. El Gen. nov., sp. nov. B es el tercer género que se reconoce para el Pleistoceno de Argentina. Estos dos nuevos géneros y especies, así como las otras dos especies nuevas, incrementan la diversidad de los Pamphathiidae de América del Sur. Probablemente, Argentina fue uno de los centros de diversificación para el citado grupo.

Otro resultado obtenido en esta Tesis Doctoral fue la identificación de tres nuevos registros para la Argentina de especies ya conocidas en otros ámbitos, a saber: *P. humboldtii*, para la provincia de Buenos Aires, y *H. majus* y *H. occidentalis* para la provincia de Santa Fe.

Dado que la gran mayoría de las especies estaban pobremente descritas, se procedió a un nuevo tratamiento de ellas: nuevas diagnósticos, descripciones e ilustraciones. Como consecuencia, se mejoró notablemente la caracterización morfológica de los géneros y especies que se reconocieron como válidos. Esta situación lleva a cuestionar la validez de algunas especies nominales presentes en la bibliografía. Con los estudios que se están llevando a cabo se ha logrado avanzar en el conocimiento de la anatomía de este grupo. De tal manera, se corrigen, completan y renuevan las descripciones para estos taxones, estudiando la totalidad accesible de los caracteres anatómicos: coraza con sus osteodermos, cráneo, dentición y postcráneo. En síntesis, se ha logrado un conocimiento actualizado de la nomenclatura, anatomía y sistemática de las especies de Pamphathiidae.

Uno de los resultados más importantes de esta Tesis, fue el desarrollo de una nueva nomenclatura estándar de los osteodermos para la familia. En tal sentido, los nombres de las estructuras empleados antiguamente resultaban erróneos y confusos desde una perspectiva conceptual.

El análisis filogenético realizado evidencia que los Pamphathiidae son un grupo monofilético y están relacionados con los Glyptodontidae, conformando el clado Glyptodontoidea. Además, se confirma la monofilia de Dasypodidae, siendo *Peltephilus* el grupo hermano de Dasypodidae, ubicándose *Peltephilus* y Dasypodidae en un clado mayor, los Dasypodoidea. En este análisis se obtiene como otro resultado interesante la exclusión de *Proeutatus* y *Eutatus* como el grupo hermano de los Glyptodontoidea.

La familia Pampatheriidae queda definida por siete sinapomorfías, de las cuales cinco son exclusivas. *Vassallia*, *Plaina* y *Pampatherium* comparten una única sinapomorfía: la elevación central longitudinal de los osteodermos es aplanada. En esta Tesis, se confirman algunas propuestas previas, *i.e.* la relación *Vassallia–Pampatherium* (SCILLATO-YANÉ, 1980; SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005), pero con una nueva interpretación: *Vassallia* es el grupo hermano del clado *Plaina–Pampatherium*. El clado *Pampatherium* se encuentra bien soportado, dado que cuenta con seis sinapomorfías. El clado *Kraglievichia–Holmesina* (excepto *H. floridamus*) se sostiene a base de tres sinapomorfías. La ubicación de *H. floridamus* en este clado determina que el género *Holmesina* sea polifilético.

ABSTRACT

The Pamphathiidae are one of the families of Xenarthra, native mammals of South America. These cingulates attained median to large sizes; the terminal taxa reached more than 250 kg (VIZCAÍNO *et al.*, 1998), five times larger than the biggest living armadillo, *Priodontes maximus*. They are recorded from the Mustersense (late Eocene) to the early Holocene in South America; in Central America they are restricted to the late Pleistocene, whereas in North America they are registered from the late Pliocene to the early Holocene. As the glyptodonts, they were essentially herbivores (WINGE, 1915; VIZCAÍNO *et al.*, 1998). The objective of this Doctoral Thesis is to accomplish a systematic, anatomic, and phylogenetic study of the Pamphathiidae, evaluating its affinities to other Cingulata.

Traditionally six genus of Pamphathiidae are recognized (*sensu* SCILLATO-YANÉ, 1980, 1982, EDMUND, 1996, EDMUND & THEODOR, 1997; SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005; GÓIS *et al.*, 2012b), also considered as valid by the author of this Thesis: *Scirrotherium*, *Kraglievichia*, *Vassallia*, *Plaina*, *Pamphatherium* y *Holmesina*. Additionally, two new genera are added: Gen. nov. A and Gen. nov. B.

Previously to this contribution 15 species were recognized, and 14 are accepted as valid. These are: 1) *Scirrotherium hondaense* Edmund, 1997; 2) *Kraglievichia paranensis* (Ameghino, 1883); 3) *Vassallia minuta* (Moreno & Mercerat, 1891) 4) *Plaina intermedia* (Ameghino, 1888); 5) *Pl. subintermedia* (Rovereto, 1914); 6) *Pl. brocherense* Castellanos, 1956; 7) *Pamphatherium humboldtii* (Lund, 1839); 8) *P. typum* Gervais & Ameghino, 1880; 9) *P. mexicanum* Edmund, 1996; 10) *Holmesina major* (Lund, 1842); 11) *H. septentrionalis* (Leidy, 1889); 12) *H. occidentalis* (Hoffstetter, 1952); 13) *H. floridana* (Robertson, 1976); and 14) *H. paulacoutoi* (Cartelle & Bohórquez, 1985).

In this thesis, *V. maxima* Castellanos, 1946 is not considered a valid species and is regarded as a junior synonym of *Pl. intermedia*. Also, in this doctoral study four new species were recognized (one of them already published): 1) *S. carinatum* Góis, Scillato-Yané, Carlini & Guilherme (GÓIS *et al.*, en prensa); 2) *H. rondoniensis* Góis, Scillato-Yané, Carlini & Ubilla (GÓIS *et al.*, 2012b); 3) Gen. nov., sp. nov. A Góis, González Ruiz, Ciancio & Scillato-Yané (in development); y 4) Gen. nov., sp. nov. B Góis, Scillato-Yané, Ciancio, González Ruiz & Soibelzon (in development). It is worth

mentioning that among the four new species referred above two belong to new genera. Gen. nov., sp. nov. A is now the oldest known taxon of the family; previously, the oldest records were in the middle Miocene of La Venta, Colombia. Gen. nov., sp. nov. B is the third genus for the Pleistocene of Argentina. These two new genera and species, besides the other two new species, increase the diversity of Pamphateriidae in South America. Probably Argentina was one of the centers of diversification of the group.

Another result of this Doctoral Thesis was the identification of three new records in Argentina of species already recognized in other ambits: *P. humboldtii* for the Buenos Aires province, and *H. majus* and *H. occidentalis* for the Santa Fe province.

As most of the species were only succinctly described in the past, a new treatment was performed: new diagnoses, descriptions, and illustrations. Consequently, the morphologic characterization of the valid genera and species was notably improved. This situation leads to question the validity of some nominal species found in the literature. With the current studies, the knowledge on the anatomy of the group has improved. As a result, the description of these taxa are corrected, completed, and renewed, taking into account all the anatomic characters available: carapace with osteoderms, skull, dentition, and postcranium. In summary, the knowledge on the nomenclature, anatomy, and systematics of the species of Pamphateriidae has been updated.

One of the most important results of this thesis is the new standard nomenclature for the osteoderms of the family. In this sense, the names of structures previously adopted proved to be erroneous and confusing in a conceptual perspective.

The phylogenetic analysis reveals that the Pamphateriidae are a monophyletic group and that they are related to the Glyptodontidae, forming the clade Glyptodontoidea. Also, the monophyly of Dasypodidae is supported, and *Peltephilus* corresponds to its sister-group, both forming the bigger clade Dasypodoidea. In the analysis, another interesting result obtained is the exclusion of *Proeutatus* and *Eutatus* as sister-group of Glyptodontoidea.

The family Pamphateriidae is defined by seven sinapomorphies, five being exclusive. *Vassalia*, *Plaina*, and *Pamphaterium* share a single synapomorphy: the longitudinal central elevation of the osteoderms is flattened. In this Thesis, some previous propositions are confirmed, i.e. the relation *Vassalia*–*Pamphaterium* (SCILLATO-YANÉ, 1980; SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005), but with a new interpretation:

Vassalia is the sister-group of the clade *Plaina–Pampatherium*. The clade *Pampatherium* is well supported by six sinapomorphies. The clade *Kraglievichia–Holmesina* (except for *H. floridanus*) is supported by three sinapomorphies. The position of *H. floridanus* in this clade determines that the genus is polyphyletic.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Superorden Xenarthra: sistemática, registro fósil e historia evolutiva

Tal como argumentaron HOFFSTETTER (1982) y SCILLATO-YANÉ (1986), son pocos los grupos de mamíferos que han sufrido tan significativos cambios interpretativos en su sistemática como los Xenarthra, en los continuos esfuerzos de comprender su sistemática, historia filogenética y otros aspectos, a medida que avanzaban los estudios paleontológicos, anatómicos, biológicos y ecológicos. Este notable dinamismo se refleja en las diversas nomenclaturas vinculadas con ellos (véase HOFFSTETTER, 1969; SCILLATO-YANÉ, 1980; GLASS, 1985; MONES, 2002; ZURITA *et al.*, 2007).

El gran naturalista LINNAEUS (1758) agrupó los perezosos, osos hormigueros, pangolines, manatíes y elefantes en el Orden Bruta, en tanto los armadillos fueron colocados en el orden Bestiae, juntamente con algunos puercos (*Sus* Linné, 1758), insectívoros y marsupiales. El nombre Edentati o “Édentés” fue creado por VICQ-D’AZYR (1792). CUVIER (1798) recogió esta propuesta, teniendo en cuenta la pérdida o reducción dentaria, y siguió utilizando la denominación de “Édentés”, grupo dentro del cual incluyó los armadillos, perezosos, osos hormigueros, pangolines, cerdos hormigueros (“*advarks*”) y también un monotrema, el género *Echidna* Gill, 1872. Pero, tal como lo señala SCILLATO-YANÉ (1982), uno de los aspectos más significativos de la sistemática de Cuvier es la inclusión de *Megatherium americanum* Cuvier, 1796, dentro de los Edentados y relacionado con los perezosos vivientes (CUVIER, 1796). Años después, HUXLEY (1872) removió los pangolines (*Manis* Linné, 1758) y los cerdos hormigueros (*Orycteropus* Cuvier, 1798) de los Edentata.

Con el creciente conocimiento de formas fósiles nuevos integrantes fueron adicionados a los Edentata, tales como los perezosos gigantes y gliptodontes, hallados por primera vez en América del Sur, y formas de América del Norte como los Taeniodonta y Palaeonodonta. Posteriormente, estos dos últimos fueron removidos de los Edentata, debido a que sus semejanzas son consideradas producto de una convergencia (GLASS, 1985). Se debe a COPE (1889) la creación del nombre Xenarthra (*xenos*= extraño y *arthros*= articulación), aludiendo a la xenartría o presencia de articulaciones vertebrales accesorias.

Muchos autores ubicaron los Xenarthra y Pholidota dentro de los Edentata (NOVACEK, 1992; PATTERSON *et al.*, 1992; GAUDIN, 1999). Sin embargo, otros estudios sistemáticos (MCKENNA & BELL, 1997) y filogenéticos basados en la genética molecular (DELSUC *et al.*, 2001; MADSEN *et al.*, 2001) refutaron la posibilidad de que los Edentata así concebidos sean un grupo natural y dejan de utilizar el nombre. Los Pholidota estarían emparentados cercanamente con el orden Carnívora, y la pérdida de dientes sería consecuencia de una convergencia adaptativa con los Vermilingua relacionada con la mimercofagia (DELSUC *et al.*, 2001).

Actualmente, se acepta que los Xenarthra son un grupo natural, a pesar de las diferentes especializaciones de los tres linajes vivientes. La monofilia de este clado ha sido reconocida tanto por estudios moleculares (DE JONG *et al.*, 1985; DESLSUC *et al.*, 2001, 2002; MURPHY *et al.*, 2001, 2007; AMRINE-MADSEN *et al.*, 2003, y referencias allí citadas) como por características morfológicas, tales como las articulaciones accesorias en las vértebras (articulaciones xenartrales, principal característica del clado), la fusión isquiosacral y la simplificación dental por pérdida de esmalte, y para algunos autores, la presencia de una espina escapular secundaria, entre otros rasgos (ENGELMANN, 1985; GAUDIN & BRANHAN, 1998).

Los Xenarthra son un grupo de mamíferos muy particulares y endémicos de la fauna de la Región Neotropical; experimentaron una gran radiación evolutiva, promovida por el aislamiento de América del Sur que dio lugar a una gran diversidad de formas hoy extintas (PASCUAL, 1984; PASCUAL *et al.*, 1984; PASCUAL & ORTIZ-JAUREGUIZAR, 1990; PASCUAL *et al.*, 1996). El primer registro corresponde al Paleoceno tardío de Itaboraí (Rio de Janeiro, Brasil) (SCILLATO-YANÉ, 1976; OLIVEIRA & BERGQVIST, 1998; BERGQVIST *et al.*, 2004). Juntamente con los “ungulados autóctonos” y los Didelphimorphia, los Xenarthra son los mamíferos más diversos del Paleógeno de América del Sur (PASCUAL, 1984; SCILLATO-YANÉ, 1986, CARLINI *et al.*, 2002a,b,c; TEJEDOR *et al.*, 2009).

El clado Xenarthra incluye en sus formas actuales los Pholivora o Tardigrada (perezosos; para una discusión sobre el uso de Folivora en lugar de Tardigrada o Phyllophaga, *vide* DESLSUC *et al.*, 2001), Vermilingua (osos hormigueros) y Cingulata (armadillos). Según algunos de los distintos esquemas, los xenartros actuales se agrupan en cinco familias: Dasypodidae (armadillos), Bradypodidae y Megalonychidae (perezosos), y

Cyclopidae (“angelito”) y Myrmecophagidae (osos hormigueros y meleros). En total representan 14 géneros y 31 especies (WETZEL, 1985; REDFORD & EISENBERG, 1992; MCKENNA & BELL, 1997), casi todas endémicas de América del Sur y Central. *Dasypus novemcinctus* Linné, 1758, se encuentra en América del Norte y *Myrmecophaga* Linné, 1758, y *Tamandua* Linné 1758, llegan solamente hasta México (WETZEL, 1985; REDFORD & EISENBERG, 1992). Las especies actuales proporcionan tan solo una pequeña muestra de la diversidad total de los xenartros. Existen más de 150 géneros fósiles según MCKENNA & BELL (1997), y muchos más según Scillato-Yané (Com. pers.).

Los Xenarthra Cingulata son los únicos mamíferos que poseen un exoesqueleto óseo, de origen dérmico, recubierto por escamas córneas epidérmicas. En el caso de los Xenarthra, estos osteodermos pueden presentarse en dos formas distintas; la primera y más notoria es la presencia de una coraza que le confiere protección al cráneo (escudete cefálico), dorso y miembros (coraza dorsal y osteodermos individuales) y cola (estuche caudal). En algunos perezosos, esos osículos dérmicos (Mylodontidae) están incluidos en el tegumento (MCDONALD, 2003).

El conocimiento de la biogeografía histórica, diversificación y la relación filogenética de los xenartros con los demás mamíferos placentarios aun es precaria (SHOSHANI & MCKENNA, 1998; PASCUAL & ORTIZ-JAUREGUIZAR, 2007). Esto se debe a varias cuestiones, primeramente debido a su distribución restringida a las Américas, con tres registros muy discutidos y discutibles fuera de ellas, a saber: un perezoso indeterminado del Eoceno de Antártida (VIZCAÍNO & SCILLATO-YANÉ, 1995; pero ver MACPHEE & REGUERO, 2010), un supuesto “xenartro” indeterminado, *Ernanodon antelios* Ding, 1979, del Paleoceno superior de China (DING, 1979; Taeniodonta) y un supuesto “oso hormiguero” *Eurotamandua joresi* Storch, 1981, del Eoceno medio de Europa (STORCH, 1981 pero ver GAUDIN, 1999).

1.2. Los Xenarthra Cingulata: Dasypodidae, Peltephilidae, Pamphathiidae, Palaeopeltidae y Glyptodontidae

Los Cingulata comprende los armadillos vivientes así como la gran radiación de formas extintas (SCILLATO-YANÉ, 1980, 1982) agrupados en dos superfamilias: a)

Dasypodoidea, con los Dasypodidae y Peltephilidae; y b) Glyptodontoidea, con tres taxones principales, Glyptodontidae, Pamphathiidae y Palaeopeltidae (*vide* MCKENNA & BELL, 1997). CARLINI *et al.* (2008) argumentan que los Palaeopeltidae son un grupo poco conocido y carente de restos significativos, lo cual impide su adecuada caracterización, así como el establecimiento de relaciones con los otros cingulados. Los Dasypodidae son los únicos con representantes actuales, con ocho géneros y 21 especies (WETZEL, 1985).

ENGELMANN (1985) fue el primero en realizar un análisis filogenético de los Xenarthra. Allí justifica la monofilia de los Cingulata. Posteriormente numerosos trabajos han sido elaborados desde una perspectiva sistemático-filogenética, (CARLINI & SCILLATO, 1993, 1996; GAUDIN & WIBLE, 2006; FERNICOLA, 2008; FERNICOLA & PORPINO, 2012) y moleculares (DE JONG *et al.*, 1985; SARICH *et al.*, 1985; DELSUC *et al.*, 2001, 2002, 2003). En conjunto, estos análisis sostienen la idea de un ancestro común para los Cingulata.

Las sinapomorfias más distintivas presentadas por estos autores son: a) presencia de osteodermos articulados, b) fusión del axis con una o más vértebras cervicales siguientes (hueso mesocervical), c) fusión proximal y distal de la tibia-fibula, d) desarrollo de una cresta lateral en la articulación radial de la tróclea humeral, e) trocánter mayor del fémur extendiéndose proximalmente hasta el nivel de la cabeza del fémur, y f) proceso paraoccipital expandido, así como algunos otros detalles anatómicos de menor importancia.

1.2.1. Distribución cronológica de los Cingulata

Dentro de los Dasypodoidea, el registro más antiguo corresponde a los Dasypodidae *Astegotherinii* del Paleoceno tardío (Itaboraiense) de Itaboraí (Brasil), con más de 50 Ma; de allí se describió *Riostegotherium yanei* Oliveira & Bergqvist, 1998 (SCILLATO-YANÉ, 1976; OLIVEIRA & BERGQVIST, 1998; BERGQVIST *et al.*, 2004). En Argentina, los restos más antiguos, representados por osteodermos, se hallan en el Eoceno temprano (Riochiquense, en La Barda y Laguna Fría, Chubut) y corresponden a *Riostegotherium* sp. nov. (TEJEDOR *et al.*, 2009; CARLINI *et al.*, 2002a, 2005) (*vide* Figs. 1, 2 y 3). Esqueletos parciales de dasipódidos se conocen desde el Casamayorensis (Eoceno medio, SIMPSON, 1948; KAY *et al.*, 1999; CARLINI *et al.*, 2005).

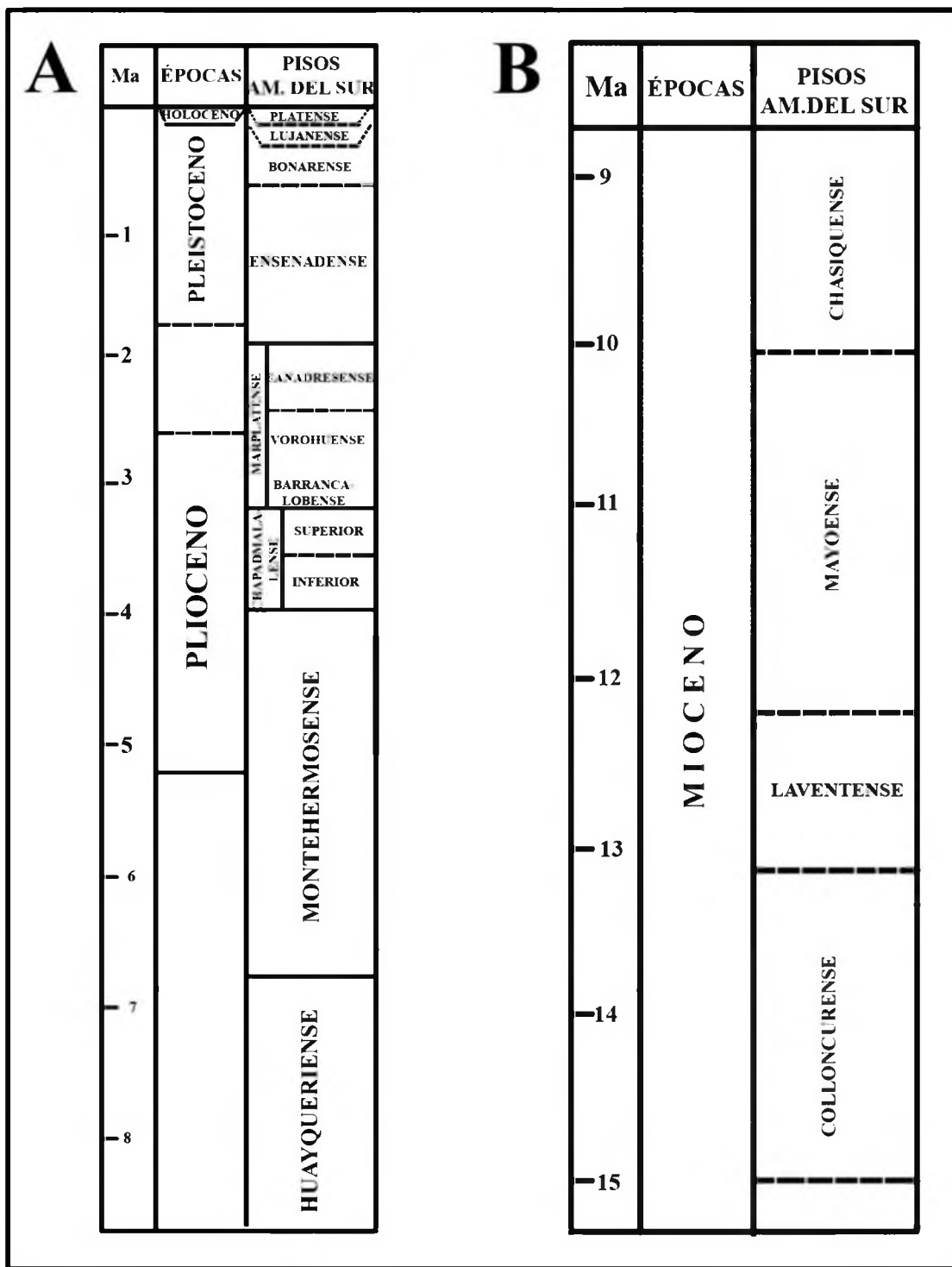


Fig. 1. Unidades bioestratigráficas (A–B) del Cenozoico superior del área pampeana. Las líneas punteadas entre el Plioceno y el Pleistoceno corresponde a los límites (en discusión) propuestos por ICS, 2008. Modificado de CIONE & TONNI (2005).

Los Peltephilidae se registran con seguridad desde el Eoceno medio (Casamayorenses, Patagonia, *vide* AMEGHINO, 1902; GONZÁLEZ RUIZ, 2010; GONZÁLEZ RUIZ *et al.*, 2012) hasta el Mioceno tardío (Edad Chasicuense, Chasicó, *vide* SCILLATO-YANÉ, 1979; GONZÁLEZ RUIZ *et al.*, 2012), aunque han sido citados para el Riochiquense (Eoceno temprano) del Bajo de la Palangana (Chubut), pero con dudas sobre la procedencia estratigráfica exacta (SCILLATO-YANÉ, 1986; BONDESIO, 1980; CARLINI *et al.*, 2005, 2010). En Bolivia se los conoce para el Oligoceno tardío (Deseadense) de Salla (HOFFSTETTER, 1968); recientemente han sido dados a conocer restos del norte de Chile (Mioceno temprano de Chucal) (CROFT *et al.*, 2007).

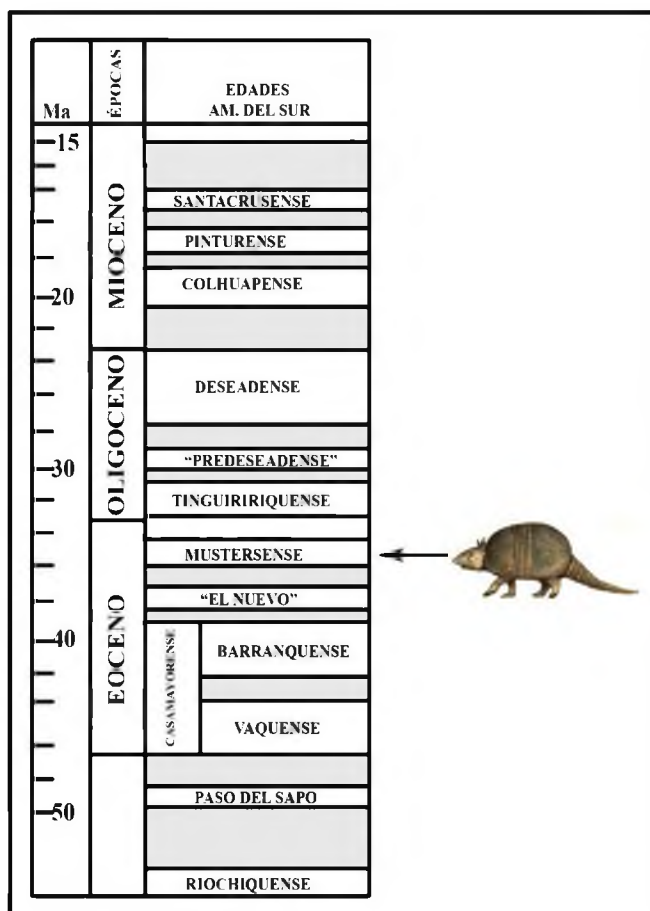


Fig. 2. Esquema de las unidades bioestratigráficas del Terciario inferior. Modificado de CARLINI *et al.* (2010).

Los Glyptodontidae más antiguos, poco conocidos, son los Glyptatelinae. *Glyptatelus fractus* Ameghino, 1902, se registra durante el Eoceno tardío (Mustersense) de Patagonia (AMEGHINO, 1897; SCILLATO-YANÉ, 1977; CARLINI *et al.*, 2005). Los Glyptodontidae persistieron hasta el Holoceno temprano en la región Pampeana (POLITIS & GUTIÉRREZ 1998; CARLINI & SCILLATO-YANÉ, 1999; GUTIÉRREZ & MARTÍNEZ, 2008) y del Paraguay (CARLINI & SCILLATO-YANÉ, 1999).

Los Palaeopeltidae podrían considerarse como las formas más basales de gliptodontes (CARLINI & SCILLATO-YANÉ, 1993) y son exclusivos del Eoceno de Patagonia (SCILLATO-YANÉ, 1986).

Por último, los Pampatheriidae, se registran desde el Mustersense (Eoceno tardío; Fig. 2) hasta el Holoceno temprano en América del Sur; en América Central solo están representados en el Pleistoceno tardío y en América del Norte desde el Plioceno tardío hasta el Holoceno temprano.

1.3. Los Pampatheriidae: historia nomenclatural y taxonómica

1.3.1. Especies plio-holocenas

La historia nomenclatural y taxonómica de los pampatéridos será tratada según un criterio cronológico. Los primeros descubrimientos y determinaciones de la familia fueron efectuadas en las especies del Pleistoceno–Holoceno.

Haciendo un resumen de los primeros pasos en las nominaciones del grupo tenemos el siguiente panorama. El primer descubrimiento de restos de pampatéridos fue realizado por LUND (1839) en las cavernas de Lagoa Santa (Minas Gerais, Brasil), quien refirió los materiales a su nueva especie *Clamydotherium humboldtii* Lund, 1839, basada en un fragmento mandibular y osteodermos (LUND, 1839). Tres años más tarde, se publica la segunda memoria de Lund, en la cual describe *Chlamydotherium majus* Lund, 1842 (*vide* LUND, 1842) a base de cráneo, mandíbula, osteodermos y postcráneo. Sin embargo, Lund desconocía que el nombre genérico estaba preocupado por una especie de gliptodonte descrita por BRONN (1838), lo que tornó inválida su nominación. ÖERSTED (1839) mencionó *Clamydotherium humboldtii* Lund, 1839 en una breve nota, cuya aparición precedió, dentro del mismo año 1839, a la de Lund (cuya presentación en 1837 para ser

publicada era conocida por Öersted); pero por un *lapsus* tipográfico modificó el nombre genérico de *Chlamydotherium* a *Chlamytherium*.

De esta manera, y por un error, se introdujo el nuevo nombre genérico *Chlamytherium* (*vide* CARTELLE & BOHÓRQUEZ, 1985, CARTELLE, 1992; GÓIS *et al.*, 2012c). Este error fue conservado por muchos autores, *e.g.*: WINGE (1915), CASTELLANOS (1927, 1937), HOFFSTETTER (1952) y JAMES (1957).

GERVAIS & AMEGHINO (1880) establecen *Pampatherium typus* Gervais & Ameghino, 1880, a base de osteodermos de la coraza dorsal. Estos autores se aperciben de que *Pampatherium* es un sinónimo de *Chlamydotherium*. Es la primera vez, aparentemente, que el nombre *Pampatherium* aparece édito, como sinónimo de *Chlamydotherium*; obviamente, sus autores son formalmente Gervais & AMEGHINO (1880). Sin embargo, es muy común encontrar en la bibliografía como autor de *Pampatherium* a Ameghino 1875 o 1891. Abajo se detallan las posibles causas que llevaron muchos autores a interpretaciones sistemáticas erróneas.

La publicación original de Ameghino (1875) se perdió o bien nunca fue editada, hay dudas al respecto. Además, es muy probable que Ameghino, en esa época, desconociera por completo las especies pleistocenas de Brasil (“*C.* *humboldtii*” y “*C.* *majus*”). Con respecto a la supuesta obra temprana de F. Ameghino (1875), las posibilidades son dos: (1) a Alfredo J. Torcelli, director de la edición “Obras Completas y Correspondencia Científica de Florentino Ameghino” (nota al pie, vol. 2, p.13, nota 1, La Plata, 1914), no le fue posible encontrar ninguno de los escasos ejemplares supuestamente publicados en Mercedes en 1875. No obstante, Torcelli publicó parte de los manuscritos originales truncos (“Obras completas”, vol. 2, 1914, pp. 13–17). En estos párrafos se menciona *Pampatherium typus* (*sic*), pero la página correspondiente a la supuesta edición original no pudo determinarse (*vide* PAULA COUTO, 1954; SCILLATO-YANÉ, 1980; MONES, 1986; GÓIS *et al.*, 2012b). (2) No obstante, la alternativa más probable es la que indica MONES (1994), en el sentido de que esa obra temprana de Ameghino no fue publicada en 1875, sino recién en 1914.

En la obra de AMEGHINO (1891a) “Caracteres diagnósticos de cincuenta especies nuevas de mamíferos fósiles argentinos”, el nombre *Pampatherium* aparece de la siguiente manera: “*Pampatherium* Amegh. 1875”.

Más adelante, tanto *Chlamydotherium* (o *Chlamytherium*) como *Pampatherium* continuaron usándose. Entre los autores que optaron por el primero (con su variante) están SELLARDS (1915), WINGE (1915), CASTELLANOS (1927, 1937), SIMPSON (1930), BORDAS (1939) y JAMES (1957); en cambio, utilizan *Pampatherium* PAULA COUTO (1954, 1979, 1980), SCILLATO-YANÉ (1980, 1982), CARTELLE & BOHÓRQUEZ (1985) y EDMUND (1987, 1996).

En 1888, en Peace Creek (Florida, USA), fueron exhumados por parte del aficionado Joseph Wilcox, los primeros restos (osteodermos) de pampatéridos en América del Norte. LEIDY (1889a) describe dichos restos y los clasifica como *Glyptodon septentrionalis* Leidy, 1889. En el mismo año LEIDY (1889b) reconoce que no se trata de un gliptodonte sino de un pampatérido relacionado con las especies de Brasil; en consecuencia, asigna este material a *Chlamytherium humboldtii* (= *Pampatherium humboldtii*), determinación que se mantuvo invariable hasta 1915. En ese año, SELLARDS (1915), estudia una mandíbula y osteodermos provenientes de Vero (Florida), y menciona asimismo materiales de otras localidades del estado de Florida. Los atribuye a *Chlamytherium septentrionale* (*sic*), la determinación específica original de LEIDY (1889a), es decir una especie distinta de las encontradas en Brasil.

Posteriormente, SIMPSON (1930) propone el nuevo género *Holmesina* Simpson, 1930, por la cual resulta la nueva combinación *H. septentrionalis* (Leidy, 1889); también señala un neotipo, consistente en un fragmento de cráneo, el premaxilar izquierdo y la rama mandibular izquierda.

HOFFSTETTER (1952) da a conocer una nueva especie de pampatérido del Pleistoceno de Ecuador, procedente de La Carolina (Guayas), y la designa como *C. occidentale* Hoffstetter, 1952, a base de un fragmento del maxilar. HOFFSTETTER (1953) transfiere *C. occidentale* a *H. occidentalis* (Hoffstetter, 1952). CASTELLANOS (1957) erige el nuevo género *Hoffstetteria* Castellanos, 1957, en la cual mantiene la especie de Hoffstetter, *Ho. occidentales* (Hoffstetter, 1952).

ROBERTSON (1976) describe para Alachua County (Florida, USA), en niveles pliocenos, *Kraglievichia floridamus* Robertson, 1976, a base de materiales craneanos y mandibulares fragmentados. Tal asignación genérica no fue aceptada por ningún autor

(SCILLATO-YANÉ, 1982; EDMUND, 1987). EDMUND (1987) transfirió *K. floridanus* a *H. floridanus* (Robertson, 1976).

CARTELLE & BOHÓRQUEZ (1985) describen un nuevo taxón para Bahía (Brasil), *Pampatherium paulacoutoi* Cartelle & Bohórquez, 1985, determinada con materiales muy completos: cráneo, postcráneo y osteodermos. EDMUND (1987) considera *H. paulacoutoi* (Cartelle & Bohórquez, 1985) como un sinónimo de *H. occidentalis*, aunque años después llegó a la conclusión de que ambas especies eran distintas, básicamente por la ornamentación de los osteodermos (EDMUND, 1996). CARTELLE *et al.* (1991) traslada la especie a *Holmesina*.

EDMUND (1996) describe la nueva especie *Pampatherium mexicanum* Edmund, 1996, basada en osteodermos, para el Pleistoceno de México (Vaselquillo, Puebla). Este constituye el primer y único registro del género en América del Norte (EDMUND, 1996; SCILLATO-YANÉ, 2005; GÓIS *et al.*, 2012b).

GÓIS & SCILLATO (2008) reconocen una nueva especie de *Holmesina* para la región sudoeste de la Amazonia (Brasil). Posteriormente, GÓIS *et al.* (2012b) la denominan como *H. rondoniensis* Góis, Scillato-Yané, Carlini & Ubilla, 2012, a base de un cráneo casi completo procedente de Rondônia (Brasil).

1.3.2. Especies del Neógeno

Originalmente las especies miocenas y pliocenas de pampatéridos se atribuyeron a *Chlamydotherium*.

Desde una perspectiva histórica, los primeros hallazgos de pampatéridos neógenos se dieron en la República Argentina, desde fines del siglo XIX. La primera especie fue reconocida por AMEGHINO (1883a), como *Chlamydotherium paranense* Ameghino, 1883, basada en un solo osteoderma del escudo pélvico procedente de Paraná (Entre Ríos) (SCILLATO-YANÉ *et al.*, en prensa).

Además de *Chlamydotherium paranense*, Ameghino estaba convencido de la existencia de otra especie de mayor tamaño en el yacimiento de Paraná. AMEGHINO (1886: 207–208), comenta:

“La gran diferencia de tamaño que presentan las numerosas placas de la coraza de *Chlamydotherium* recogidas en los yacimientos del Paraná me hicieron sospechar que podrían provenir de más de una especie”.

En consecuencia, en ese mismo trabajo (*i.e.* AMEGHINO, 1886) establece *Chlamydotherium? extremum* Ameghino, 1886 (*sic*), basada en un gran molariforme aislado, de un tamaño similar al de los mayores pampatéridos pleistocenos. No obstante, dicho molariforme no pertenece a un Pampatheriidae, sino a un Pholivora Mylodontoidea (AMEGHINO, 1889; KRAGLIEVICH, 1934).

AMEGHINO (1887) establece *Chlamydotherium? australe* Ameghino, 1887 (*sic*), proveniente de las “Barrancas del río Santa Cruz” (provincia de Santa Cruz, Argentina), a base de un fragmento de mandíbula (actualmente extraviado) y un osteodermo del escudete cefálico. En realidad, dichos restos corresponden a un Dasypodidae (Eutatini) y a un Glyptodontidae (Propalaehoplophorinae), respectivamente (LYDEKKER, 1895; SCILLATO-YANÉ, 1979; GONZÁLEZ RUIZ, 2010).

AMEGHINO (1888) reconoce *C. intermedium* Ameghino, 1888, a base de osteodermos procedentes de Monte Hermoso (provincia de Buenos Aires).

AMEGHINO (1891b) reconoce *?Pampatherium pygmaeum* Ameghino, 1891 (*sic*), a base de un fragmento mandibular que, de hecho, pertenece a un Eutatini (SCILLATO-YANÉ, 1979; GONZÁLEZ RUIZ, 2010).

MORENO & MERCERAT (1891) reconocen para el valle de Santa María (provincia de Catamarca) la nueva especie *C. minutum* Moreno & Mercerat, 1891; el material tipo es una rama mandibular derecha; LYDEKKER (1895) le atribuye osteodermos a esta especie. ROVERETO (1914) reconoce el nuevo taxón *C. subintermedia* Rovereto, 1914, fundado sobre la base de tan solo tres osteodermos muy mal conservados.

AMEGHINO (1902) reconoce *Machlydotherium* Ameghino 1902, con la especie tipo *M. asperum* Ameghino, 1902, a base de un diente claramente bilobulado y osteodermos de la coraza de la provincia de Chubut. Otras tres especies son asignadas al mismo género y en el mismo trabajo: *M. ater* Ameghino, 1902, *M. intortum* Ameghino, 1902 y *M. sparsum* Ameghino, 1902.

CASTELLANOS (1927, 1937) reconoce varios taxones nuevos de Pampatheriidae. Establece dos géneros: *Vassallia* Castellanos, 1927, basado en *Chlamydotherium minutum* Moreno & Mercerat, 1891 y *Kraglievichia* Castellanos, 1927, fundamentado en *Chlamydotherium paranense* Ameghino, 1883. Asimismo, transfiere a *Kraglievichia* las especies *Chlamydotherium intermedium* Ameghino, 1888 y *Chlamydotherium subintermedium* Rovereto, 1914.

Años después, CASTELLANOS (1937: 24) transfirió a su nuevo género *Plaina* Castellanos, 1937, las dos últimas especies citadas:

“En 1927 hice ingresar en el género *Kraglievichia* los restos del Montehermosense descritos por Ameghino como *Chlamydotherium intermedium* y los descritos y figurados por Rovereto procedentes de las Huayquerías de Mendoza, denominados *Chlamydotherium subintermedium*. Posteriormente he observado con más atención los restos de las Huayquerías de Mendoza y comparándolos con las descripciones dadas por Ameghino de los que proceden de Monte Hermosos y los estudiados por Simpson, denominado *Holmesina septentrionalis*, considero más prudente, dados los caracteres que cada uno presenta, separar los de Monte Hermoso y Huayquerías en un nuevo género *Plaina*”.

CASTELLANOS (1946) erige una nueva especie de *Vassallia*, *V. maxima* Castellanos, 1946, a base de un fragmento mandibular y cinco osteodermos de la coraza, procedentes del valle de Santa María (provincia de Tucumán). Años después, CASTELLANOS (1956) establece *Plaina brocherense* Castellanos, 1956, para la provincia de Córdoba, tipificado por varios osteodermos de la coraza.

Estas propuestas de Castellanos fueron en general aceptadas por los autores posteriores, a saber: PAULA COUTO, 1979, SCILLATO-YANÉ, 1980, 1982, PASCUAL *et al.*, 1984, EDMUND, 1985, EDMUND & THEODOR, 1997; MCKENNA & BELL, 1997).

EDMUND & THEODOR (1997) reconocen un nuevo género y especie, *Scirrotherium hondaensis* Edmund & Theodor, 1997 de La Venta (Colombia). GÓIS & SCILLATO-YANÉ

(2012) dan a conocer una nueva especie de *Scirrotherium* para Entre Ríos (Argentina). GÓIS *et al.* (2012c) la nombran *Scirrotherium carinatum* Góis, Scillato-Yané, Carlini & Guilherme, 2012, para Entre Ríos, Chubut y Acre (Brasil).

1.4. Estado actual del estudio de los Pamphateriidae: estudios filogenéticos previos

1.4.1. Árboles filogenéticos

Tanto pampatéridos como gliptodóntidos, respectivamente, conservan muchas características morfológicas comunes, con una homogeneidad estructural y ecológica que no se verifica en los dasipódidos, más heterogéneos (VIZCAÍNO *et al.*, 1998; ZURITA, 2007; GÓIS *et al.*, 2012b). Si bien su origen filogenético resulta aun desconocido y discutido, es posible hallar en la literatura especializada numerosas hipótesis al respecto.

El primer intento de una clasificación con cierto contenido filogenético fue llevado a cabo por AMEGHINO (1889), quien divide los Cingulata en dos grupos: los Dasypoda (término original de QUENSTEDT, 1885) y los Glyptodontia (término original de AMEGHINO, 1889). Los Dasypoda de AMEGHINO (1889) comprenden los Chlamydotheridae, Praopidae, Dasypodidae y Chlamydophoridae; los Glyptodontia incluyen los Glyptodontidae, Hoplophoridae y Doedicuridae. Los Chlamydotheridae (*sic*) de AMEGHINO (1889) corresponden no solo a los Pamphateriidae en el sentido actual, pues el sabio paleontólogo incluye también bajo aquel nombre el género *Peltephilus* (*vide* SCILLATO-YANÉ, 1980:9) (Fig. 3).

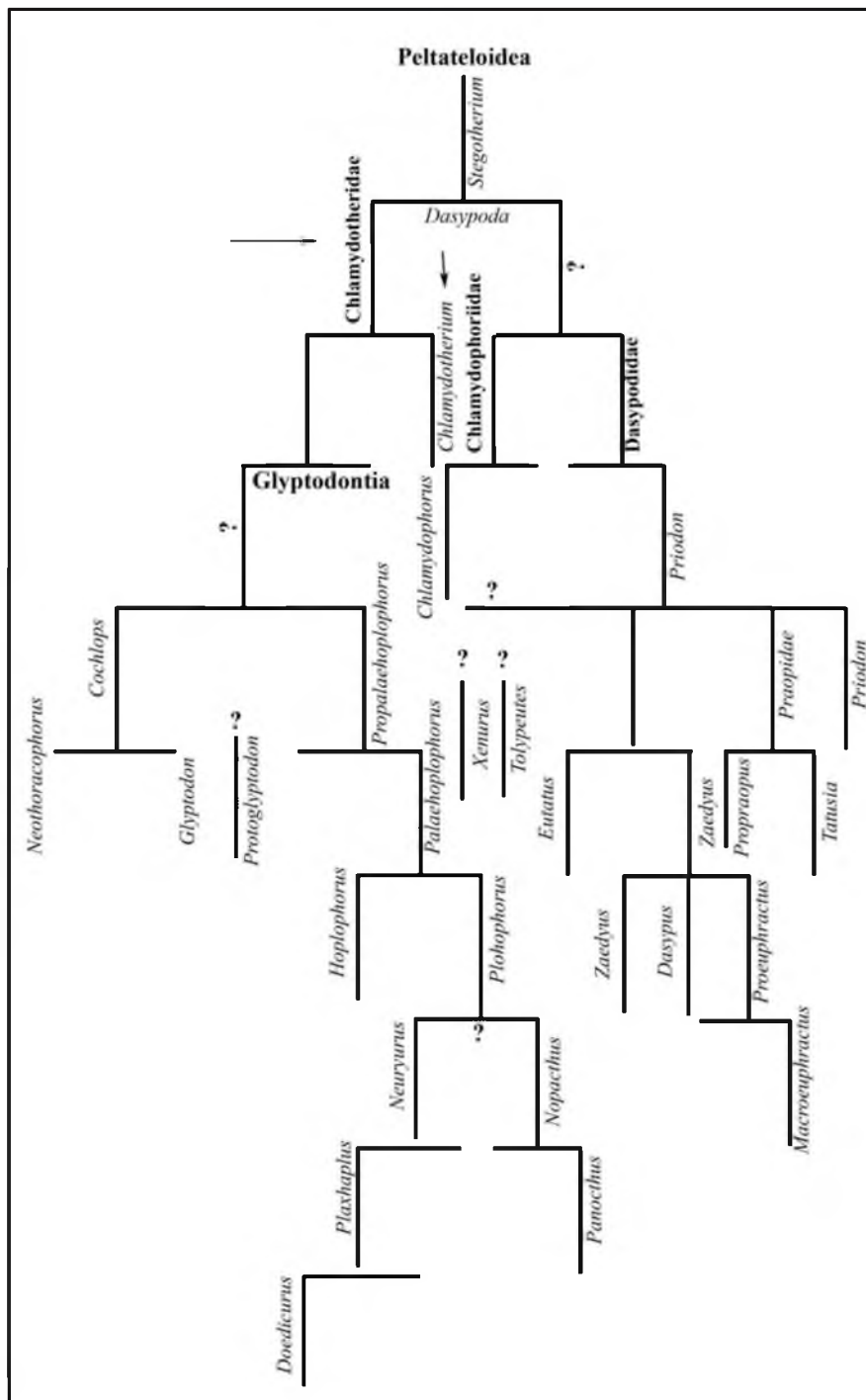


Figura 3. Esquema filogenético propuesto por AMEGHINO (1889), mostrando las relaciones de parentesco de los Cingulata. Las flechas indican la posición de los pampatéridos (“Chlamydotheridae”, *sic*), como un grupo transicional entre los Dasyopoda y los Glyptodontia. Modificado de AMEGHINO (1889).

Según AMEGHINO (1889), los Dasypoda son cingulados que se distinguen básicamente de los Glyptodontia por presentar una coraza dorsal que incluye varias bandas transversales movibles solapadas. Las partes anterior y posterior forman dos regiones separadas compuestas por osteodermos unidos por suturas; la cola está cubierta de osteodermos, a veces anillada proximalmente. El cráneo es alargado y puntiagudo.

AMEGHINO (1889) propone la existencia de un “grupo teórico”, los Peltateloidea, dentro del cual ubica los “Stegotheridae” (*sic*), que poseen la coraza dorsal constituida totalmente por hileras transversales de osteodermos movibles. Los Peltateloidea son los “antecesores” tanto de los Dasypoda como de los Glyptodontia.

AMEGHINO (1889) escribe en cuanto a los osteodermos de “*Chlamydotherium*”: “Todas las placas de la coraza, incluso las de las secciones fijas anterior y posterior, no están unidas por suturas fijas, sino simplemente yuxtapuestas, con un principio de trabazón, pero sin que nunca se soldaran unas a otras”.

Con respecto al cráneo de los pampatéricos, AMEGHINO (1889) comenta que se asemeja más al de los Dasypoda que al de los Glyptodontia, pues es puntiagudo y no truncado anteriormente. La mandíbula presenta caracteres intermedios entre los dos grupos citados, pues la rama ascendente no es tan alta como en los gliptodontes y se inclina ligeramente hacia atrás. Los molariformes son de sección transversal elíptica, bipartida sobre un lado y sobre el opuesto con un vestigio rudimentario de la forma tripartida (vale decir, trilobulada) de los gliptodontes.

CASTELLANOS (1937), inspirándose en algunas de las ideas, de Ameghino, propone un esquema filogenético de los Pamphateriidae basado principalmente en la edad de los sedimentos portadores y en el tamaño y morfología de los ejemplares (Figs. 4 y 5). Acepta un rango subfamiliar para estos xenartros: Chlamytheriinae (término usado por primera vez, con esta grafía y categoría, por HAY, 1929), incluida dentro de los Dasypoda. En este esquema figuran todos los géneros que Castellanos considera pampatéricos.

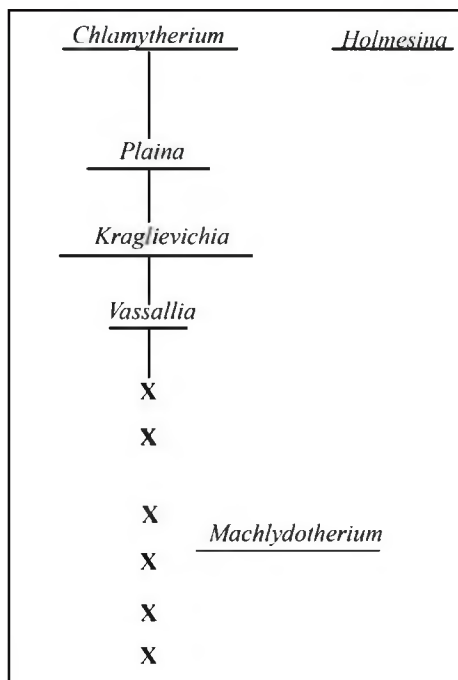


Figura 4. Esquema filogenético de los pampatéridos, según CASTELLANOS (1937). Modificado de CASTELLANOS (1937).

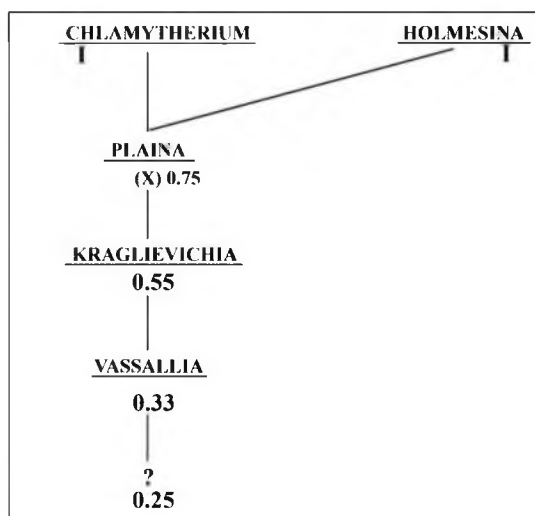


Figura 5. Esquema filogenético de los pampatéridos, según CASTELLANOS (1937) de acuerdo con las diferencias de tamaño y la morfología entre los géneros. Con los números, dicho autor intentó indicar las proporciones de “tamaño”, pero debe hacerse constar que esto resulta altamente hipotético. Además, en 1937 “*Vassallia*” era conocido solo por *V. minuta*; *V. maxima* Castellanos, 1946, es mayor que *Kraglievichia*. Modificado de CASTELLANOS (1937).

Posteriormente, BORDAS (1939) atribuye a los pampatéridos el estatus de superfamilia: Chlamytherioidea, incluida, junto a los Dasypodoidea, dentro del infraorden Dasypoda. Asimismo, describe el cráneo y la dentición de *Chlamytherium typum* (= *P. typum*) y los compara con aquellos de los Dasypodoidea y Glyptodontia.

BORDAS (1939: 457) explica la necesidad de crear la superfamilia Chlamytherioidea con los siguientes argumentos:

“La capacidad craneana, el arco zigomático y los basiesfenoides, son morfológicamente intermediarios entre *Glyptodontes* y *Dasypoda*; en cambio, la morfología de la región auditiva los acerca a los *Glyptodontia* y la conformación general del cráneo los aleja de éstos para aproximarlos a *Dasypoda*. Por otra parte, la morfología de la dentadura, que es también intermediaria entre ambos grupos y la disposición de las placas dérmicas, que es francamente de los *Dasypoda*, nos obliga a ponernos de acuerdo con muchos autores antiguos y modernos que los incluyen o han incluido dentro de los *Dasypoda*. Pero como con el nombre de *Dasypoda* se agrupan muchas formas, dentro de las cuales a su vez se pueden hacer otros pequeños grupos, y como *Chlamytherium* y sus afines están muy separados de todos estos, será necesario constituir dos superfamilias, una que denominaremos *Chlamytherioidea*, para *Chlamytherium* y sus afines, y otra para todos los demás *Dasypoda*, que a su vez pueden formar grupos más pequeños pero bien definidos, que llamaremos Dasypodoidea”.

BORDAS (1939), al igual que CASTELLANOS (1927, 1937) considera los pampatéridos como verdaderos “armadillos”, pero los ubica en una categoría diferente, a nivel de superfamilia.

Bordas, al contrario que Ameghino, interpreta que los pampatéridos no forman un grupo intermedio entre algunos Dasypoda y los Glyptodontia, sino que poseen un muy antiguo origen común con los Dasypoda. A su vez, los Glyptodontia derivan de los Chlamytherioidea (Fig. 6).

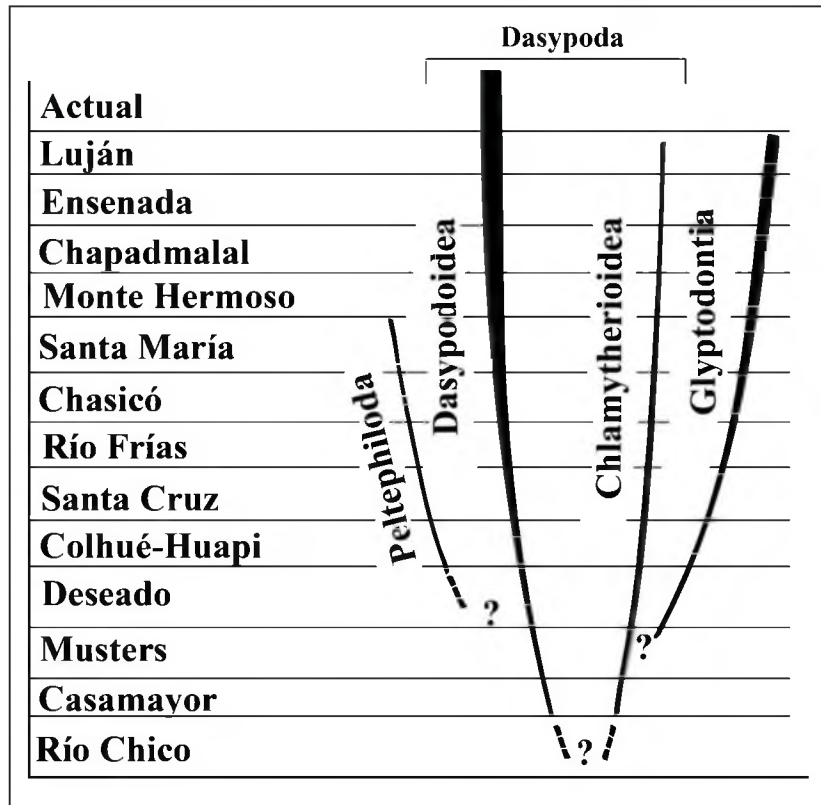


Figura 6. Esquema filogenético de los diferentes grupos de Cingulata, según BORDAS (1939). Modificado de BORDAS (1939).

HOFFSTETTER (1956) sigue en parte las ideas de AMEGHINO (1889), pero distingue subfamilias (HOFFSTETTER, 1956), e incluso tribus (HOFFSTETTER, 1958), tanto para los gliptodóntidos, como para los dasipódidos. El referido autor divide los Cingulata en tres familias principales: Dasypodidae, Peltephilidae y Glyptodontidae, principalmente por la morfología de la coraza y hábitos alimentarios (Fig. 7).

El autor considera que los Dasypodidae son los cingulados más primitivos, con una coraza móvil con osteodermos imbricados, en tanto que la cabeza, la región pelviana y, más tarde, la región escapular, están protegidas por escudos fijos. Hoffstetter distingue varios hábitos alimentarios: (1) insectívoros (*Stegotheriinae* y *Priodontes*); (2) fitófagos (*Chlamytheriinae*); y (3) carnívoros (*Peltephilidae*). Cabe señalar que la carnivoría estricta propuesta para estos últimos (AMEGHINO, 1910; WINGE, 1941; HOFFSTETTER, 1956; SCILLATO-YANÉ, 1977) fue rectificada por VIZCAÍNO *et al.* (2004).

De acuerdo con su esquema filogenético, los pampatéridos (Chlamytheriinae) son “armadillos” (Dasypodidae), como ya lo habían propuesto otros autores (CASTELLANOS, 1927, 1937; BORDAS, 1939; SIMPSON, 1930, 1945).

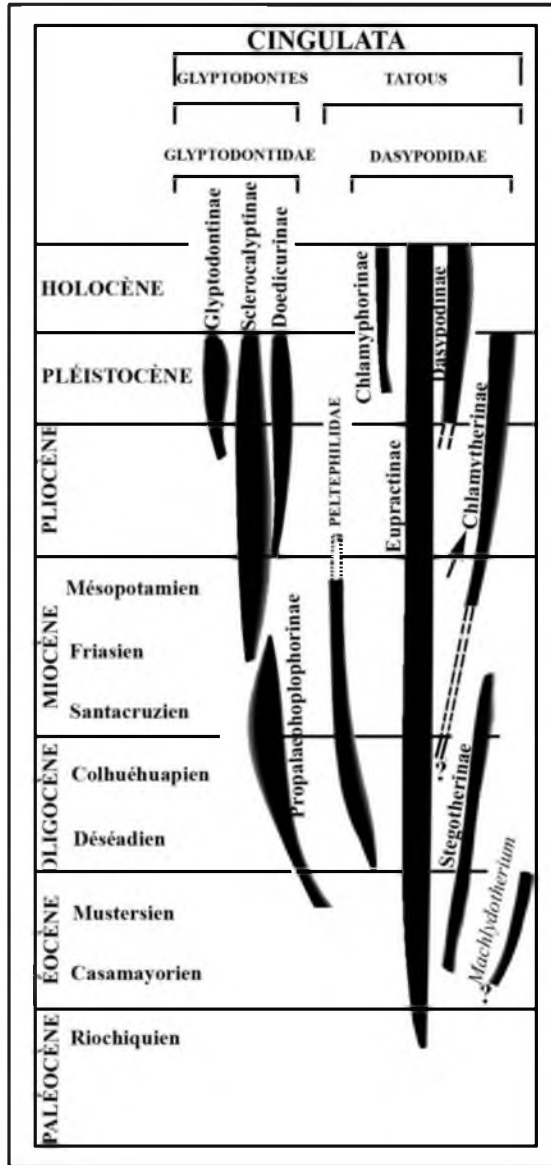


Figura 7. Relaciones filogenéticas de los diferentes grupos de Cingulata, propuestas por HOFFSTETTER (1956). La flecha indica la posición de los pampatéridos. Se ignora (y el autor no lo indica) qué significa el trazo continuo de los Chlamytheriinae para el Colhuéhuapense, con un interrogante. Modificado de HOFFSTETTER (1956).

HOFFSTETTER (1958) presenta un árbol filogenético más detallado y con algunas diferencias con respecto al de 1956. Sustituye Chlamytheriinae por Pamphateriinae, siempre dentro de los Dasypodidae (*vide* Fig. 7 y 8).

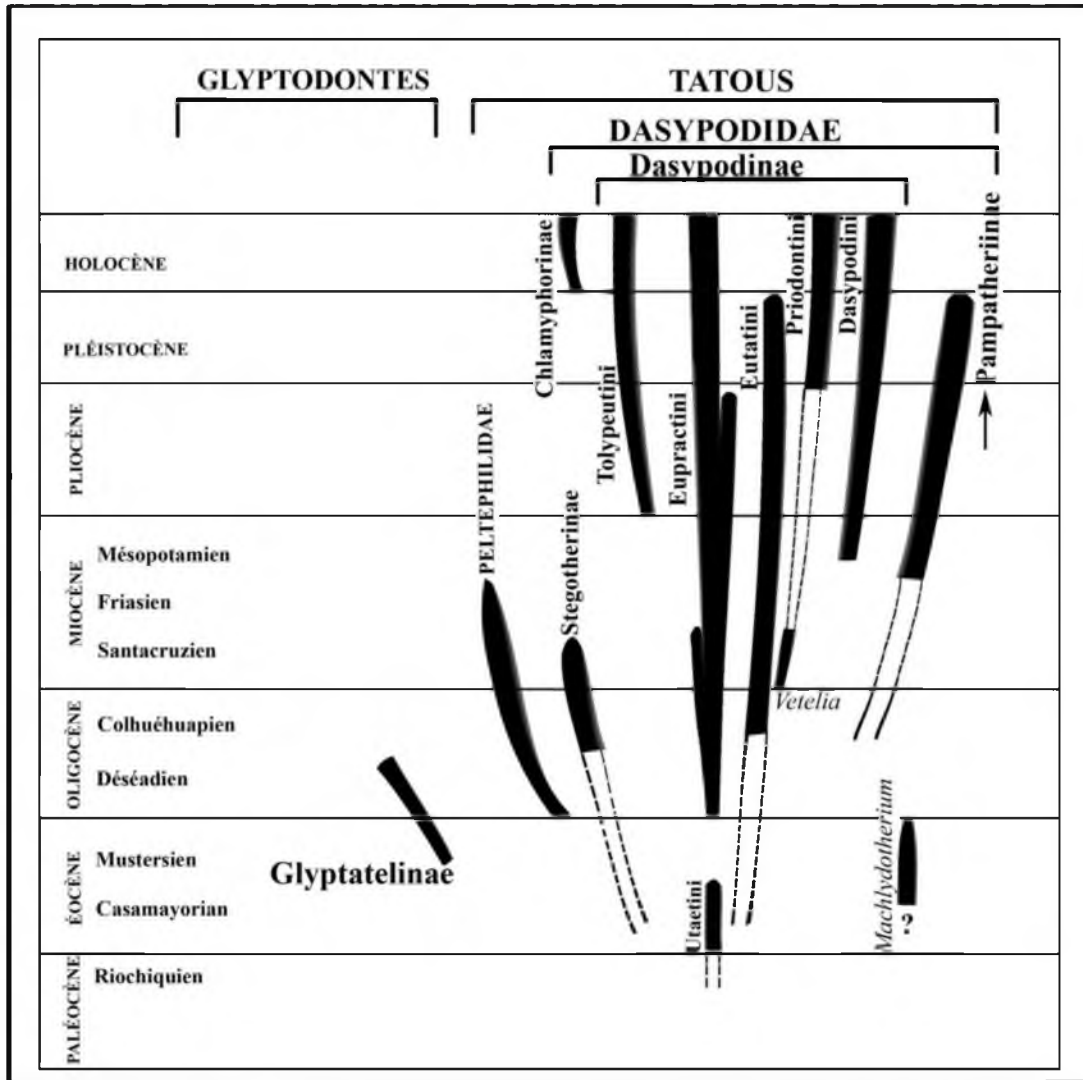


Figura 8. Relaciones filogenéticas de varios grupos de Cingulata, según HOFFSTETTER (1958). La fecha indica la posición de los pampatéricos (Pamphateriinae). Se ignora (y el autor no lo indica) qué significa el trazo continuo de los Pamphateriinae para el Colhuehuapense. Los gliptodontes están apenas indicados por los Glyptateline (*vide*, árbol original de HOFFSTETTER [1958: 537], con todos los grupos de gliptodontes). Modificado de HOFFSTETTER (1958).

PATTERSON & PASCUAL (1968, 1972) removieron los pampatéricos de los Dasypodidae, considerando que están más emparentados con los gliptodontes (Fig. 9). PATTERSON & PASCUAL (1972: 267) así argumentan sobre los pampatéricos: “Ameghino long ago suggested the pampatheriines as ancestor of glyptodonts, and he was probably right. In dental and basicranial structure they are the closest to the glyptodonts of any of the groups armadillos”.

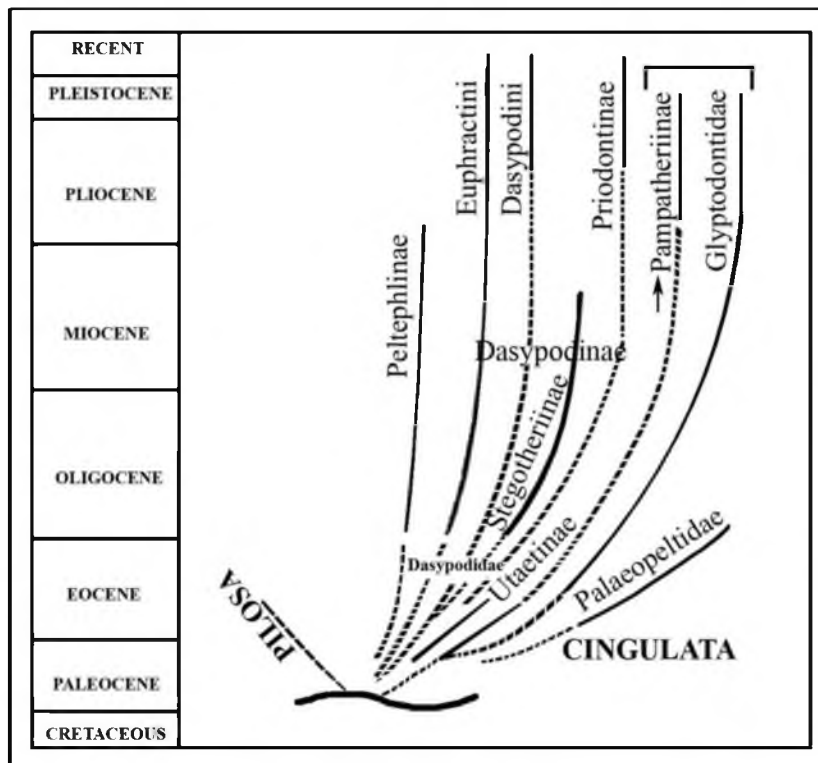


Figura 9. Relaciones filogenéticas de los Cingulata. Solo se muestran los taxones de Cingulata (*vide* árbol original para todos los grupos de Xenarthra en PATTERSON & PASCUAL [1972: 265]). La fecha indica la posición de los pampatéricos. Modificado de PATTERSON & PASCUAL (1972).

1.4.2. Análisis filogenéticos

ENGELMANN (1985) realiza el primer análisis filogenético de los Xenarthra. Propone una dicotomía primaria dentro de los Cingulata. En este estudio incluye varios taxones de cingulados: dasipódidos fósiles y actuales, pampatéricos y gliptodontes, pero utiliza muy

pocos caracteres. Incluyó los Glyptodontidae junto con los Pamphathiidae y los armadillos Eutatini en un clado nominado Glyptodonta, cuyo grupo hermano son los Dasypoda, compuesto por el resto de los armadillos.

Según ENGELMANN (1985: 55), una sinapomorfía reúne a los Glyptodonta: “The presence of a central island of compact dentine that is more resistant than the surrounding dentine that comprise most of the tooth”.

A su vez, dentro de los Glyptodonta, Engelmann (*op. cit.*) reconoce los Glyptodontidae + los Eutatini (*Proeutatus* Ameghino, 1891 y *Eutatus* Gervais, 1867), bajo el término de Glyptodontoidea, como el grupo hermano de los Pamphathiidae. Las principales sinapomorfias que soportan los Glyptodontoidea son: a) la rama ascendente de la mandíbula anteriormente inclinada; b) la elevación del eje del basicráneo con respecto al paladar; c) elevación del cóndilo mandibular muy por sobre la serie dentaria; d) petroso con un promontorio estrecho y triangular; y e) una capa externa de dentina más resistente que la que constituye la mayor parte del diente. Parte de los resultados de ENGELMANN (1985) fueron confirmados por CARLINI & SCILLATO-YANÉ (1993), para quienes los Pamphathiidae forman un grupo hermano con los Glyptodontidae.

GAUDIN & WIBLE (2006) analizan 19 taxones de cingulados, con un total de 163 caracteres cráneo-mandibular y de los molariformes. Tal propuesta cuestiona en gran medida los esquemas filogenéticos más tradicionales. Los resultados obtenidos por los autores cuestionan los esquemas clasificatorios de los Cingulata en general y de los Glyptodonta en particular que podrían ser mucho más complejos de lo que se había creído hasta entonces, con numerosos casos de homoplasias que estarían oscureciendo las verdaderas relaciones filogenéticas, tal como sugieren VIZCAÍNO *et al.* (2004). Así, por ejemplo, el análisis filogenético efectuado por GAUDIN & WIBLE (2006) no reconoce los Eutatini como un grupo natural, e incluye *Proeutatus* como el grupo hermano del clado compuesto por *Vassallia* y *Propalaeohoplophorus* Ameghino, 1887; grupo este suportado por ocho sinapomorfias. Estas sinapomorfias comprenden un par de características dentarias y cinco reversiones.

ABRANTES & BERGQVIST (2006) analizan 28 taxones (fósiles y actuales) y evalúan 113 caracteres de los osteodermos, cráneo-mandibular y postcraneanos. Las autoras proponen que los pampatéricos son verdaderos “armadillos” (Dasypodidae) y según sus

resultados deben incluirse dentro de los Tolypeutinae (subfamilia que también reúne *Priodontes* Cuvier, 1825, y *Cabassous* McMurtrie, 1831), como grupo hermano de *Tolypeutes* Illiger, 1811.

Cabe señalar, por último, que no se muestran dibujos de los cladogramas correspondientes a los trabajos citados más arriba porque se encuentran en el Capítulo 5, Filogenia, para ser comparados con el cladograma que resultará de los estudios del autor de esta Tesis Doctoral.

1.5. Esquemas sistemático general de los Pampatheriidae en el momento de iniciar esta Tesis (2008)

Los esquemas clasificatorios de los Pampatheriidae varían según los distintos autores. No obstante, la monofilia de esta agrupación ha sido confirmada. En el caso de los autores que han realizado estudios cladísticos, todos los reconocen como un grupo monofilético (ENGELMANN, 1985; ABRANTES & BERGQVIST, 2006; GAUDIN & WIBLE, 2006; FERNICOLA, 2008; ZURITA *et al.*, en prensa).

En la siguiente lista se consignan los pampatéridos generalmente considerados válidos hasta el 2008. En esta Tesis se han corregido algunos epítetos cuyo género gramatical no se correspondía con de los géneros pertinente (*vide* Cáp. 3).

Familia PAMPATHERIIDAE Paula Couto, 1954

Género *Machlyodotherium* Ameghino, 1902

M. asperum Ameghino, 1902

M. ater Ameghino, 1902

?*M. intortum* Ameghino, 1902

?*M. sparsum* Ameghino, 1902

Género *Kraglievichia* Castellanos, 1927

K. paranense (Ameghino, 1883)

Género *Vassallia* Castellanos, 1927

V. minuta (Moreno & Mercerat, 1891)

V. maxima Castellanos, 1946

Género *Plaina* Castellanos, 1937

Pl. intermedia (Ameghino, 1888)

Pl. subintermedia (Rovereto, 1914)

Pl. brocherense Castellanos 1956

Género *Pampatherium* Gervais & Ameghino, 1880

P. humboldtii (Lund, 1839)

P. typum Gervais & Ameghino, 1880

P. mexicanum Edmund, 1996

Género *Holmesina* Simpson, 1930

H. majus (Lund, 1842)

H. septentrionalis (Leidy 1889)

H. occidentalis (Hoffstetter, 1952)

H. floridamus (Robertson, 1976)

H. paulacoutoi (Cartelle & Bohorquéz, 1985)

H. rondoniensis Góis, Scillato-Yané, Carlini & Ubilla, 2012

Género *Scirrotherium* Edmund & Theodor, 1997

S. hondaensis Edmund & Theodor, 1997

S. carinatum Góis, Scillato-Yané, Carlini & Guilherme (en prensa)

1.6. Objetivos de esta Tesis Doctoral

- ✓ Revisión la sistemática de la familia Pampatheriidae.
- ✓ Estudiar la anatomía de los Pampatheriidae.
- ✓ Establecer las relaciones filogenéticas de los géneros y especies de Pampatheriidae y la relación de la familia con otros Cingulata.

Para cumplir con los objetivos propuestos se considera necesario contrastar una serie de hipótesis particulares:

- 1) Los pampatéridos constituyen un grupo monofilético.
- 2) Hipótesis alternativas de parentesco:
 - a) Los Pampatheriidae están más estrechamente emparentados con los Dasypodidae; se incluyen dentro de ellos como subfamilia Pampatheriinae.

b) Los Pampatheriidae están más estrechamente emparentados con los Glyptodontidae.

3) Existen dos géneros pleistocenos de Pampatheriidae: *Pampatherium* y *Holmesina* con historias evolutivas diferentes al menos desde el Plioceno superior. *Pampatherium* está emparentado con *Vassallia*, en tanto que *Holmesina* lo está con *Kraglievichia*.

4) Los Euphractinae (Euphractini y Eutatini) son los Dasypodidae que más se aproximan a los Pampatheriidae por su morfología craneana.

5) La morfología de la coraza en conjunto y de los osteodermos en particular es realmente significativa para evaluar las relaciones filogenéticas de los Pampatheriidae.

6) Los Propalaehoplophorinae son los Glyptodontidae conocidos que más se acercan a los Pampatheriidae en cuanto a la morfología craneana.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Abreviaturas y terminología

Las siguientes abreviaturas corresponden a las colecciones mencionadas en esta Tesis Doctoral.

ARGENTINA

MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Colección Nacional Ameghino (**A**) y Colección Paleovertebrados (**Pv**), Ciudad Autónoma de Buenos Aires.

MAS: Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas Profesor Antonio Serrano, Paraná, Entre Ríos.

MLP: Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires.

MMCIPAS: Museo y Centro de Investigaciones paleontológicas de Salto, Salto, Buenos Aires.

MUFyCA: Museo Universitario Florentino y Carlos Ameghino, Rosario, Santa Fe (ex Instituto de Fisiografía y Geología, Universidad Nacional de Rosario, Rosario, Santa Fe).

MFA-PV: Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino", Santa Fe, Santa Fe.

MG-PV: Museo Provincial de Ciencias Naturales Dr. Angel Gallardo, Rosario, Santa Fe.

MPEF-PV: Museo Paleontológico “Egidio Feruglio”, Trelew, Chubut.

CTES-PZ: Centro de Tecnología Aplicada del Litoral, Corrientes.

CORD-PZ: Museo Paleontológico de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.

LIEB: Laboratorio de Investigaciones en Evolución y Biodiversidad, Universidad Nacional de la Patagonia “San Juan Bosco”, Sede Esquel, Esquel, Chubut.

PVL-UNT: Colección Vertebrados Lillo, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán, Tucumán.

URUGUAY

MHD-P: Museo Histórico Departamental de Artigas, Artigas.

BRASIL

LPP/UFAC: Laboratório de Pesquisas paleontológicas, Universidade Federal do Acre, Rio Branco.

MCL-PUC/MG: Museu de Ciências Biológicas da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte.

MERO: Museu Estadual do Estado de Rondônia, Porto Velho.

MNRJ: Museu Nacional do Rio Janeiro, Rio de Janeiro.

CANADÁ

ROM: Royal Ontarium Museum, Ontario.

ESTADOS UNIDOS

AMNH: American Museum of Natural History, New York.

FMNH: Field Museum Natural History, Chicago, Illinois.

HMNS: Houston Museum Natural Science, Houston, Texas.

LACM: Natural History Museum Los Angeles, Los Angeles, California.

UCMP: University of California Museum of Paleontology, California.

UF: Florida Museum of Natural History, Gainesville, Florida.

USMN: National Museum of Natural History, Smithsonian, Washington, Columbia.

WFIS: Wagner Free Institute of Science, Philadelphia, Pensilvania.

DINAMARCA

UZM: Universitets Zoologisk Museum, Copenhagen.

MÉXICO

IGM: Instituto de Geología y Mineralogía, Ciudad de México, Distrito Federal.

INAH: Instituto Nacional de Antropología e Historia, Ciudad de México, Distrito Federal.

ESPAÑA

MPV: Museo Paleontológico de Valencia, Valencia.

VENEZUELA

MBLUZ-P: Museo de Biología de la Universidad del Zulia, Sección de Paleontología.

2.2. Regiones de la coraza y nomenclatura de los osteodermos**2.2.1. Regiones de la coraza de los Dasypodidae y Pamphathiidae**

Los Cingulata son los únicos mamíferos que presentan una coraza ósea dérmica, recubierta por escamas córneas epidérmicas. Los caracteres de la coraza, sea tomada en conjunto, sea considerando los osteodermos que la constituyen, tienen alto valor diagnóstico (AMEGHINO, 1883, 1888, 1891a,b, 1902; LEIDY, 1889a; HOFFSTETTER, 1952; CASTELLANOS, 1946; SCILLATO-YANÉ, 1980, 1982; EDMUND, 1985b, 1987; CARTELLE & BOHÓRQUEZ, 1985; SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005; GONZÁLEZ & SCILLATO-YANÉ, 2008; CARLINI *et al.*, 2009; GONZÁLEZ RUIZ & SCILLATO-YANÉ, 2009; KRMPOTIC *et al.*, 2009; CIANCIO *et al.*, 2009; GÓIS *et al.*, en prensa). Es necesario utilizar una serie de términos para describir adecuadamente la gran diversidad morfológica que puede presentarse en los distintos taxones. A continuación se detallan los principales términos para el estudio de la coraza tomada en conjunto (estructura de la coraza).

Escudete cefálico. Este término se puede aplicar para cualquier cingulado. Consiste en osteodermos articulados en forma rígida que protegen la parte dorsal del cráneo.

Coraza dorsal. Término aplicable a todos los cingulados. En todos los Pamphathiidae conocidos y en muchos Dasypodidae, la coraza dorsal está dividida en tres regiones: escudo escapular, bandas móviles y escudo pélvico.

Escudo escapular. El escudo escapular está compuesto por osteodermos fijos, rígidamente articulados entre sí (Fig. 10A–B), y por osteodermos semimóviles o fijos articulados, los cuales se ubican en la última hilera de dicho escudo y solo poseen una articulación en la porción posterior (Fig. 10C); en algunas especies de Dasypodidae existe una hilera semimóvil anterior, con superficie articular anterior, que infrayace a la banda nuchal.

Algunos dasipódidos extinguidos (*e.g.*, *Stegotherium* Ameghino, 1887) no presentan un escudo escapular, debido a la ausencia completa de osteodermos fijos en dicha región (AMEGHINO, 1889; SCOTT, 1903, FERNICOLA & VIZCAÍNO, 2008; GONZÁLEZ & SCILLATO-YANÉ, 2008). Otro tipo de estructura de la región anterior de la coraza dorsal se presenta en los Eutatini Bordas. En *Eutatus* Gervais, 1867, por ejemplo, en la región anterior se presentan bandas nuchales, característica verificable también en varios Eupractinae y Dasypodinae (*e.g.* *Dasypus* Linné, 1758) actuales y fósiles (SCILLATO-YANÉ, 1982 y KRMPOTIC *et al.*, 2009). En *Eutatus*, *Chasicotatus* Scillato-Yané, 1979 y *Paraeuphractus prominens* (Moreno & Mercerat, 1891), en la región lateral y posteriormente a las bandas nuchales, se encuentra el pseudoescudo escapular (en ambos lados), rudimentario y limitado solo a los flancos, de forma sub-triangular (*vide* SCILLATO-YANÉ, 1975, 1979, 1982; KRMPOTIC, 2009a; KRMPOTIC *et al.*, 2009b).

Región de las bandas móviles. Las bandas móviles u osteodermos imbricados están posicionados en la región intermedia de la coraza, o bien en la intermedia y en la anterior, según los taxones (ver disposición para los Pamphathiidae; Fig. 10D–F). Según los taxones, actuales o extintos, el número de bandas móviles puede diferir mucho. *Tolypeutes* Illiger, 1811, presenta apenas tres bandas móviles. Todos los Pamphathiidae en los cuales esta región se conserva como para apreciar el carácter (*Pl. intermedia*, *Holmesina septentrionalis* y *Pamphathierium humboldtii*) presentan solo tres bandas móviles en el caparazón (*vide* EDMUND, 1985; GÓIS *et al.* en prensa).

Escudo pélvico. Está en la región posterior de la coraza dorsal. Su primera hilera consiste en osteodermos semimóviles o fijos articulados, de morfología muy similar a la de

los osteodermos móviles, pero con el margen posterior articulado en forma fija con los osteodermos de la hilera siguiente (Fig. 10G). Posteriormente, se ubican los osteodermos fijos que, al igual que los de la región escapular, están rígidamente unidos entre sí (Fig. 10H–I). No obstante, SCOTT (1903), que tuvo acceso a restos muy completos de estegoterinos (*Stegotheriini*), comenta que estos dasipódidos no poseían ni escudo escapular ni escudo pélvico, lo que implica una coraza con gran grado de movilidad.

Estuche caudal. En los Cingulata consiste en osteodermos imbricados. Según los grupos, dichos osteodermos pueden disponerse en forma de anillos concéntricos, sobre todo proximalmente (AMEGHINO, 1889; SCILLATO-YANÉ, 1982; GÓNZALEZ RUIZ, 2010). La mayoría de los Glyptodontidae poseen anillos y un tubo caudal, a veces muy largo (AMEGHINO, 1889, 1891; CASTELLANOS, 1931, 1932; HOFFSTETTER, 1958; PAULA COUTO, 1979).

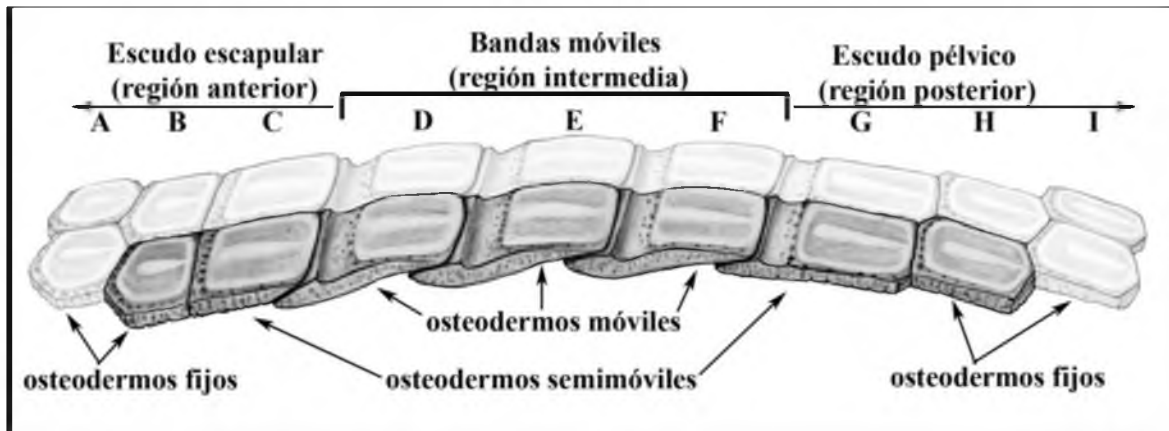


Figura 10. Disposición de los osteodermos en la coraza dorsal de Pampatheriidae, basada en la especie *Scirrotherium carinatum* (GÓIS *et al.*, en prensa). Modificado de GÓIS *et al.* (2012c).

2.2.2. Nomenclatura de los osteodermos de los Pampatheriidae

Aunque el término placa (originalmente oriundo del inglés “scute” [*vide* Edmund, 1985b]) fue por mucho tiempo empleado en las descripciones de AMEGHINO (1883, 1887, 1889, 1894) así como de otros autores, *e.g.*: SCILLATO-YANÉ (1980, 1982), CARLINI & SCILLATO-YANÉ (1993) y GONZÁLEZ & SCILLATO-YANÉ (2008), aquí se emplea el término

“osteodermo” para cada uno de los componentes óseos del exoesqueleto de los cingulados, término utilizado por primera vez por EDMUND (1985b) y posteriormente empleado en otros trabajos descriptivos (HILL, 2006; CROFT *et al.*, 2007; GÓNZÁLEZ RUIZ & SCILLATO-YANÉ, 2009; KRMPOTIC *et al.*, 2009a, b; GÓIS & SCILLATO-YANÉ, 2010; CARLINI *et al.*, 2009; WOLF, 2007; WOLF *et al.*, 2011).

Los osteodermos de los Pampatheriidae muestran una morfología muy particular dentro de los Cingulata, lo cual implica que no pueden ser descritos totalmente con la terminología usual para la ornamentación de los Dasypodidae o de los Glyptodontidae. GÓIS *et al.* (en prensa) y SCILLATO-YANÉ *et al.* (en prensa) y establecen una nueva nomenclatura, basada en una nueva especie de *Scirrotherium*; tal nomenclatura posee un valor estándar para la familia. GONZÁLEZ RUIZ *et al.*, (enviado) proponen que es posible aplicar los mismos términos de la nueva nomenclatura de los pampatéricos a otros cingulados, como los Peltephilidae Ameghino, 1894.

La nueva nomenclatura conserva algunos de los nombres empleados anteriormente, tales como: superficie sutural, forámenes anteriores y laterales, entre otros (AMEGHINO, 1883, 1887, 1889; PORTA, 1962; SCILLATO-YANÉ, 1975, 1982; EDMUND, 1985, 1987, 1996; EDMUND & THEODOR, 1997; HILL, 2006; GONZÁLEZ & SCILLATO-YANÉ, 2008; CARLINI *et al.*, 2009; KRMPOTIC *et al.*, 2009b; GÓIS & SCILLATO, 2010; WOLF *et al.*, 2011). Asimismo, reemplaza algunos nombres tradicionales de AMEGHINO, (1883a, 1889) y SCILLATO-YANÉ, (1982), como “tecla” por superficie articular anterior, “figura central” por elevación central longitudinal y varios más (*vide infra*).

Ante todo hay que distinguir la morfología general de los osteodermos fijos de aquella de los osteodermos móviles (Fig. 10), pues estos últimos presentan la superficie articular anterior y la porción intermedia, además de la superficie expuesta común a ambos (Fig. 11A–B).

La ornamentación de la superficie expuesta de todos los tipos de osteodermos de la coraza dorsal puede describirse en los siguientes términos: (A) margen lateral (término que reemplaza “marginal band”, empleado ampliamente en la bibliografía [*vide* EDMUND 1985, 1987, 1996; EDMUND & THEODOR 1997; RINCÓN & WHITE 2007; WOLF *et al.*, 2011]), el cual puede ser ancho o estrecho, y en el cual están ubicados los forámenes pilíferos; algunos osteodermos fijos cuadrangulares pueden presentar un margen posterior. (B)

elevación marginal (sustituye “marco”, usado por PORTA [1962], y “submarginal band” [ver EDMUND 1985, 1987, 1996; EDMUND & THEODOR 1997; RINCÓN & WHITE 2007; WOLF *et al.*, 2011]), que delimita externamente la superficie expuesta ornamentada; esta elevación marginal es muy alta en *Scirrotherium*, *Kraglievichia* y *Holmesina*, y débilmente indicada o ausente en *Pampatherium* y *Vassallia*. (C) Depresión longitudinal (en lugar de “surco” [AMEGHINO, 1889; SCILLATO-YANÉ, 1982] o “sulcus” [EDMUND, 1985, 1987]), la cual se encuentra entre la elevación marginal y la elevación central longitudinal; en algunos casos es superficial y en otros más profunda. (D) Elevación central longitudinal (en lugar de “figura central”), la cual se ubica en el centro de la superficie expuesta; es la estructura más visible en muchas especies de Pampatheriidae, dado que, a diferencia de los dasipódidos y gliptodóntidos, estos no poseen figuras periféricas, ni tampoco surco surcos central y radiales. (E) Forámenes anteriores y laterales, que se ubican en la porción intermedia y en los márgenes laterales, respectivamente.

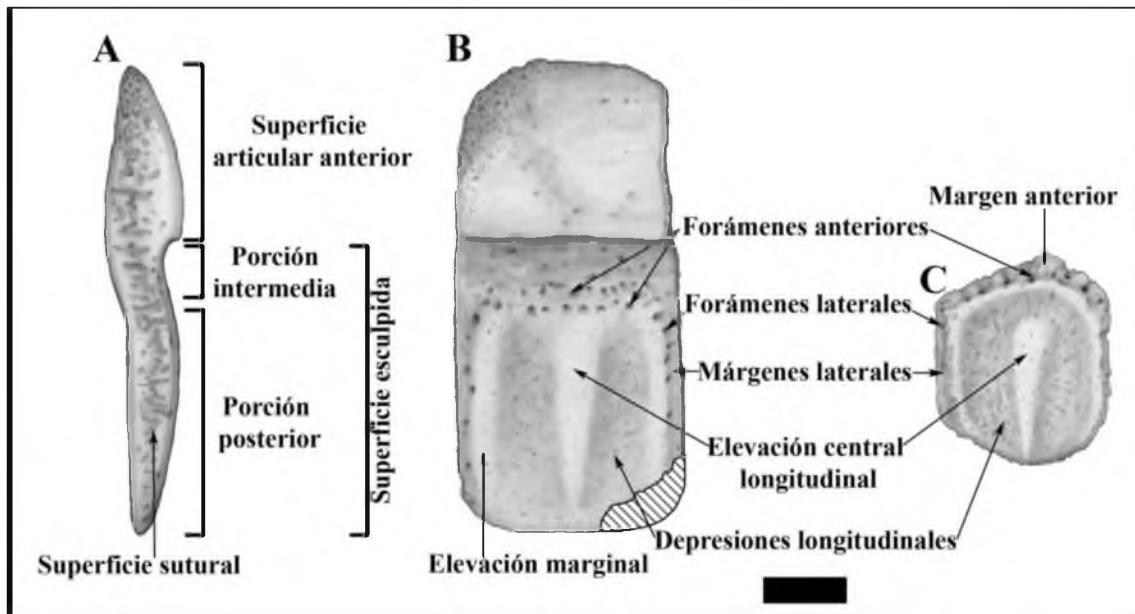


Figura 11. Nomenclatura de los osteodermos de los Pampatheriidae (Modificada de GÓIS *et al.*, en prensa), basada en la especie *Scirrotherium carinatum* sp. nov. (A–B) osteodermo móvil (holotipo, MLP 69-IX-8-13ab). (C) osteodermo fijo del escudo escapular (paratipo, MLP 69-IX-8-13ac). Escala: 10 mm. Ilustración Manuel Sosa.

2.3. Descripción de las medidas

2.3.1. Coraza dorsal

- 1) Longitud máxima: distancia escotadura cefálica/escotadura caudal a través del arco anteroposterior de circunferencia del dorso sobre el plano sagital (**LM**).

2.3.2. Estuche caudal

- 1) Longitud máxima (**LM**).

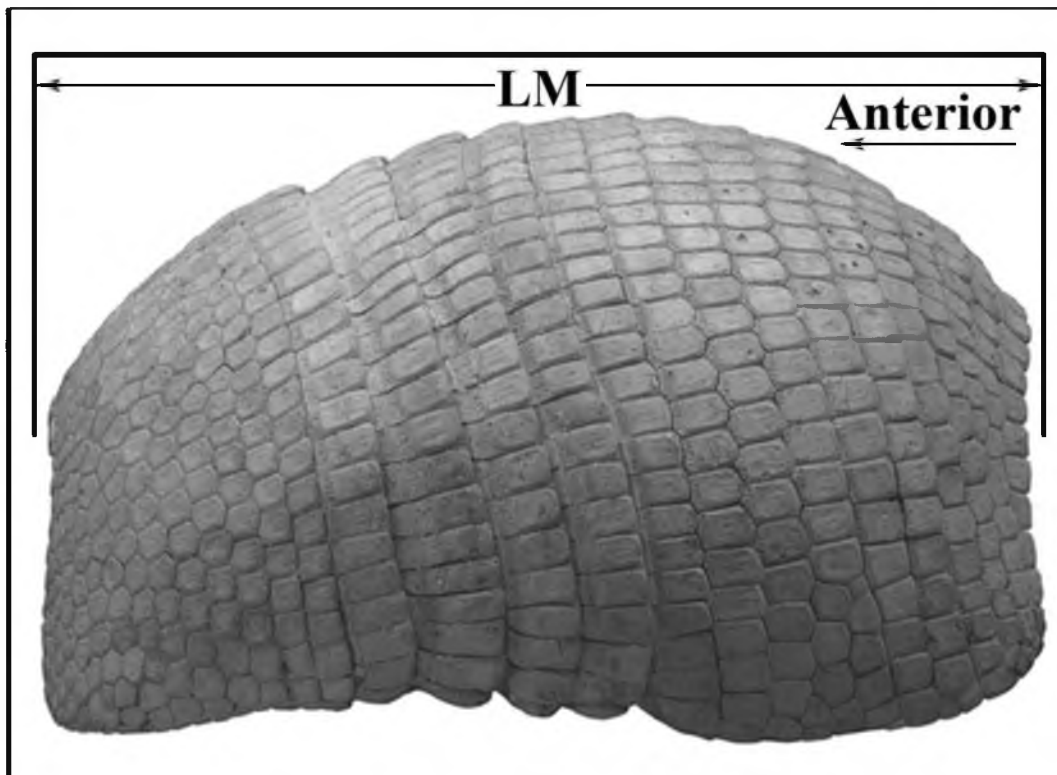


Figura 12. Coraza dorsal del espécimen *Pamphaterium humboldtii* (MCL 900).

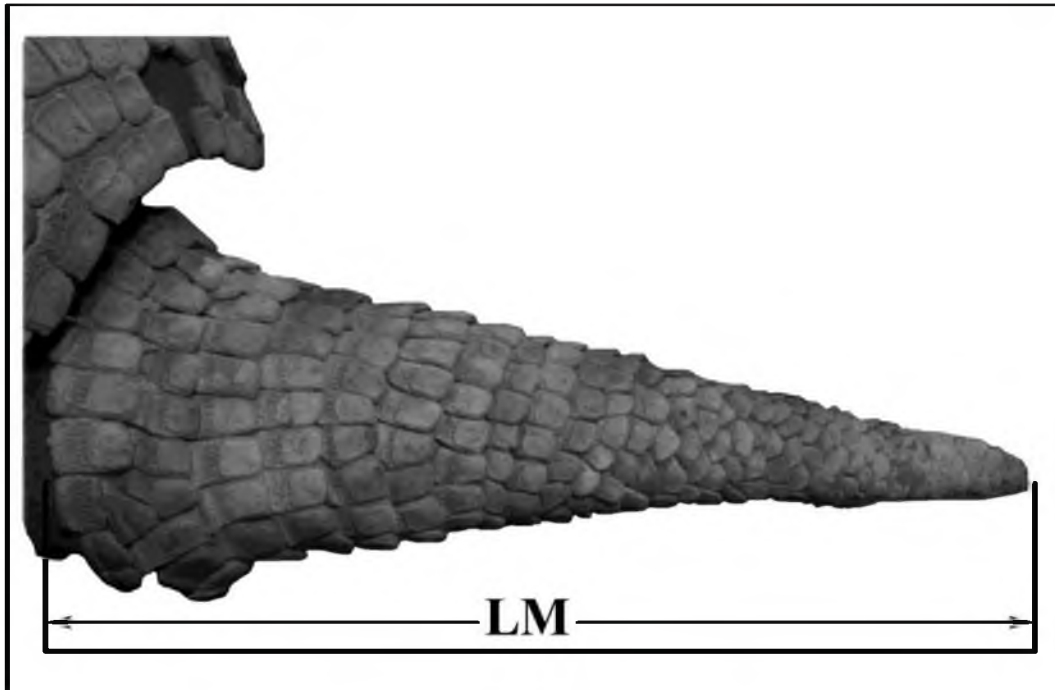


Figura 13. Estuche caudal de *Pampatherium humboldtii* (MCL-900).

2.3.3. Osteodermos de distintas regiones de la coraza dorsal

- 1) Largo anteroposterior (**LAP**).
- 2) Ancho transversal (**AT**).
- 3) Espesor tomado desde la mitad del osteodermo (**E**).

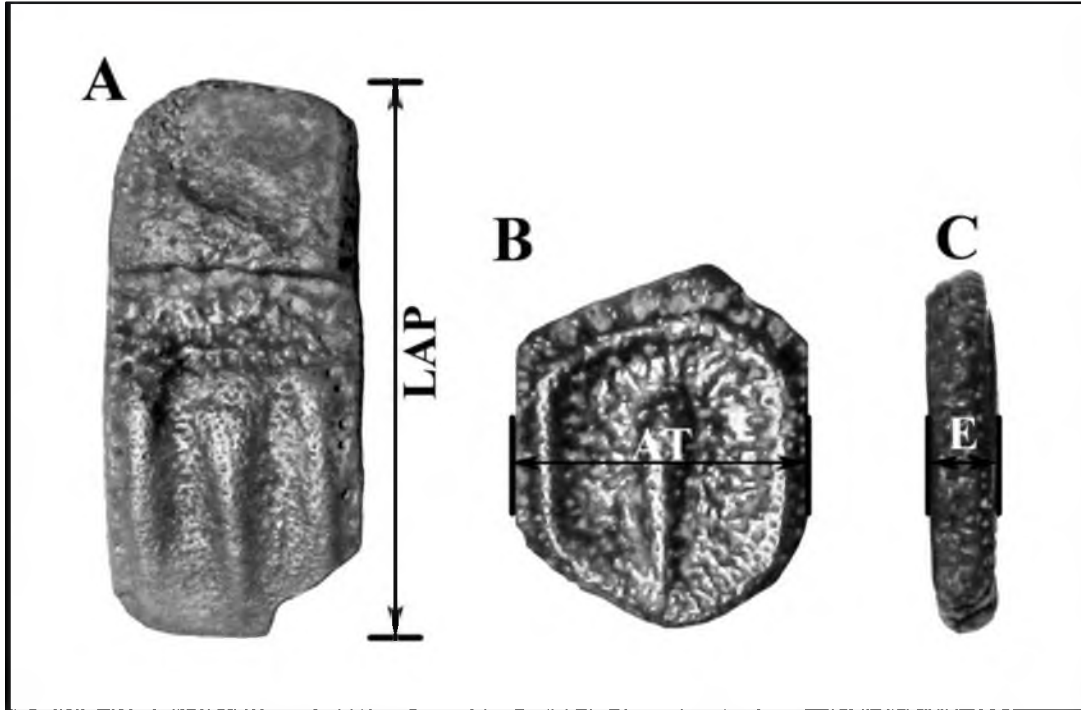


Figura 14. Ilustración de los osteodermos: móvil (A), fijos (B–C) de *Scirrotherium* sp. nov. (MLP 69-IX-8-13AB, 69-IX-8-13AC, holotipo y paratipo respectivamente).

2.4. Craneanas

2.4.1 Vista dorsal

- 1) Longitud craneal máxima (LCM): distancia medida desde el extremo anterior de los nasales hasta el extremo más distal de la cresta lambdoidea.
- 2) Longitud de los huesos nasales (LN).
- 3) Longitud de los huesos frontales (LF).
- 4) Longitud de los huesos parietales (LPA).

2.4.2. Vista ventral

- 1) Longitud máxima del paladar óseo: distancia extremo anterior de los premaxilares/extremo posterior del palatino (LP).
- 2) Longitud máxima de la serie dentaria del maxilar (LSDM).
- 3) Diámetro antero-posterior de los molariformes (DAP).

- 4) Ancho máximo del *foramen magnum* (AMFM).
- 5) Ancho bicondilar (ABCO).

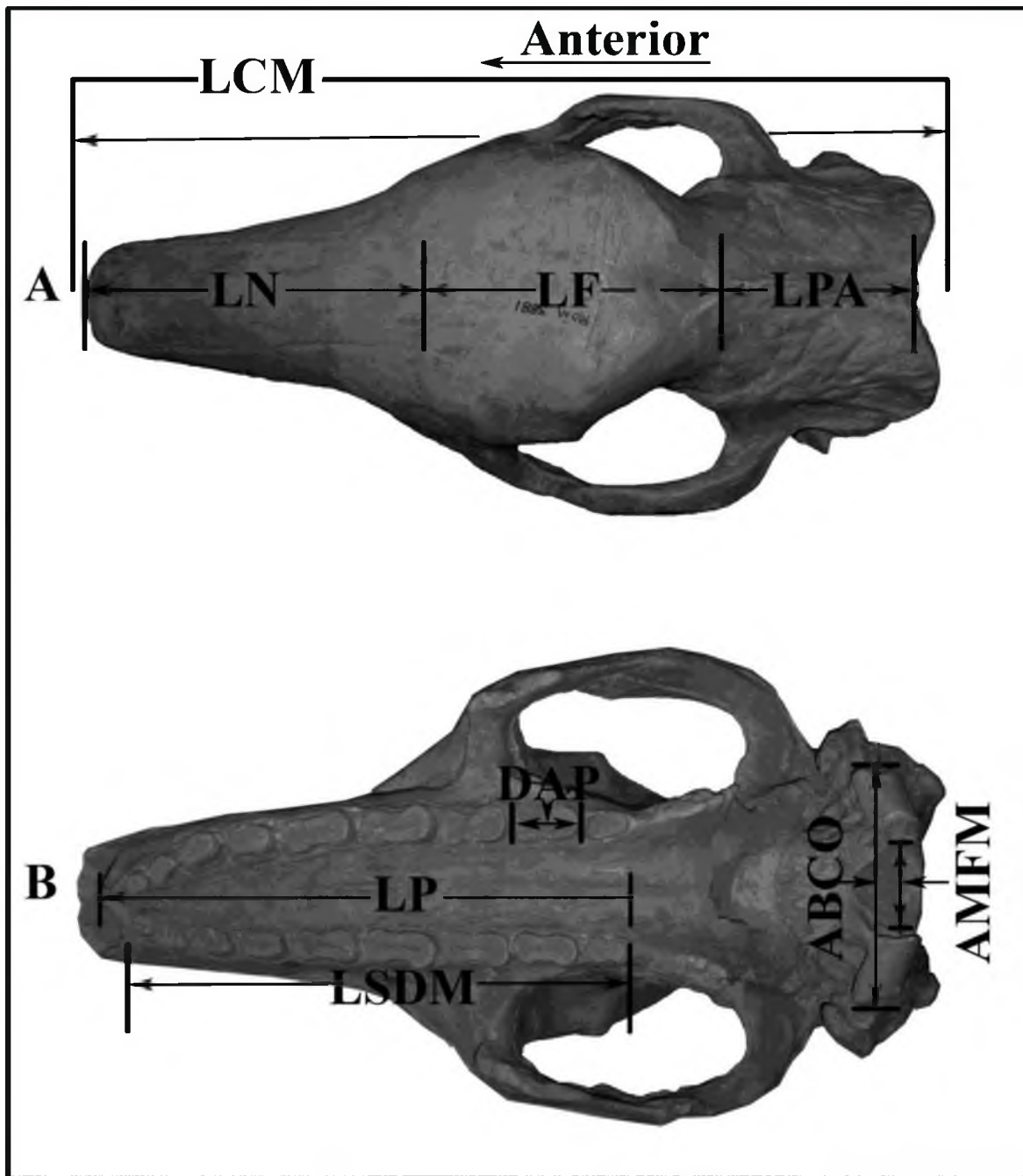


Figura 15. Cráneo de *Holmesina occidentalis* (ROM 3881), en vistas: (A) Dorsal. (B) Ventral.

2.4.3. Mandíbula

- 1) Altura de la rama ascendente: distancia del borde superior del proceso coronoide hasta el borde inferior de la rama horizontal (**ARA**).
- 2) Longitud mandibular máxima (**LMM**): distancia desde el extremo anterior de la sínfisis mandibular hasta el proceso angular.
- 3) Altura de la rama horizontal (**ARHmf7**) a nivel del séptimo molariforme.
- 4) Longitud de la serie dentaria: distancia extremo anterior del Mf1/borde posterior del último molariforme (**LSDMD**).
- 5) Diámetro anterior-posterior (**DAT**) de los molariformes.

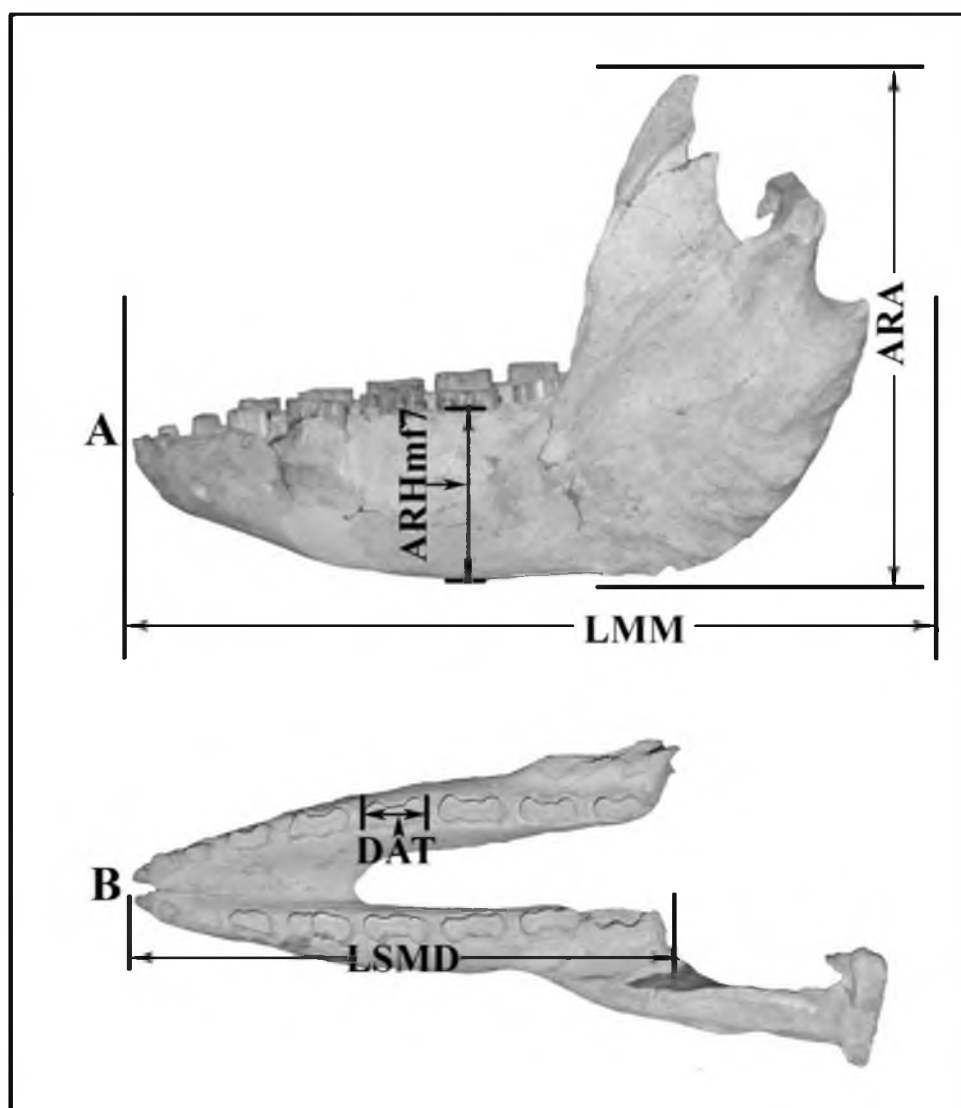


Figura 16. Mandíbula casi completa de *Pampatherium humboldtii* (MLP 81-X-30-1).

2.5. Postcráneo

2.5.1. Húmero

- 1) Longitud máxima del húmero (**LMH**): distancia entre la cabeza humeral proximal hasta la tróclea distal.
- 2) Ancho máximo proximal humeral (**AMPH**): ancho máximo medido entre el tubérculo mayor y el tubérculo menor.
- 3) Ancho máximo de la tróclea distal (**AMTD**): distancia entre el epicóndilo medio y el extremo lateral de la tróclea humeral.
- 4) Longitud del tubérculo mayor hasta el extremo distal de tuberosidad deltoidea (**LTD**).

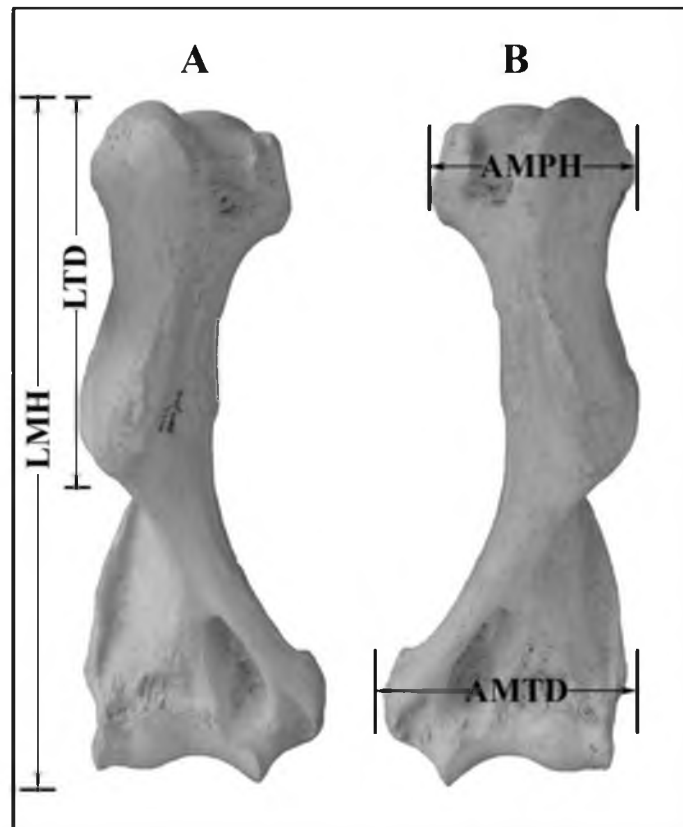


Figura 17. Húmeros derecho e izquierdo de *Pampatherium humboldtii* (MCL 900/01–02).

2.5.2. Radio

- 1) Longitud del radio (**LMR**): longitud desde el extremo proximal hasta el extremo distal.

2.5.3. Ulna

- 1) Longitud máxima de la ulna (**LMU**): distancia entre la extremidad próximo lateral y la extremidad distal del proceso estiloides.

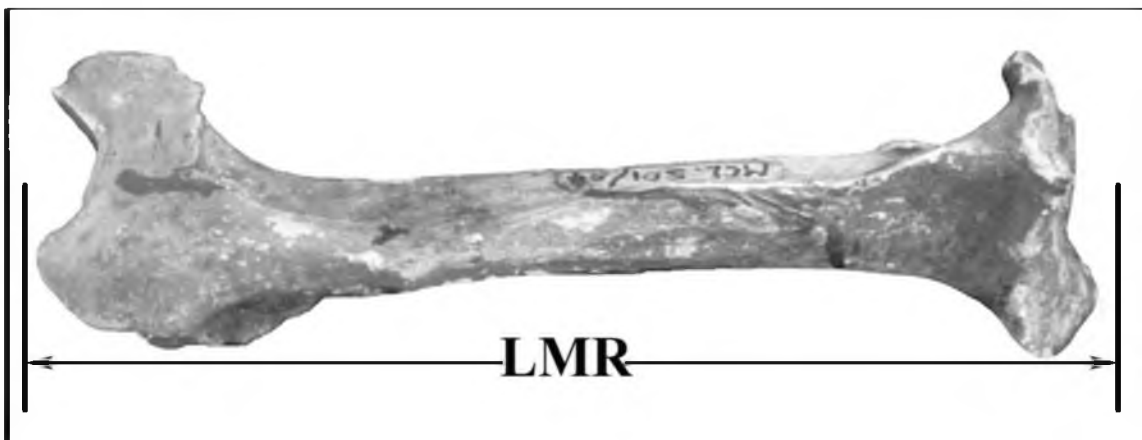


Figura 18. Radio izquierdo de *Holmesina paulacoutoi* (holotipo, MCL 501-04).

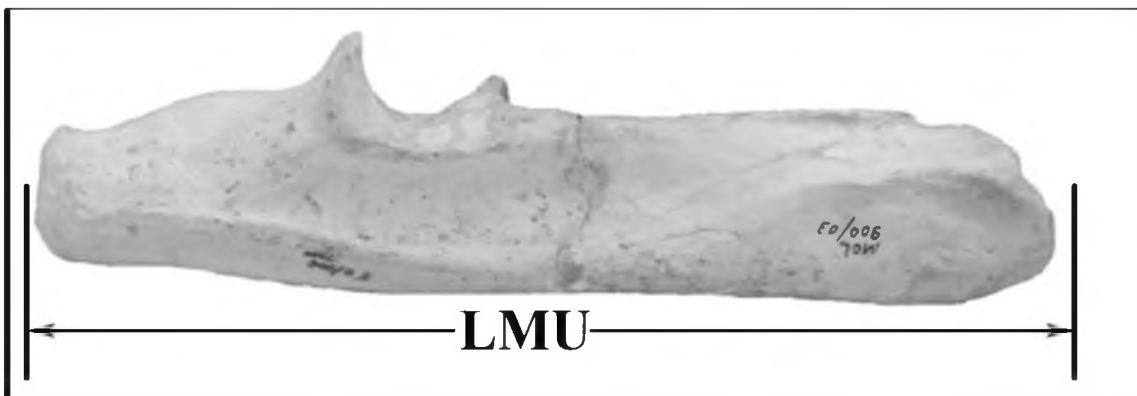


Figura 19. Ulna derecha de *Pamphaterium humboldtii* (MCL 900-03).

2.5.4. Fémur

- 1) Longitud máxima del fémur (**LMF**): distancia desde el borde superior del trocánter mayor hasta el cóndilo medial interno.
- 2) Ancho transverso en el tercer trocánter (**AT**).
- 3) Ancho máximo de la epífisis distal (**AEDF**): ancho medio entre los dos cóndilos distales

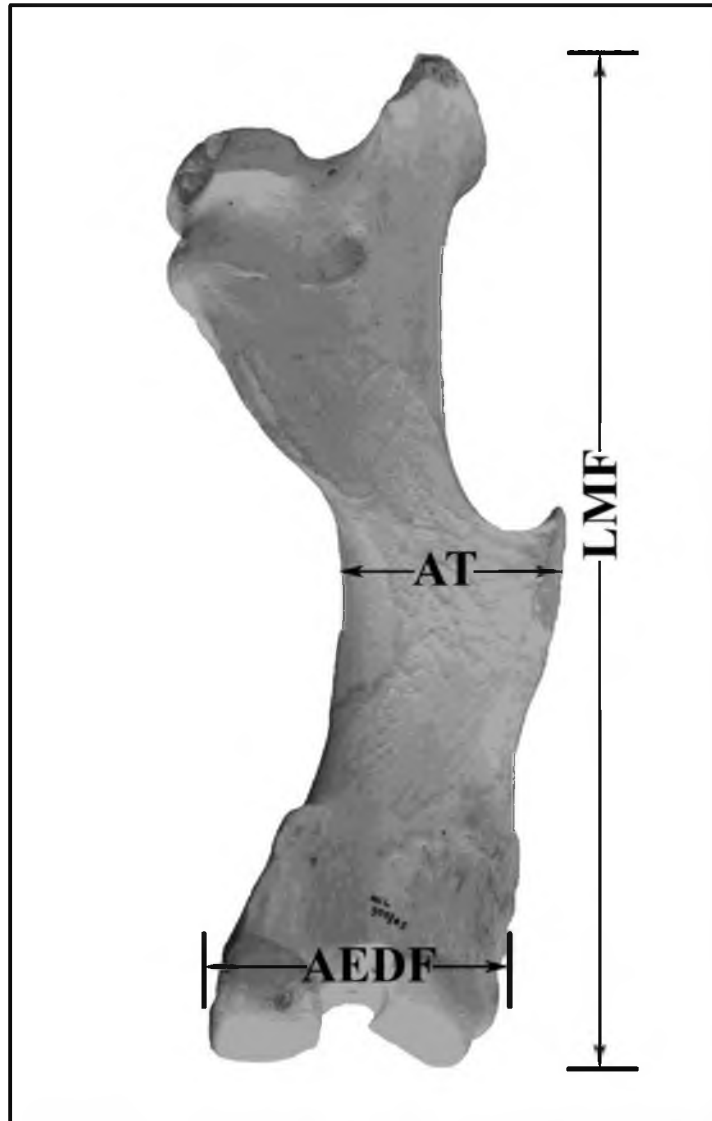


Figura 20. Fémur derecho de *Pamphotherium humboldtii* (MCL-900/05).

2.5.5. Calcáneo

- 1) Longitud total máxima del calcáneo (**LCA**).
- 2) Ancho máximo de las facetas (**AFAC**).

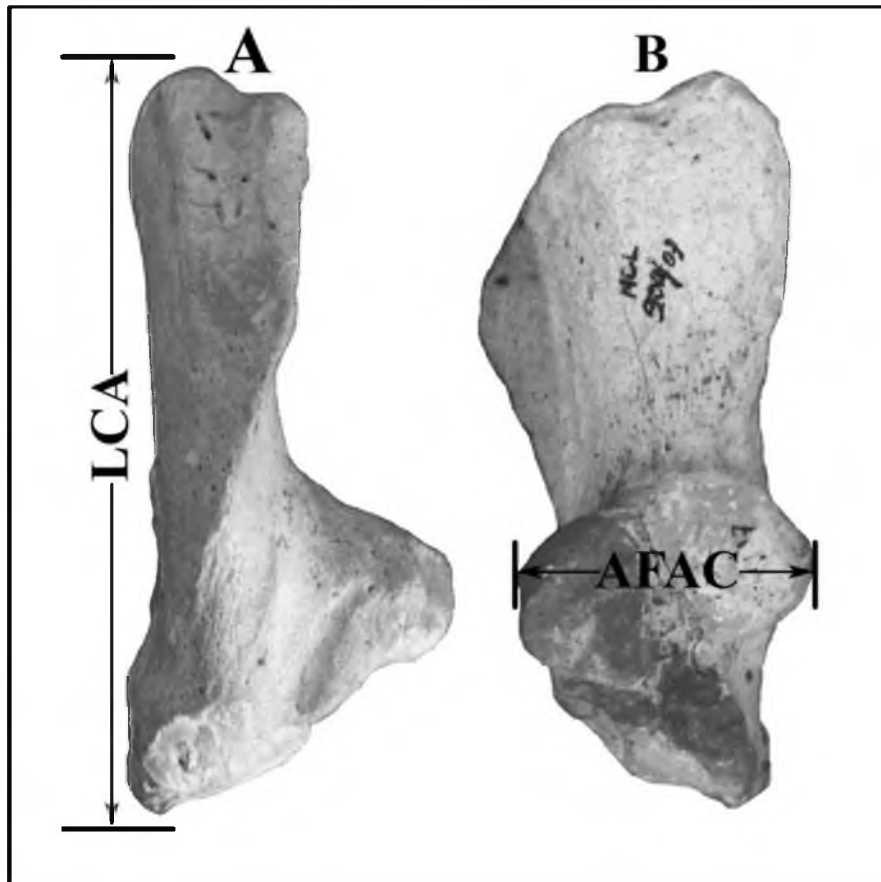


Figura 21. Calcáneo izquierdo de *Pampatherium humboldtii* (MCL 900-07). Vista lateral y anterior.

2.5.6. Astrágalo

- 1) Longitud total (**LTA**)
- 2) Diámetro transverso de la cabeza (**DTA**)

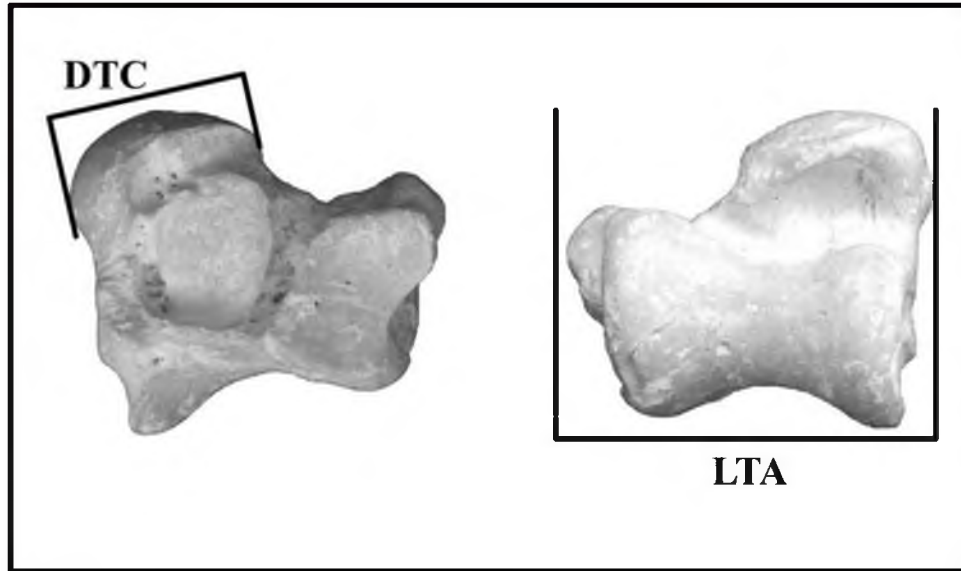


Figura 22. Astrágalo izquierdo de *Pampatherium humboldtii* (MCL 900-08). Vista anterior y ventral.

2.6. Análisis Filogenético

El estudio filogenético está centrado en la revisión de los géneros de la familia Pampatheriidae, así como de otros Cingulata representativos (ver taxones utilizados, en el Cap. 5). De este modo, se somete a prueba la hipótesis de la monofilia de los Pampatheriidae y su grado de parentesco con diferentes grupos de cingulados. Los pasos que se siguieron fueron:

1) Análisis de los caracteres: se analizaron los caracteres morfológicos de la coraza y osteodermos, restos craneanos y postcraneanos de los distintos ejemplares. Los caracteres fueron codificados y llevados a una matriz de taxones por caracteres. Se eligieron caracteres binarios y multiestado. Todos los caracteres fueron considerados con el mismo peso y sin ordenar.

2) Construcción de cladogramas: el principio de parsimonia (EDWARDS & CAVALLI-SFORZA, 1963) es el criterio metodológico adoptado por el cladismo, en el cual el árbol más corto constituye la reconstrucción más probable de la filogenia del grupo. El principio de parsimonia sostiene que la explicación más simple (aquella con menor números de cambios evolutivos) es preferible a la más compleja (CAMIN & SOKAL, 1965; KLUGE & FARRIS,

1969). Este estudio se realizó con el programa TNT (Tree analysis using New Technology; GOLOBOFF, 2000).

Para el análisis de la matriz de datos se realizó una búsqueda exacta bajo pesos iguales y la regla de colapsamiento utilizada fue la de “minimum length”.

3. REVISIÓN SISTEMÁTICA

En este capítulo se revisa la taxonomía alfa (*sensu* MAYR, 1969) de todos los Pamphateriidae que están registrados desde el Eoceno tardío hasta el Holoceno temprano. Se ofrece la situación nomenclatural, comentarios sobre los taxones ya conocidos y descripción de otros nuevos. El tratamiento de la sistemática de los géneros y especies está ordenado cronológicamente y la descripción anatómica de los materiales tipos y aquellos referidos a cada taxón serán tratados luego de los aspectos sistemáticos. Los taxones que fueron clasificados erróneamente como Pamphateriidae serán abordados al final de este capítulo.

3.1. Sistemática Paleontológica

Superorden XENARTHRA Cope, 1889

Orden CINGULATA Illiger, 1811

Superfamilia GLYPTODONTOIDEA, Gray 1869

Familia PAMPATHERIIDAE Paula Couto, 1954 (*vide* PAULA COUTO, 1954: 6; PAULA COUTO, 1980: 527)

Sinonimia: MESODONTIA Ameghino, 1885 (AMEGHINO, 1885: 131)

CHLAMYTHERIDAE Ameghino, 1889 (AMEGHINO, 1889: 853)

CHLAMYDOTHERIINAE Lydekker, 1895 (LYDEKKER, 1895: 52)

CHLAMYDOTHERIINI Winge, 1915 (*in partim* WINGE, 1915: 219)

CHLAMYTHERIINAE Hay, 1929 (HAY, 1930: 417)

CHLAMYDOTHERIOIDEA Bordas, 1939 (BORDAS, 1939: 448)

Diagnosis: Talla mediana a grande, mayor que *Priodontes maximus* (Dasypodidae) y menor que *Glyptodon clavipes* (Glyptodontidae). Escudo escapular corto y sin ninguna movilidad, a diferencia de *Paraeuphractus* y *Eutatus* (Dasypodidae) (ambos con pseudoescudo escapular). Reducción extrema del número de bandas móviles (tres en las especies en las cuales esta región es conocida), al igual que en las especies de *Tolypeutes*

(Dasypodidae). Escudo pélvico muy grande, casi el doble del escapular. Osteodermos de gran tamaño (principalmente en las formas pleistocenas) y muy gruesos (proporcionalmente más que en los Dasypodidae, pero menos que en los Glyptodontidae). Superficie esculpida menos ornamentada que en los Dasypodidae, de manera similar a los Peltephilidae, sin figuritas periféricas. Cráneo largo, algo truncado anteriormente, menos puntiagudo que en los Dasypodidae. Frontales convexos, senos maxilares bien desarrollados; región parietal ancha, con la cresta sagital pronunciada y muy rugosa; arcada cigomática más robusta que en todos los Dasypodidae (especialmente en el punto de contacto yugal-escamosal) y con principio de apófisis descendente, pero menos evidente que en los Glyptodontidae. Pterigoideos grandes, rugosos y expandidos lateralmente. 9/9 molariformes, los primeros subelípticos y los posteriores bilobulados o trilobulados, estos últimos muy parecidos a aquellos de los Glyptodontidae. Paladar más largo que en los Dasypodidae (en relación con el largo total del cáneo), a semejanza de *Propalaeohoplorus* (Glyptodontidae), pero menos que en formas más derivadas de Glyptodontidae (*Doedicurus*, *Panochthus*, *Neosclerocalyptus* y *Glyptodon*). Conducto auditivo externo y bulla timpánica ausentes. Mandíbula muy robusta, con gran ángulo mandibular, rama ascendente muy alta e inclinada hacia atrás (hacia adelante en *Proeutatus* y en los Glyptodontidae). Vertebrae cervicales II a V fusionadas (hueso mesocervical) y la VII unida a las dorsales I y II. Extremidades anteriores y posteriores pentadáctilas, con los dedos 2.º y 3.º casi de la misma longitud (el 3.º más largo que el 2.º en la mayoría de los Dasypodidae). Extremidades posteriores más robustas que las anteriores. Pies con falanges ungueales semejantes entre sí, cortas y deprimidas.

3.1.1. Gen. nov. A Góis, González Ruiz, Ciancio & Scillato-Yané (en preparación).

Diagnosis: Talla pequeña, comparable la de *Scirrotherium*. Osteodermos con superficie sutural poco dentada. Osteodermos fijos con margen anterior y márgenes laterales más estrechos que en cualquier otra especie de Pamphathiidae, con numerosos forámenes anteriores y laterales muy pequeños. Elevación marginal ausente. Depresión longitudinal más profunda que en *Scirrotherium hondaense*, *Vassallia minuta* y *Pampatherium*, pero

menos que en *Kralgievichia paranensis*, *S. carinatum* y *Holmesina*. Elevación central longitudinal más corta y menos carenada que en *S. carinatum*. Osteodermos móviles con la porción intermedia más angosta que en los restantes Pampatheriidae; más rugosa que en *Scirrotherium* y *Pampatherium*, y menos que en *Holmesina*. Forámenes anteriores ocupando toda la porción intermedia, sin conformar hileras. Márgenes laterales más estrechos que en *Scirrotherium* y *V. minuta*, a semejanza de *P. typum*; forámenes laterales numerosos y muy pequeños. Elevación marginal ancha y menos elevada que en *S. carinatum*. Depresiones laterales menos profundas que en *Scirrotherium*, *K. paranensis* y *Holmesina*, pero más que en *V. minuta* y *Pampatherium*. Elevación central longitudinal más carenada que en cualquier otro Pampatheriidae; confluyente con los forámenes anteriores de la porción intermedia, más corta que en *S. carinatum*. Osteodermos semimóviles del escudo pélvico cortos y anchos, con la porción intermedia más reducida y menos profunda que en los móviles, con menor número de forámenes anteriores, dispuestos en forma de arco. Márgenes laterales estrechos y elevación marginal prácticamente ausente. Depresión longitudinal más superficial que los móviles. Elevación central longitudinal menos aguda y más convexa que en los móviles.

Especie tipo: Gen. nov., sp. nov. A Góis, González Ruiz, Ciancio & Scillato-Yané (en preparación).

Especies referidas: Solo la especie tipo.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Gran Hondonada y Cerro Blanco, departamento de Tehuelches, provincia de Chubut, Argentina. Formación Sarmiento, Mustersense (*vide* MARSHALL *et al.*, 1983), Eoceno superior.

Consideraciones sistemáticas: AMEGHINO (1902) establece el que sería hasta entonces el “Chlamydotheriidae” (=Pampatheriidae) más antiguo, *Machlydotherium* Ameghino, 1902. Hasta hace poco, el género aludido estaba representado por cuatro especies, a saber: *M. asperum* Ameghino, 1902, *M. ater* Ameghino, 1902, ?*M. intortum* Ameghino, 1902 y ?*M. sparsum* Ameghino, 1902. CIANCIO *et al.* (2012) crean el nuevo género *Yuruatherium* Ciancio, Carlini, Campbell & Scillato-Yané, 2012, basado en *Yu. tropicalis* Ciancio,

Carlini, Campbell & Scillato-Yané, 2012, y trasladan a él *M. intortum*, de lo cual resulta la nueva combinación *Yu. intortum* (vide CIANCIO *et al.*, 2012).

Con respecto a *M. asperum* (especie tipo), AMEGHINO (1902a) la reconoce a base de un molariforme bilobulado (muy semejante a aquellos de los Pampatheriidae) y 28 osteoderms. CIANCIO *et al.* (2012: 8) comentan respecto de este único molariforme: “An exception is fragmentary tooth, which is bilobed and worn such that it presents a central ridge separating two asymmetrical diverging planes. This tooth is the strongest argument for assigning *Machlydotherium* to the Pampatheriidae, given that the dentition of the oldest and undoubted known pampatheriids (*Scirrotherium hondaense* Edmund & Theodor, 1997) consisted of bilobed elements. However, there is no evidence that this tooth was ever associated with the osteoderms”.

El autor de esta Tesis opina que no hay evidencias para asumir que *Machlydotherium* sea un pampatérico y lo considera un taxón *incertae sedis* dentro de los Cingulata. Mayores detalles acerca de *Machlydotherium* se suministrarán al final de este capítulo.

3.1.2. Gen. nov., sp. nov. A Góis, González Ruiz, Ciancio & Scillato-Yané (en preparación)

Lámina 1

Diagnosis: La misma del género, por monotipia.

Holotipo: MLP 69-III-24-319, 13 osteoderms del mismo individuo, de los cuales uno fijo del escudo escapular (Lám. 1, Fig. A–B); seis móviles, de los cuales uno completo (Lám. 1, Fig. C), tres prácticamente completos con una leve rotura en el extremo de la superficie articular anterior (Lám. 1, Figs. D–F), dos con gran parte de la superficie articular anterior fragmentada, de los cuales uno con el borde posterior izquierdo roto (Lám. 1, Figs. G–H) y un osteodermo que solo conserva gran parte de la superficie articular anterior y parte de la superficie esculpida, y que puede ser tanto móvil como semimóvil del escudo pélvico (Lám. 1, Fig. I); dos semimóviles del escudo pélvico, probablemente marginales (Lám. 1, Figs. J–K); uno marginal de las bandas móviles (Lám. 1, Fig. L); uno de la escotadura

caudal (Lám. 1, Fig. M); y uno del estuche caudal (Lám. 1, Fig. N). **Procedencia geográfica y estratigráfica:** La Gran Hondonada, departamento de Tehuelches, provincia de Chubut, Argentina. Formación Sarmiento, Edad Mustersense, Eoceno tardío.

Paratipo: UCMP 29407, dos osteodermos del mismo individuo, de los cuales uno móvil (Lám. 1, Fig. Ñ) y el otro móvil o semimóvil del escudo pélvico (Lám. 1, Fig. O).

Procedencia geográfica y estratigráfica: Cerro Blanco, departamento de Tehuelches, provincia de Chubut, Argentina. Formación Sarmiento, Edad Mustersense, Eoceno tardío.

Distribución geográfica y estratigráfica: Departamento de Tehuelches, provincia de Chubut, Argentina. Formación Sarmiento (SPALLETTI & MAZZONI, 1985) o Grupo Sarmiento (SIMPSON, 1941; PASCUAL & ODREMAN RIVAS, 1971, 1973, ANDREIS, 1977; SPALLETTI & MAZZONI, 1977; SPALLETTI & MAZZONI, 1979; MAZZONI, 1985). La presencia de los fósiles guías, *e.g.*: *Plesiofelis* Roth, 1903, *Pseudoeutatus* Ameghino, 1902, *Astraponotus* Ameghino, 1901, y *Rhyphodon* Roth, 1899, entre otros, ha permitido asignar esta fauna al Mustersense (MARSHALL *et al.*, 1983), Eoceno tardío.

3.1.3. *Scirrotherium* Edmund & Theodor, 1997

Diagnosis: Talla pequeña, algo mayor que en *V. minuta*, menor que en *K. paranensis*, y mucho menor que en *Pampatherium* y *Holmesina*. Osteodermos muy delgados, con superficie sutural más dentada que en Gen. nov., sp. nov. A, *V. minuta* y *Pampatherium*; superficie esculpida muy ornamentada, con márgenes laterales anchos, elevación marginal pronunciada, depresiones laterales profundas y elevación central longitudinal más carenada que en Gen. nov., sp. nov. A, *V. minuta* y *K. paranensis*. Cráneo deprimido y con el rostro más corto que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*. Cresta maxilar menos marcada que en cualquier otro Pampatheriidae. Constricción postorbitaria menos marcada que en *Kraglievichia* y *Holmesina*. Cresta sagital menos elevada y región parietal menos rugosa que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*, *Pampatherium* y *Holmesina*. Rama horizontal de la mandíbula baja y de base recta, a diferencia de *Kraglievichia* cf. *paranensis*, *Pampatherium* y *Holmesina*. Rama ascendente menos inclinada hacia atrás que en *V. minuta* y *Kraglievichia* cf. *paranensis*. Surco milohioideo más extendido hacia adelante que en

Pampatherium y *Holmesina*, a semejanza de *Kraglievichia* cf. *paranensis*, y más estrecho y menos profundo que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*. Molarifomes superiores e inferiores más cortos y anchos que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*; capas de dentina compacta (externa y axial) apenas marcadas, a semejanza de *Holmesina*.

Especie tipo: *S. hondaense*.

Especies referidas: La especie tipo y *S. carinatum*.

Procedencia geográfica y estratigráfica: En Colombia, Formación La Victoria y Formación Villavieja (Edad Laventense, Mioceno medio, *vide* EDMUND & THEODOR, 1997). En Argentina, en las barrancas de la margen derecha del río Paraná, entre Paraná y Villa Urquiza, provincia de Entre Ríos, “Conglomerado osífero” de la Formación Ituzaingó (Edad Huayqueriense, Mioceno superior [CIONE *et al.*, 2000; GÓIS *et al.*, en prensa; SCILLATO-YANÉ *et al.*, en prensa]); Chubut, Península Valdés, Formación Puerto Madryn (Edad Huayqueriense, Mioceno superior [DOZO *et al.*, 2002; DOZO *et al.*, 2010; GÓIS *et al.*, en prensa; SCILLATO-YANÉ *et al.* en prensa]). En Brasil, estado de Acre, Formación Solimões (Edad Huayqueriense, Mioceno superior [GÓIS *et al.*, en prensa; SCILLATO-YANÉ *et al.*, en prensa]).

Consideraciones sistemáticas

PORTA (1962) describe osteodermos procedentes del Grupo Honda (Colombia), asignándolos, según los casos, a *Kraglievichia paranensis*, *Kraglievichia* cf. *paranensis* y *Kraglievichia* sp.

ROBERTSON (1976) atribuye a *Vassallia* los citados osteodermos, aunque sin fundamentación alguna. En consecuencia, la presencia de *Kraglievichia* estaba aceptada para el Mioceno medio de Colombia (*vide* PORTA, 1962; HIRSCHFELD & MARSHALL 1976; SCILLATO-YANÉ, 1982; MARSHALL *et al.*, 1984).

EDMUND & THEODOR (1997) reconocen un nuevo género y especie de Pampatheriidae para el Grupo Honda de Colombia, al que denominan *Scirrotherium hondaensis*, y le asignan todos los materiales previamente estudiados por PORTA (1962).

3.1.4. *S. hondaense* Edmund & Theodor, 1997

Láminas 2–5

Sinonimia: *S. hondaensis* Edmund & Theodor, 1997 (EDMUND & THEODOR, 1997: 228).

Diagnosis: Talla pequeña, comparable a la de *S. carinatum*, menor que en *K. paranensis* y *Pl. intermedia*, y mucho menor que en Gen. nov., sp. nov. B, *Pampatherium* y *Holmesina*. Superficie esculpida menos ornamentada que en *S. carinatum*. Osteodermos más gruesos que en *S. carinatum* y mucho más delgados que en *K. paranensis*, *Pl. intermedia*, *Pampatherium* y *Holmesina*. Osteodermos fijos (escapulares y pélvicos) con márgenes laterales más estrechos que en *S. carinatum*, a semejanza de *V. minuta*, pero menos que en *K. paranensis*. Elevación marginal menos elevada que en *S. carinatum*, pero mucho menos que en *K. paranensis* y *Holmesina*. Depresiones laterales menos profundas que en *S. carinatum* y mucho menos que en *K. paranensis*. Elevación central longitudinal corta y menos delimitada que en en Gen. nov., sp. nov. A, *S. carinatum*, *K. paranensis* y *Holmesina*. Osteodermos móviles con la porción intermedia menos rugosa que en *S. carinatum* y *K. paranensis*. Doble hilera de forámenes anteriores (grandes y profundos) dispuestos regularmente, a semejanza de *V. minuta*, mientras que en *K. paranensis* y *V. maxima* con más de dos hileras. Márgenes laterales más estrechos que en *S. carinatum*, pero más anchos que en *K. paranensis*, *V. minuta* y *Pl. intermedia*. Elevación marginal menos elevada, que en *S. hondaense*, pero mucho menos que en *K. paranensis*. Elevación central longitudinal iniciándose muy anteriormente corta, baja y redondeada, en cambio larga y carenada en *S. carinatum*. Cresta maxilar menos marcada que en cualquier otro Pampatheriidae. Constricción postorbitaria menos marcada que en *Kraglievichia* y *Holmesina*. Cresta sagital menos elevada y región parietal menos rugosa que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*, *Pampatherium* y *Holmesina*. Rama horizontal de la mandíbula baja y de base recta, a diferencia de *Kraglievichia* cf. *paranensis*, *Pampatherium* y *Holmesina*. Rama ascendente menos inclinada hacia atrás que en *V. minuta* y *Kraglievichia* cf. *paranensis*. Surco milohioideo más extendido hacia adelante que en *Pampatherium* y *Holmesina*, a semejanza de *Kraglievichia* cf. *paranensis*, y más estrecho y menos profundo que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*. Molarifomes superiores e inferiores

más cortos y anchos que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*; capas de dentina compacta (externa y axial) apenas marcadas, a semejanza de *Holmesina*.

Holotipo: UCMP 40201, cráneo muy fragmentado, con ambos márgenes alveolares incompletos. De la porción anterior izquierda se preservan los Mf1, Mf2, Mf3, Mf4 y Mf5 (incompleto); de la derecha, los Mf4 y Mf5. Un fragmento del maxilar izquierdo conserva los Mf7 (incompleto), Mf8 y Mf9 (Edmund & Theodor, 1997, Fig. 14.1, A–D; cf. con la Lám. 3, Figs. A–C, fotografías tomadas en el 2012, que no coinciden totalmente con los dibujos que presentan los autores). **Procedencia geográfica y estratigráfica:** La Venta, Colombia, Grupo Honda, Laventense, Mioceno medio.

Paratipo: UCMP 40056, rama mandibular derecha con los mf1–3 y mf5–9, y el alvéolo del mf4; con el ángulo mandibular casi completo y gran parte del proceso ascendente fragmentado. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** La Venta, Colombia, Grupo Honda, Edad Laventense, Mioceno medio.

Hipodigma: El holotipo, el paratipo e IGM 250533, partes del cráneo, de la mandíbula, vértebras y osteodermos asociados del mismo individuo. UCMP 37924, 38066, e IGM 182192, osteodermos (Láms. 3–5).

Distribución geográfica y estratigráfica: Restringida a La Venta, Valle Magdalena, Villavieja, departamento de Huila, Colombia. Los restos de la especie provienen de las localidades V4503, 4530, 40056, 4519, 3724 y 38066. El nombre “Honda” fue utilizado por primera vez por HETTNER (1892). Formación La Victoria y Formación Villavieja del Grupo Honda (Laventense, Mioceno medio). La estratigrafía general de La Venta fue establecida por ROYO & GÓMEZ (1946). Posteriormente, FIELDS (1959) y GUERRERO (1997) proponen una estratigrafía más detallada del Grupo Honda.

3.1.5. *S. carinatum* Góis, Scillato-Yané, Carlini & Guilherme (en prensa)

Lámina 6

Diagnosis: Superficie de los osteodermos fijos más rugosa que en *S. hondaense*. Márgenes laterales más estrechos que en los móviles y con menor número de forámenes. En todos los osteodermos márgenes laterales más anchos que en *S. hondaense*, *K. paranensis*, *V. minuta*.

Elevación marginal más elevada que en *S. hondaense* y *V. minuta*, pero menos que en *K. paranensis*. Elevación central longitudinal extendida hasta el borde posterior, más elevada y estrecha que en *S. hondaense*, mucho más que en *V. minuta*, y menos que en *K. paranensis*; delimitada por depresiones longitudinales profundas, como en *K. paranensis*. Osteodermos móviles con la porción intermedia más rugosa que en *S. hondaense* y *V. minuta* y menos que en *K. paranensis*. Doble hilera de forámenes anteriores (grandes y profundos), en la hilera anterior dispuestos irregularmente y en la posterior de manera lineal (dos hileras regulares en *S. hondaense* y *V. minuta*), mientras que en *K. paranensis* y *Pl. intermedia* con más de dos hileras. Márgenes laterales más anchos que en *S. hondaense*, *K. paranensis*, *Pl. intermedia* y *V. minuta* (en orden decreciente de anchura); forámenes de los márgenes laterales de mayor diámetro y más profundos que los forámenes anteriores de la porción intermedia, como en *Pl. intermedia*, y a la inversa de *S. hondaense*, *V. minuta* y *K. paranensis*. Elevación marginal elevada, más que en *S. hondaense* y mucho más que en *V. minuta*, pero menos que en *K. paranensis*. Elevación central longitudinal iniciándose muy anteriormente (cerca de los forámenes anteriores), inicialmente ancha, en conjunto larga y carenada; aplanada, más corta y redondeada en *S. hondaense*, más elevada y ancha en *K. paranensis* y muy plana en las especies de *V. minuta*.

Holotipo: MLP 69-IX-8-13AB, osteodermo móvil con el borde posterior derecho fragmentado. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Barrancas entrerrianas, al norte de Paraná, provincia de Entre Ríos, Argentina. “Conglomerado osífero” de la Formación Ituzaingó, Edad Huayqueriense, Mioceno superior.

Paratipos: MLP 69-IX-8-13AC, Colección Roth, un osteodermo fijo del escudo escapular. MLP 69-IX-8-13AD, Colección Roth, un osteodermo semimóvil de la última banda del escudo escapular. MLP 52-X-1-35, Colección Roth, un osteodermo móvil. MLP 69-IX-8-13AE, Colección Roth, un osteodermo semimóvil de la primera banda del escudo pélvico. MLP 70-XII-29-1, Colección Roth, un osteodermo fijo del escudo. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Barrancas entrerrianas, al norte de Paraná, provincia de Entre Ríos, Argentina. “Conglomerado osífero” de la Formación Ituzaingó, Edad Huayqueriense, Mioceno superior.

Hipodigma: El holotipo, los paratipos y numerosos osteodermos; MLP M227, semimóvil del escudo escapular; MLP 41-XII-12-920, fijo del escudo escapular; MLP 41-XII-13-407, móvil; MLP 41-XII-13-414, fijo del escudo escapular; MLP 41-XII-13-924, fijo del escudo pélvico; MLP 41-XII-13-905, fijo del escudo escapular; MLP 41-XII-13-909, móvil; MLP 41-XII-13-916, móvil; MLP 41-XII-13- 920, fijo del escudo escapular; MLP 41-XII-13-923, fijo del escudo escapular; MLP 41-XII-13-924, fijo del escudo escapular; MLP 52-X-1-36, móvil; MLP 69-IX-8-13AF-Z, 22 osteodermos, de los cuales 10 son fijos, seis móviles y seis semimóviles; MACN Pv 1297, fijo del escudo pélvico; MACN Pv 3951, móvil; MACN Pv 4016, dos móviles; MACN Pv 4705, tres fijos, de los cuales uno del escudo escapular y dos del escudo pélvico; MACN Pv 5053, fijo; MACN Pv 6599, tres osteodermos, de los cuales uno fijo del escudo pélvico y dos móviles; MPEF-PV 2529/1–11, 11 osteodermos, de los cuales ocho fijos y tres móviles; LPP/UFAC 4803, semimóvil del escudo pélvico; LPP/UFAC 4804, fijo del escudo pélvico; y LPP/UFAC 5393, semimóvil del escudo escapular.

Procedencia geográfica y estratigráfica: En Argentina, principalmente en las localidades Toma Vieja, Villa Urquiza y La Celina; barrancas entrerrianas del río Paraná, al norte de Paraná, provincia de Entre Ríos. “Conglomerado osífero” de la Formación Ituzaingó (Edad Huayqueriense, Mioceno superior [CIONE *et al.*, 2000; GÓIS *et al.*, en prensa; SCILLATO-YANÉ *et al.* en prensa]). Chubut, Península Valdés, Rincón Chico, Formación Puerto Madryn (Edad Huayqueriense, Mioceno superior [DOZO *et al.*, 2002, 2010; GÓIS *et al.*, en prensa; SCILLATO-YANÉ *et al.*, en prensa]). En Brasil, estado de Acre, Cachoeira do Bandeira, Sena Madureira y Patos, Formación Solimões (Edad Huayqueriense, Mioceno superior [GÓIS *et al.*, en prensa; SCILLATO-YANÉ *et al.* en prensa]).

3.1.6. *Kraglievichia* Castellanos, 1927

Sinonimia: *Chlamydotherium* Ameghino, 1883 (AMEGHINO, 1883a: 114; *non* BRONN, 1838: 1258; *non* LUND, 1839: 69).

Diagnosis: Talla mediana, mayor que la de *Gen. nov.*, sp. nov. A, *Scirrotherium* y *V. minuta*, pero menor que la de *Holmesina* y *Pampatherium*. Osteodermos fijos del escudo

escapular grandes y gruesos, con el margen anterior estrecho, con forámenes anteriores más grandes, profundos y en menor número que en *Scirrotherium* y *V. minuta*. Márgenes laterales más estrechos que en *S. carinatum* y *Holmesina*, a semejanza de *Pampatherium*. Elevación marginal más elevada que en *S. carinatum*, mucho más que en *S. hondaense* y *V. minuta*, pero menos que en *Holmesina*. Depresiones longitudinales más profundas que en cualquier otro Pampatheriidae. Elevación central longitudinal deprimida anteriormente, más ancha y elevada que en *Scirrotherium* y *V. minuta*, y menos que en *Holmesina*. Osteodermos semimóviles del escudo escapular con los márgenes anterior y laterales más anchos que en los osteodermos fijos, con forámenes anteriores y laterales de tamaños similares entre sí. Elevación marginal más estrecha que en los osteodermos fijos, a semejanza de *S. carinatum*. Depresiones laterales más anchas y profundas que en *S. carinatum*, mucho más que en *S. hondaense*, *V. minuta* y *Pampatherium*, y menos que en *Holmesina*. Osteodermos móviles con la porción intermedia más profunda y rugosa que en *Scirrotherium*, *V. minuta*, *Pampatherium* y mucho menos que en *Holmesina*. Márgenes laterales muy estrechos, a semejanza de *S. hondaense*, *V. minuta* y *P. typum*, más estrechos que en *S. carinatum* y mucho más que en *Holmesina*. Elevación marginal más elevada que en *V. minuta* y *Pampatherium*, y mucho menos que en *Holmesina*. Elevación central longitudinal muy deprimida anteriormente, a diferencia de Gen. nov., sp. nov. A, *S. carinatum* y *Holmesina*; ancha y confluyente con el borde posterior. Osteodermos semimóviles del escudo pélvico con la porción intermedia más rugosa y angosta que en los móviles. Márgenes laterales estrechos como en los móviles. Elevación marginal más ancha que en *S. carinatum* y menos que en *Holmesina*. Depresiones longitudinales más anchas y profundas que en los móviles. Elevación central longitudinal menos ancha que en los móviles. Osteodermos fijos del escudo pélvico con el margen anterior más ancho que en *S. carinatum* y *V. minuta*; con menor número de forámenes que en *S. carinatum* y *V. minuta*. Márgenes laterales mucho más anchos que en *Pampatherium* y menos que en *Holmesina*. Depresiones laterales más anchas y profundas que en *S. carinatum*, mucho más que en *S. hondaensis* y *V. minuta*, y menos que en *Holmesina*. Elevación central longitudinal menos ancha y menos elevada que en los osteodermos fijos del escudo escapular, más ancha y

elevada que en Gen. nov., sp. nov. A, *S. carinatum*, *V. minuta* y *Pampatherium*, y menos que en *Holmesina*.

Especie tipo: *Kraglievichia paranensis* (Ameghino, 1883) Castellanos, 1927.

Especies referidas: Solo la especie tipo.

Procedencia geográfica y estratigráfica: En Argentina, provincias de Entre Ríos, Buenos Aires, Río Negro y San Juan. Edades Chasiquense y Huayqueriense, Mioceno tardío. Uruguay y Bolivia. Edad Huayqueriense, Mioceno superior.

3.1.7. *K. paranensis* (Ameghino, 1883)

Láminas 7–10

Sinonimia: *Chlamydotherium paranense* Ameghino, 1883 (AMEGHINO, 1883: 114).

Diagnosis: La misma del género por monotipia.

Holotipo: MAS (-). Osteodermo fijo, probablemente del escudo escapular. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Barrancas entrerrianas, al norte de Paraná, provincia de Entre Ríos, Argentina. “Conglomerado osífero” de la Formación Ituzaingó, Edad Huayqueriense, Mioceno tardío.

Hipodigma: El holotipo. Numerosos osteodermos: MLP M115, móvil; MLP 41-XII-13-903, semimóvil del escudo escapular; MLP 41-XII-13-908, fijo o semimóvil del escudo pélvico; MLP 41-XII-13-911, fijo del escudo escapular; MLP 41-XII-13-912, fijo del escudo escapular; MLP 60-VI-18-68, dos, de los cuales uno fijo del escudo escapular y uno fijo del escudo pélvico; MLP 69-VIII-1-1, fijo del escudo pélvico; MLP 69-VIII-22-3, móvil; MLP 69-IX-8-13, 49, de los cuales 20 fijos del escudo escapular, dos semimóviles del escudo escapular, cuatro móviles o semimóviles del escudo pélvico, seis móviles, siete semimóviles del escudo pélvico, ocho fijos del escudo pévico y dos fijos de la escotadura caudal.; MLP 69-IX-8-13A, fémur derecho completo; MLP 76-VI-12-12, semimóvil del escudo pélvico. MUFyCA 73, dos fijos del escudo escapular.

Procedencia geográfica y estratigráfica: En Argentina, en las barrancas entrerrianas del río Paraná, al norte de la ciudad de Paraná, provincia de Entre Ríos, “Conglomerado osífero” de la Formación Ituzaingó (Edad Huayqueriense, Mioceno superior [CIONE *et al.*,

2000; GÓIS *et al.*, en prensa; SCILLATO-YANÉ *et al.* en prensa]). Arroyo Chasicó, provincia de Buenos Aires, Formación Arroyo Chasicó (Edad Chasiquense, Mioceno superior [MARSHALL *et al.*, 1983; SCILLATO-YANÉ, 1979, 1980, 1982; GÓIS & SCILLATO, 2010; SCILLATO-YANÉ *et al.*, en prensa; GÓIS *et al.*, en prensa]). Cerro Vaca Mahuida, Departamento de General Roca, provincia de Río Negro, Formación El Palo (Edad Huayqueriense, Mioceno superior [ULIANA, 1978; SCILLATO-YANÉ, 1980, 1982; PASCUAL *et al.*, 1984; GÓIS & SCILLATO-YANÉ, 2010; GÓIS *et al.*, en prensa; SCILLATO-YANÉ *et al.*, en prensa]). Departamento de Ullum, provincia de San Juan, Formación Loma de Las Tapias (Edad Chasiquense-Huayqueriense, Mioceno superior [CIANCIO *et al.*, 2006; GÓIS *et al.*, en prensa; SCILLATO-YANÉ *et al.*, en prensa]). En Uruguay, Departamento de San José, Puerto Arazatí, Formación Kiyú (Edad Huayqueriense Mioceno superior [PEREA, 1993; GÓIS *et al.*, GÓIS *et al.*, en prensa; SCILLATO-YANÉ *et al.*, en prensa]). En Bolivia, localidades de Camacho y Jankojakhe (=Jankoaqui), provincia San Andrés de Machaca, La Paz, Formación Camacho (Edad Huayqueriense, Mioceno superior [MARSHALL *et al.*, 1984; MARSHALL & SEMPERE, 1991; GÓIS *et al.*, en prensa; SCILLATO-YANÉ *et al.*, en prensa]).

Consideraciones sistemáticas

AMEGHINO (1883a) establece *Chlamydotherium paranense* Ameghino, 1883 a base de un único osteodermo fijo pentagonal, probablemente del escudo escapular. Tanto el holotipo (MAS[-]) como el calcotipo (MLP M[-]) están perdidos (SCILLATO-YANÉ *et al.*, en prensa). Años después, AMEGHINO (1889; Lám. XXV, Figs. 13–15) figura otros tres osteodermos móviles, de los cuales actualmente se encuentra en el MLP solo uno de los calcos (MLP M115).

Los osteodermos de *K. paranensis* son inconfundibles respecto de aquellos de otros Pampatheriidae, pues son mucho más grandes y gruesos que los de *S. carinatum* (que se encuentra en los mismos niveles del “Conglomerado osífero”).

Existen numerosos materiales del “Conglomerado osífero” asignados a *K. paranensis*. En el caso de AMEGHINO (1883, 1889), siempre se trata de osteodermos. Dadas las características deposicionales del “Conglomerado osífero”, todos los restos se

encuentran disociados, de una manera tal que resulta imposible determinar si han pertenecido al mismo individuo. Por estas razones, el autor ha optado por asignar a *Kraglievichia paranensis* solamente los osteodermos, que pueden confrontarse directamente con el holotipo y con los figurados por AMEGHINO (1889, Lám. XXV, Figs. 13–15). En el caso de restos esqueléticos diversos que por sus dimensiones fueran asignables más bien a *Kraglievichia* que a *Scirrotherium*, el autor ha decidido mencionarlos como *Kraglievichia* cf. *paranensis* (Láms. 8–10). Dentro del hipodigma, estos restos se incluyen dentro del acápite “Material referido”.

3.1.8. *Vassallia* Castellanos 1927

Sinonimia: *Chlamydotherium* Moreno & Mercerat, 1891 (MORENO & MERCERAT, 1891: 228; nec BRONN, 1838: 1258; nec LUND, 1839: 69)

Plaina Castellanos, 1937: 24 (*in partim*). **Nueva sinonimia.**

Diagnosis: Talla pequeña, menor que *Scirrotherium* y mucho menor que *Kraglievichia*. Osteodermos con suturas más complejas y más delgados que en Gen. nov., sp. nov. A, *S. carinatum*, *K. paranensis* y *Pampatherium*, y menos que en *Holmesina*. Osteodermos fijos con margen anterior y márgenes laterales más estrechos que en Gen. nov., sp. nov. A, *S. carinatum* y *K. paranensis*. Elevación marginal más ancha y elevada que en Gen. nov., sp. nov., a semejanza de *S. hondaense*, pero mucho menos que *S. carinatum*, *K. paranensis* y *Holmesina*. Depresiones longitudinales menos profundas que en *S. carinatum*, *K. paranensis* y *Holmesina*, pero mucho más que *P. typum*. Elevación central longitudinal mucho más ancha que *Scirrotherium* y *Kraglievichia*, pero menos que en *Pampatherium*. Osteodermos móviles con la porción intermedia más alta que en Gen. nov., sp. nov. A; con forámenes anteriores dispuestos en dos hileras. Márgenes laterales más estrechos que en los osteodermos fijos, a semejanza de Gen. nov., sp. nov. A. Elevación marginal más estrecha y menos elevada que en Gen. nov., sp. nov. A, como en *S. hondaense*. Depresiones longitudinales superficiales como en *S. hondaense* y *Pampatherium*. Elevación central longitudinal más ancha y menos definida que en Gen. nov., sp. nov. A, *Scirrotherium*, *Kraglievichia* y *Holmesina*. Mandíbula más grácil que en cualquier otra especie de

Pamphathiidae; porción anterior de la rama horizontal (mf1–mf3) acuminada. Rama ascendente más inclinada hacia atrás que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*, con el mf8 totalmente visible en vista lateral. Primeros molariformes (mf1–mf4) muy simples, de sección transversal subcircular (solo los dos primeros en los restantes Pamphathiidae). Molariformes posteriores (mf5–mf9) bilobulados, con el noveno proporcionalmente mayor que en *S. hondaense*. Surco milohioideo menos extendido hacia adelante y más superficial que en *S. hondaense* y *Kraglievichia* cf. *paranensis*. Foramen mandibular grande y situado más por afuera de la serie dentaria que en *S. hondaense*.

Especie tipo: *V. minuta* (Moreno & Mercerat, 1891) Castellanos, 1927.

Especies incluidas: Solo la especie tipo.

Distribución geográfica y estratigráfica: En Argentina, provincia de Catamarca, Valle de Santa María, Formación Andalhuala, Edad Huayqueriense, Mioceno superior. En Bolivia, provincia de Santa Cruz, Formación Petaca, Edad Montehermosense, Plioceno inferior.

3.1.9. *V. minuta* (Moreno & Mercerat, 1891)

Láminas 11–13

Sinonimia: *Chlamydotherium minutum* Moreno & Mercerat, 1891 (MORENO & MERCERAT, 1891: 228).

Diagnosis: La misma del género por monotipia.

Holotipo: MLP 29-IV-15-4, rama mandibular derecha casi completa (*vide* LYDEKKER, 1895, Lám. XXXIII, Figs. 1–1a; CASTELLANOS, 1927: 8, Figs. 4–5; CASTELLANOS, 1937: 15, Figs. 4–5; en esta Tesis: Lám. 12, Fig. A–C). **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Catamarca, Valle Santa María, Argentina. Formación Andalhuala. Edad Huayqueriense, Mioceno superior.

Hipodigma: El holotipo. Además: Osteodermos MLP 29-IV-15-6, uno fijo del escudo escapular, uno semimóviles del escudo pélvico y uno fijo del escudo pélvico (Lám. 13, Figs A–C); MLP 69-IX-5-21, dos fijos del escudo pélvico; MLP 29-X-10-12, dos completos de los cuales uno fijo del escudo pélvico y uno marginal, y varios fragmentos mandibulares con alvéolos y trozos de molariformes. MLP 29-X-8-39, 12 fragmentos de osteodermos de

ubicación indeterminada y uno semimóvil del escudo escapular. MLP 29-X-10-71, dos porciones mandibulares incompletas, de las cuales la izquierda con los mf6–mf8, la derecha con los mf5–mf7 y mf9 aislado, y una porción del maxilar izquierdo con los Mf5–Mf6; MLP 69-XII-26-17, 75 osteodermos, de los cuales uno de los miembros, diez fijos del escudo escapular, ocho semifijos del escudo escapular, trece móviles o semifijos del escudo pélvico, ocho fijos del escudo pélvico, uno de la escotadura caudal y otros muy fragmentados de ubicación indeterminada; MLP 95-VIII-1-1, 12, de los cuales uno fijo del escudo escapular, uno semimóvil del escudo escapular, uno móvil o semimóvil del escudo escapular, dos semimóviles del escudo pélvico, seis fragmentos de los móviles o semimóviles del escudo pélvico y uno de la escotadura caudal.

Distribución geográfica y estratigráfica: Valle Santa María, Catamarca, Formación Andalhuala (RASMUSS [1919] utiliza el término “Formación” Andalhuala; fue formalmente establecida por BOSSI *et al.* [1987, 1993], MURUAGA [1998] y BOSSI & MURUAGA [2009], como Formación Andalhuala). Huayqueriense, Mioceno superior (KRAGLIEVICH [1934] utilizó el término “huayqueriense” [*sic*] para referirse a la “unidad” miocena de las Huayquerías del departamento de San Carlos, Mendoza. SIMPSON [1940] propuso el Piso/Edad Huayqueriense para sustituir el “Araucanense” de DOERING [1882]). En Bolivia, Río Yacapani, Santa Cruz, Formación Petaca, Montehermosense, Plioceno superior (SANJINES & JIMÉNEZ, 1976; MARSHALL *et al.*, 1983).

Consideraciones sistemáticas

MORENO & MERCERAT (1891) reconocen para el valle de Santa María una nueva especie de pampatérico, *Chlamydotherium minutum* Moreno & Mercerat, 1981, a base de la rama mandibular derecha casi completa. CASTELLANOS (1927) funda con esta especie el nuevo género *Vassallia*, por lo cual resulta la combinación *V. minuta*.

AMEGHINO (1891) opina que, por las dimensiones del material tipo, “*Chlamydotherium*” *minutum* podría corresponder a “*Chlamydotherium*” *paranensis*, lo cual es manifiestamente erróneo, dadas las grandes diferencias en la talla y la morfología de los molariformes.

LYDEKKER (1895: 54) figura por primera vez el holotipo de “*Chlamydotherium*” *minutum* y tres osteodermos de la coraza atribuidos a la especie (Láms. XXXIII, Figs. 1–1a y 2–3a). El autor inglés hace notar que la rama mandibular derecha (MLP 29-IV-15-4, Lám. 12, Figs. A–C) podría pertenecer a un individuo juvenil y que los primeros molariformes (mf1–mf4) son de contorno subcilíndrico; asimismo, comenta que los tres osteodermos figurados (MLP 29-IV-15-6) son de tamaño comparable a los de “*Chlamydotherium*” *typum*. Pero nadie hizo constar nunca que los osteodermos hubieran estado asociados a la rama mandibular.

AMEGHINO (1895, inédito hasta 1920: 665), en su respuesta a Lydekker, comenta:

“Ahora el señor Lydekker da una breve descripción de la misma pieza y su figura. Presenta también tres placas de la coraza de la misma especie. Hace notar que esta pieza, que probablemente proviene de un individuo aún joven, se distingue de la de *Chlamydotherium typum* por los cuatro molares anteriores, que son de contorno subcilíndrico. Los cuatro molares anteriores de *Chlamydotherium paranensis* son también subcilíndricos, a pesar de lo cual la especie es distinta, porque las placas figuradas por Lydekker se distinguen de las del Paraná por ser más grandes y por su superficie casi tan plana. Esas piezas son absolutamente iguales a las de Monte Hermoso, que he descripto como pertenecientes a un tamaño intermedio entre el de *Chlamydotherium typum* y el *Chlamydotherium paranensis* y con la cara externa casi tan plana como las del *Chlamydotherium typum*. Di a la especie de Monte Hermoso el nombre de *Chlamydotherium intermedium*; y los restos de Catamarca deben ser considerados como de la misma especie, de la cual el *Chlamydotherium minutum* Moreno y Mercerat no es, pues, más que un sinónimo”.

Ameghino aquí se equivoca nuevamente, pues *Vassallia minuta* es genérica y específicamente distinta de “*Chlamydotherium intermedium*”; esta última especie, según el autor de esta Tesis, pertenece a *Plaina* Castellanos, 1937 (*vide infra*).

Vassallia minuta es un taxón perfectamente distinguible de *S. hondaense* y *Kraglievichia* cf. *paranensis*. La altura de la rama horizontal de la mandíbula de *V. minuta* es menor que la de *S. hondaense* y mucho menor que la de *Kraglievichia* cf. *paranensis*. Los mf5–mf9 de *V. minuta* son marcadamente menos bilobulados que en *S. hondaense* y

Kraglievichia cf. paranensis; la sínfisis mandibular se extiende notablemente hacia atrás, la fosa masetérica es poco profunda y el canal milohioideo está apenas indicado en *V. minuta*, mientras que en *S. hondaense* y *Kraglievichia cf. paranensis* dicho canal es profundo y extendido anteriormente.

Los restos más abundantes referidos a *V. minuta* son osteodermos. Hasta el momento, solo hay un individuo (MLP 29-X-10-12) que presenta asociados varios fragmentos de osteodermos y partes de la mandíbula. Ambos elementos anatómicos, los osteodermos y la mandíbula, permiten reafirmar la validez de la especie.

3.2. *Plaina* Castellanos, 1937

Sinonimia: *Chlamydotherium* Ameghino, 1887 (AMEGHINO, 1887: 19; *non* BRONN, 1838: 1258; *non* LUND, 1839: 69).

Chlamydotherium Ameghino, 1888 (AMEGHINO, 1888: 13; *non* BRONN, 1838: 1258; *non* LUND, 1839: 69).

Chlamydotherium Rovereto, 1914 (ROVERETO, 1914: 223; *non* AMEGHINO, 1888: 13; BRONN, 1838: 1258; *non* LUND, 1839: 69).

Vassallia Castelanos, 1927 (CASTELLANOS, 1927: 2, *in partim*).

Diagnosis: Talla mediana, mayor que en *K. paranensis* y menor que en *Pampatherium* y *Holmesina*. Osteodermos menos ornamentados que en *V. minuta*, mucho menos que en *Scirrotherium carinatum*, *K. paranensis* y *Holmesina*, y más que en *P. typum*. Osteodermos fijos con márgenes anterior y laterales más anchos que en *K. paranensis*; con forámenes grandes y distanciados entre sí. Elevación marginal menos elevada que en *S. carinatum*, *K. paranensis* y *Holmesina*. Depresiones laterales menos profundas que en *S. carinatum*, *K. paranensis* y *Holmesina*, pero más que en *P. typum*. Elevación central longitudinal menos ancha y mejor delimitada que en *P. typum*. Osteodermos móviles y semimóviles grandes, con la porción intermedia poco profunda, ancha y con numerosos forámenes anteriores dispuestos en varias hileras. Márgenes laterales más anchos que en los osteodermos fijos, con forámenes más grandes y más distanciados entre sí que en *K. paranensis*. Depresiones

laterales más superficiales que en *S. carinatum* y *Kraglievichia*, pero menos que en *Pamphatherium*. Elevación central longitudinal menos difusa que en *Pamphatherium*.

Especie tipo: *Pl. intermedia*.

Especies referidas: La especie tipo, *Pl. subintermedia* y *Pl. brocherense*.

Distribución geográfica y estratigráfica: Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Formación Monte Hermoso, Montehermosense, Mioceno superior-Plioceno inferior. Tucumán y Catamarca, Arroyo La Totorá, al N de “Los Nacimientos”, valle Santa María y Corral Quemado, edades Huayqueriense–Monterhermosense. Huayquerías de San Carlos, provincia de Mendoza, Formación Tunuyán. Valle de los Reartes, provincia de Córdoba, “Brocherense”, Mioceno superior-Plioceno? (*vide* ZAMORANO *et al.*, 2011).

Consideraciones sistemáticas

AMEGHINO (1887) reconoce para Monte Hermoso la especie *Chlamydotherium* sp. Un año más tarde, AMEGHINO (1888) la reconoce como *Chlamydotherium intermedium* Ameghino, 1888, a base de osteodermos de la coraza. El material tipo, que debería estar depositado en el MACN, está extraviado y nunca fue figurado por el autor.

CASTELLANOS (1927) traslada *C. intermedium* a *Kraglievichia*. Años después (1937) el mismo autor transfiere nuevamente la especie propuesta por Ameghino al género *Plaina*, resultando la nueva combinación *Pl. intermedia* (*vide* Cáp.1, p. 13). PAULA COUTO (1979) cuestiona la validez del citado género. Por otro lado, SCILLATO-YANÉ (1980, 1982) mantiene el género y opina que conviene conservarlo como válido hasta que se disponga de nuevos elementos de juicio. MCKENNA & BELL (1997) consideran *Plaina* como un sinónimo de *Kraglievichia*. EDMUND (1985) y DE IULIIS & EDMUND (2002) consideran que *Plaina* podría ser un sinónimo de *Vassallia*. El autor de esta Tesis considera válido el género *Plaina*, tal como lo propusieron CASTELLANOS (1937) y SCILLATO-YANÉ (1980, 1982).

3.2.1. *Pl. intermedia* (Ameghino, 1888)

Láminas 14–17

Sinomimia: *Chlamydotherium intermedium* Ameghino, 1888 (AMEGHINO, 1888: 13).

V. maxima Castellanos, 1946 (CASTELLANOS, 1946: 8).

Diagnosis: Talla mediana, mayor que en *K. paranensis* y menor que en *Pampatherium* y *Holmesina*. Osteodermos con la superficie esculpida menos ornamentada que en *K. paranensis*, *Scirrotherium* y *Holmesina*, pero más que en *Pampatherium*. Osteodermos gruesos, a semejanza de *K. paranensis*, más gruesos que en *Pampatherium* y menos que en *H. paulacoutoi*. Osteodermos fijos del escudo escapular con margen anterior y laterales más anchos que en *K. paranensis* y *P. typum*, con numerosos forámenes anteriores grandes y distanciados entre sí, pero menos anchos que en *S. carinatum* y *Holmesina*. Elevación marginal menos elevada que en *K. paranensis*, *S. carinatum* y *Holmesina*. Depresiones longitudinales menos profundas que en *K. paranensis*, *S. carinatum* y *Holmesina*, pero más profundas que en *P. typum*, a semejanza de *P. humboldtii*. Elevación central longitudinal menos difusa que en *P. typum*. Osteodermos semimóviles del escudo escapular más ornamentados que los fijos, con márgenes anteriores y laterales más anchos y forámenes más pequeños. Elevación marginal menos elevada que en los fijos. Depresiones longitudinales más profundas que en *S. carinatum*, *V. minuta* y *P. typum*, pero menos que en *K. paranensis*. Elevación central longitudinal ancha y poco elevada. Osteodermos móviles con superficie más ancha que en *K. paranensis* y *P. typum*; con porción intermedia baja, poco profunda y más rugosa que en *K. paranensis*. Márgenes laterales más anchos que en Gen. nov., sp. nov. A, *S. hondaense*, *K. paranensis* y *P. typum*, pero menos que en *S. carinatum* y *Holmesina*. Elevación marginal más estrecha que en los fijos y semimóviles del escudo escapular. Depresiones longitudinales más anchas y menos profundas que en Gen. nov., sp. nov. A, *Scirrotherium*, *V. minuta*, *K. paranensis* y más profundas que en *P. typum*. Elevación central longitudinal ancha y poco elevada. Osteodermos fijos del escudo pélvico con la ornamentación menos marcada que en los fijos del escudo escapular. Cráneo proporcionalmente más robusto que en cualquier otra especie de Pampatheriidae. Nasaes inclinados anteriormente. Frontales cortos y más convexos que en *Pampatherium*.

Parietales más cortos que en *Kraglievichia* sp., pero más robustos y con una cresta sagital más alta. Arcada cigomática más robusta que en *Holmesina rondoniensis* y menos que en *P. typum*; con proceso infraorbitario del yugal más desarrollado que en cualquier otra especie de Pamphateriidae. Molariformes (Mf5–Mf9 y mf5–mf9) trilobulados, más cortos y anchos que en *Pamphaterium*; con capas de dentina externa y axial bien definidas, a semejanza de *Pamphaterium*; en cambio, bilobulados en *V. minuta*, *Kraglievichia* cf. *paranensis*, *S. hondaense* y *Holmesina*. Paladar más ancho que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*. Pterigoides cortos y más rugosos que en *Pamphaterium* y *Holmesina*. Mandíbula más robusta que en *S. hondaense*, *Kraglievichia* cf. *paranensis* y *Holmesina*, pero menos robusta que en *Pamphaterium*. Rama horizontal más alta que en *S. hondaense*, *Kraglievichia* cf. *paranensis* y *Holmesina*, pero menos que en *Pamphaterium*; ángulo mandibular más rugoso que en *Holmesina* y menos que en *Pamphaterium*; proceso angular menos robusto que en *Pamphaterium*. Fosa masetérica larga y profunda. Surco milohioideo menos extendido hacia adelante que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*. Astrágalo con facetas calcaneales más asimétricas y separadas que en *Pamphaterium*.

Holotipo: MACN A (-), osteodermos fijos. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina. Formación Monte Hermoso, Edad Montehermosense, Mioceno superior-Plioceno inferior.

Hipodigma: El holotipo. Varios osteodermos, elementos craneanos y postcraneanos. Osteodermos: MLP 29-X-10-65, seis, de los cuales dos móviles o semimóviles del escudo pélvico, tres fijos del escudo pélvico y uno del estuche caudal. MLP 29-X-10-12, cuatro, de los cuales uno semimóvil del escudo escapular, uno marginal, uno móvil o semimóvil del escudo pélvico, uno de la escotadura caudal y una rama mandibular derecha incompleta con seis alvéolos, con dos molariformes (mf6 y mf7), ángulo mandibular y proceso coronoide rotos y parte del cóndilo mandibular. MLP 48-XII-16-150, móvil. MLP 52-IX-30-21, ocho, de los cuales cinco fijos del escudo escapular, uno semimóvil del escudo escapular, uno de los márgenes y uno móvil. MLP 52-X-2-94, rama mandibular derecha incompleta, con seis alvéolos y el mf9 inserto, ángulo mandibular y cóndilo mandibular rotos. MLP 69-VIII-25-1, 13 osteodermos, de los cuales uno fijo del escudo escapular, uno semimóvil del escudo escapular, cuatro móviles, uno móvil o semimóvil del escudo pélvico, tres fijos del escudo

pélvico, dos semimóviles del escudo pélvico y uno de la escotadura caudal. MLP 69VIII-25-7, 37 osteodermos, de los cuales 21 fijos del escudo escapular, tres semimóviles del escudo pélvico, tres móviles, dos móviles o semimóviles del escudo pélvico, cuatro semimóviles del escudo pélvico, tres fijos del escudo pélvico, uno de la escotadura caudal y uno del estuche caudal. MLP 69VIII-25-11, 18 osteodermos, de los cuales uno del escudete cefálico, cuatro fijos del escudo escapular, seis semimóviles del escudo pélvico, tres móviles, dos móviles o semimóviles del escudo pélvico y uno semimóvil del escudo pélvico. MLP 96-XII-10-1, 58 osteodermos, de los cuales, uno del escudete cefálico, 27 fijos del escudo escapular, dos fijos y dos marginales fusionados, cuatro semifijos del escudo escapular, uno móvil o semimóvil del escudo pélvico, uno de los anillos caudales (estuche caudal) y otros fragmentos indeterminables. MUFyCA 300, dos osteodermos fijos del escudo escapular; MUFyCA 500, cinco fragmentos de osteodermos, de los cuales cuatro móviles y uno fijo del escudo escapular, mandíbula incompleta, con la rama horizontal derecha con el mf3-mf6 completos y mf1-mf2 parcialmente rotos y la rama horizontal izquierda con cuatro álveolos y parcialmente fragmentada; MUFyCA 501, dos osteodermos móviles; MUFyCA 502, dos osteodermos fijos del escudo escapular; MFCyCA 504, un osteoderma móvil; MFCyCA 507, un osteoderma móvil; MFCyCA 508, un osteoderma semifijo del escudo pélvico; MFCyCA 511, un osteoderma semifijo del escudo escapular; MFCyCA 512, un osteoderma móvil; MFCyCA 515, nueve osteodermos, de los cuales cuatro cefálicos fusionados, tres fijos y uno semimóvil del escudo pélvico, un astrágalo y una vértebra incompleta; MFCyCA 527, un osteoderma móvil; MFCyCA 528, un osteoderma móvil, MFCyCA 586, un osteoderma fijo del escudo escapular; MFCyCA 587, un osteoderma fijo del escudo escapular; MFCyCA 687, un osteoderma móvil. FMNH P14424, 176 osteodermos, de los cuales 68 fijos escapulares o pélvicos, 15 fijos del escudo escapular, cinco fijos del escudo pélvico, seis de la escotadura cefálica, seis marginales, 20 móviles, 20 semimóviles del escudo pélvico, 36 de los miembros, cráneo casi completo (salvo el escamoso derecho del arco cigomático), con el margen alveolar derecho con el Mf6, el izquierdo los Mf8 y Mf9; rama mandibular derecha con los molariformes mf1, mf6, mf7, mf8 y mf9. MNHN-Bol-V 003363, porción de coraza, con parte del escudo escapular y de las tres bandas móviles, algunos osteodermos aislados, cráneo y mandíbula articulados

(con algunos osteodermos cefálicos) y miembro anterior izquierdo completo y articulado, con la mano.

Distribución geográfica y estratigráfica: Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Formación Monte Hermoso, Montehermosense, Mioceno superior-Plioceno inferior. Tucumán y Catamarca, Arroyo La Totorá, al N de “Los Nacimientos”, valle Santa María y Corral Quemado, edades Huayqueriense–Monterhermosense.

Consideraciones sistemáticas

Aunque los osteodermos de los Cingulata varían en tamaño y forma según las diferentes regiones de la coraza siempre se conserva, dentro de cada una de las regiones, una morfología básica, es decir, un patrón ornamental en general diagnóstico de cada especie (GÓIS *et al.*, en prensa).

El material tipo, osteodermos de la coraza de *Plaina intermedia* que deberían estar en la “Colección Ameghino” del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernadino Rivadavia”, hasta el momento no fue posible de ubicar. En cuanto a la morfología de los osteodermos, AMEGHINO (1888: 13) comenta: “La superficie externa de las placas no es casi plana o ligeramente ondulada como en las del *Chlamydotherium typum*, sino un poco excavada alrededor de la elevación central, aunque no tanto como en *Chlamydotherium paranensis*”.

DE IULIIS & EDMUND (2002) describen un espécimen muy completo (FMNH P14424) atribuido por ellos a *V. maxima*, proveniente de Catamarca, Formación Corral Quemado, Edad Montehermosense (RIGGS & PATTERSON, 1939; PASCUAL & ODREMAN RIVAS, 1973). Otro ejemplar en excelentes condiciones fue descrito por ANAYA & MACFADDEN (1995), asignado a *Pl. intermedia* (MNHN-Bol-V 003363), exhumado en Bolivia, Formación Inchasí, Edad Montehermosense (MARSHALL *et al.*, 1983). Ambos especímenes, en cuanto la morfología craneana, dentaria y de los osteodermos, no presentan diferencias notables entre sí, ni con el tipo de *V. máxima* MUFyCA 500), pues en todos los ejemplares los osteodermos presentan márgenes laterales estrechos, elevación marginal baja, depresiones longitudinales poco profundas y una elevación central

longitudinal ancha y baja. Los molariformes inferiores son trilobulados a partir del mf4 hacia atrás.

Asimismo, se realizó una comparación integral de todos los materiales disponibles de *Pl. intermedia* de Monte Hermoso con *V. maxima* de Catamarca y Tucumán. Especialmente el material tipo y otros asignados a *V. maxima* por CASTELLANOS (1946), a saber: MUFyCA 300, 501, 502, 504, 508, 511, 512, 515, 527, 528, 586, 587, 687, con los de *Pl. intermedia* de Monte Hermoso: MLP 69VIII-25-1, 69VIII-25-7 y 69VIII-25-11. De la comparación exhaustiva de los osteodermos de Catamarca y Tucumán con los de Monte Hermoso, se concluye que pertenecen a la misma especie, y que coinciden con los caracteres presentados por AMEGHINO (1888) para reconocer *Ch. intermedium* (= *Pl. intermedia*).

En definitiva, no hay suficientes elementos de juicio como para mantener vigente la especie *V. maxima*, pues el rango de variación de los osteodermos atribuidos a ella se superpone con el de *Pl. intermedia*. Esta sinonimia está respaldada formalmente por el Código de Nomenclatura Zoológica, que establece el “Principio de Prioridad”, exigiendo que un taxón formado por la reunión de dos o más taxones nominales previamente establecidos dentro del nivel familia, género o especie en un único taxón de una categoría concreta, tome como nombre válido el nombre disponible más antiguo (ICZN, 1999, Art. 23.1 y Art. 23.3). En síntesis, se considera que *V. maxima* es un sinónimo junior de *Pl. intermedia*.

3.2.2. *Pl. subintermedia* (Rovereto, 1914)

Lámina 18

Sinonimia: *Chlamydotherium* Rovereto, 1914 (ROVERETO, 1914; *non* BRONN, 1838: 1258; *non* LUND, 1839: 69).

K. subintermedia (Rovereto, 1914) Castellanos, 1927 (CASTELLANOS, 1927: 3).

Holotipo: MACN PV 8473, tres osteodermos de la coraza muy deteriorados (ROVERETO, 1914, Lám. 31, Figs. 4, 4a y 4b). **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Huayquerías de

San Carlos, Formación Tunuyán, Edad Montehermosense, Mioceno superior-Plioceno inferior.

Status. *Nomen dubium*.

Caracterización original (ROVERETO, 1914: 223): “Placas más pequeñas que las del *Ch. intermedium* de Monte Hermoso y más grandes que las del *Ch. minutum* de Catamarca: el surco que sirve de límite de su figura central es más hondo y visible que el de las especies mencionadas. Su espesor es igual al de las placas del *Ch. intermedium* y se apartan, por lo tanto, de las del *Ch. minutum* que son mucho menos espesas”.

Distribución geográfica y estratigráfica: Huayquerías de San Carlos, provincia de Mendoza, Formación Tunuyán.

Consideraciones sistemáticas

ROVERETO (1914) reconoce *Chlamydotherium subintermedium* Rovereto, 1914 (= *Pl. subintermedia*) a base de tres osteodermos de la coraza y presenta una sucinta descripción y caracteres muy generales. Esta especie fue establecida por los siguientes caracteres de los osteodermos: a) los de *Plaina subintermedia* son más pequeños que los de *Pl. intermedia* de Monte Hermoso y mayores que los de *V. minuta*, b) las depresiones longitudinales son más profundas que en las dos especies citadas y c) el espesor es similar al de *Pl. intermedia* y mayor que el de *V. minuta*.

El estudio del material muestra, así como también la lectura de la descripción original, que no es posible hallar prácticamente ningún carácter diagnóstico. Infelizmente, el material tipo se encuentra en condiciones de preservación tan malas que resulta difícil diagnosticar su validez. Por estas razones, el autor de esta Tesis considera que *Plaina subintermedia* es un *nomen dubium*.

3.2.3 *Pl. brocherense* Castellanos, 1956.

Lámina 19.

Diagnosis: Osteodermos más grandes que en *Scirrotherium*, *V. minuta*, *K. paranensis*, *Pl. intermedia* y *Pl. subintermedia*, y más pequeños que en *P. humboldtii* y *Holmesina*; con la

superficie sutural más dentada que en *Scirrotherium*, *K. paranensis*, *Pl. intermedia* y *Pl. subintermedia*. Osteodermos fijos del escudo escapular con margen anterior y laterales más anchos y con mayor número de forámenes que en *Pl. intermedia*. Elevación marginal menos ancha y menos elevada que en *S. carinatum* y *K. paranensis* y más que en *Pl. intermedia* y *Pampatherium*. Depresiones longitudinales más profundas que en *Pl. intermedia* y menos que en *K. paranensis* y *Holmesina*. Elevación central longitudinal más profunda que en *Pl. intermedia*, pero mucho menos que en *S. carinatum* y *K. paranensis*. Osteodermos móviles con la porción intermedia más baja y menos profunda que en *K. paranensis*, a semejanza de *Pl. intermedia*. Márgenes laterales más anchos que en *S. hondaense*, *V. minuta*, *K. paranensis* y *Pl. intermedia*. Elevación marginal más ancha y elevada que en *Pl. intermedia* y menos que en *S. hondaense* y *K. paranensis*. Depresiones longitudinales más profundas que en *Pl. intermedia*, *V. minuta* y *Pampatherium* y menos que en *K. paranensis* y *S. carinatum*. Elevación central longitudinal menos ancha y más definida que en *Pl. intermedia* y *Pampatherium*. Osteodermos semimóviles del escudo pélvico con porción intermedia más reducida que los móviles. Márgenes laterales más anchos que en *V. minuta*, *Scirrotherium*, *K. paranensis* y *Pampatherium*, pero menos que en *Holmesina*; con forámenes grandes y profundos. Elevación marginal más ancha y menos elevada que en los móviles. Depresiones longitudinales más profundas que en *Pl. intermedia* y menos que en *K. paranensis*. Elevación central longitudinal menos definida que en los móviles. Osteodermos fijos del escudo pélvico más grandes que en *K. paranensis* y *Pl. intermedia*. Márgenes anteriores y laterales muy anchos. Elevación marginal más ancha y elevada que en *Pl. intermedia*. Depresiones longitudinales menos profundas que en *K. paranensis* y *S. carinatum*, pero más que en *Pl. intermedia* y *Pampatherium*. Elevación central longitudinal más definida que en *Pl. intermedia* y *P. typum*.

Holotipo: MUFyCA 769, 11 osteodermos, de los cuales uno del escudete cefálico, dos móviles y dos semimóviles de la primera banda del escudo pélvico, y cinco fijos de dicho escudo. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Valle de los Reartes, Cura Brochero, Córdoba. “Brocherense”, Mioceno superior -Plioceno.

Hipodigma: solamente el holotipo.

Distribución geográfica y estratigráfica: Valle de los Reartes, Cura Brochero, Córdoba “Brocherense”, Mioceno superior -Plioceno? El “Brocherense” es una unidad informal, de antigüedad entre Chapadmalalense y Ensenadense según Castellanos (*vide* CASTELLANOS 1942a,b, 1944, 1951, 1956a,b 1958). Luego, BONALUMI *et al.* (1999) asignó estos sedimentos, junto con otros suprayacentes, al Plioceno inferior-Plioceno superior. Para GAIDO *et al.* (2006) dichos sedimentos corresponden al Plioceno temprano-medio. ZAMORANO *et al.* (2011) concluyen, de acuerdo a los antecedentes disponibles, que por el momento la antigüedad más probable del “Brocherense” es Mioceno superior -Plioceno?

3.2.4. Gen. nov. B Góis, Scillato-Yané, Ciancio, González Ruiz & Soibelzon (en preparación).

Diagnosis: Talla mediana, mayor que la de *Pl. intermedia*, y menor que la de *Pampatherium* y *Holmesina*. Osteodermos con superficie sutural muy dentada, a semejanza de *H. paulacoutoi*. Osteodermos más ornamentados y con accidentes más acentuados que en cualquier otra especie de Pampatheriidae. Osteodermos fijos del escudo escapular con márgenes anterior y laterales muy anchos, a semejanza de *Holmesina*, y muy rugosos. Con forámenes anteriores grandes, profundos y dispuestos en una hilera, y forámenes laterales escasos. Elevación marginal ancha y elevada en todo el perímetro, más que en *V. minuta*, *Plaina* y *Pampatherium*, pero menos que en *Scirrotherium*, *Kraglievichia* y *Holmesina*. Depresiones laterales menos profundas que en *S. carinatum*, *K. paranensis* y *Holmesina*, y más que en *V. minuta*, *Plaina* y *Pampatherium*. Elevación central longitudinal muy distinta a la de cualquier otra especie de Pampatheriidae; más baja que la elevación marginal; ancha, asimétrica y con pequeñas e irregulares proyecciones laterales. Osteodermos móviles con porción intermedia muy alta y rugosa, como en *Pampatherium*, con forámenes anteriores dispuestos en una única hilera. Márgenes laterales anchos con forámenes grandes, profundos y distanciados entre sí. Elevación marginal más ancha y elevada que en *Pampatherium* y *H. occidentalis*. Depresiones longitudinales más estrechas y menos profundas que en *Holmesina*, y menos estrechas y más profundas que en *Pampatherium*. Elevación central longitudinal ancha y deprimida anteriormente, y confluyente con la

elevación marginal, característica ausente en cualquier otra especie de Pamphateriidae; extendiéndose hasta el borde posterior; más asimétrica que en los osteodermos fijos, con proyecciones irregulares laterales groseramente ovales. Osteodermos semimóviles del escudo pélvico semejantes a los móviles, pero con márgenes anterior y laterales más anchos. Elevación marginal menos ancha y menos elevada que en los móviles. Depresiones longitudinales estrechas y profundas. Elevación central longitudinal mucho más ancha y con asimetría más marcada que en los osteodermos móviles y con proyecciones laterales más irregulares. Fémur mucho más grande que en *Kraglievichia* cf. *paranensis* y *H. floridana*, pero menor que en *P. humboldtii* y *H. paulacoutoi*. Trocánter mayor más corto (por sobre la cabeza femoral) que en *P. humboldtii* y *Kraglievichia* cf. *paranensis* y más largo que *H. paulacoutoi*; trocánter mayor y cabeza femoral más distanciados entre sí que en *Kraglievichia* cf. *paranensis* y *H. floridana*, pero menos separados que en *H. paulacoutoi*. Trocánter menor más largo que ancho, contrariamente a *Kraglievichia* cf. *paranensis*, *H. floridana* y *P. humboldtii*, en los cuales ambas medidas son similares. Fosa trocánterica más ancha y profunda que en *Kraglievichia* cf. *paranensis* y *H. paulacoutoi*, pero menos profunda que en *P. humboldtii*. Tercer trocánter más ancho y rugoso que en cualquier especies de Pamphateriidae.

Especie tipo: Gen. nov., sp. nov., B.

Especies referidas: Solo la especie tipo.

Distribución geográfica y estratigráfica: Ensenada, provincia de Buenos Aires. Edad Ensenadense, Pleistoceno temprano a medio (MARSHALL *et al.*, 1983; CIONE & TONNI, 1995; SOIBELZON *et al.* 2010). El holotipo fue hallado asociado con *Mesotherium cristatum* Serrés, 1867, fósil guía que permite la correlación con el Ensenadense. Río Salado, provincia de Santa Fe, Argentina. Formación Tezanos Pinto, Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior.

3.2.5. Gen. nov., sp. nov. B Góis, Scillato-Yané, Ciancio, González Ruiz & Soibelzon (en preparación)

Láminas 20–21

Diagnosis: La misma del género, por monotipia.

Holotipo: MLP 54-III-16-1, 27 osteodermos de la coraza dorsal, pequeña porción del cráneo (escamoso), dos vertebras dorsales, fémur derecho con la cabeza femoral, tercer trocánter y cresta patelar parcialmente rotos y rótula derecha. Los osteodermos corresponden a distintas regiones de la coraza, a saber: cinco fijos del escudo escapular, cinco semimóviles o móviles de dicho escudo, cuatro móviles incompletos, diez móviles o semimóviles del escudo pélvico incompletos, dos semimóviles del escudo pélvico y uno fijo del dicho escudo. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Calle Colón, Ensenada, columna 32, pozo n.º 140 a 17 metros de profundidad. Edad Ensenadense, Pleistoceno temprano a medio.

Paratipos: MLP 34-IV-12-6, fragmento de un osteoderma móvil o semimóvil del escudo pélvico; MCRS 345, uno móvil o semimóvil del escudo pélvico. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Ambos paratipos provienen del Río Salado, Provincia de Santa Fe, Argentina. Formación Tezanos Pinto, Edad Lujanense, Pleistoceno superior –Holoceno inferior.

Distribución geográfica y estratigráfica: Restringida a la Argentina, en las provincias de Buenos Aires y Santa Fe. Edades: Ensenadense, Pleistoceno inferior a medio y Formación Tezanos Pinto, Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior.

Consideraciones sistemáticas

El holotipo de Gen. nov., sp. nov. B fue previamente asignado a *Pampatherium typum* (SCILLATO-YANÉ 1982; SOIBELZON *et al.*, 2010). El nuevo taxón posee el mismo biocrón de *Pampatherium typum*, que abarca desde el Ensenadense hasta el Lujanense (SCILLATO-YANÉ *et al.*, 1995). La ornamentación característica de los osteodermos de Gen. nov., sp. nov. B es inconfundible con cualquier otro Pampatheriidae (*vide* diagnóstico). El análisis filogenético propuesto en esta Tesis demuestra claramente que la elevación central

longitudinal carenada y con proyecciones laterales de los osteodermos es una autopomorfia de la especie; además, este taxón comparte características ornamentales de los osteodermos tanto con *Pampatherium* (superficie medianamente rugosa, región central aplanada), como con *Holmesina* (márgenes laterales anchos y superficie sutural muy dentada).

3.2.6. *Pampatherium* Gervais & Ameghino, 1880

Sinonima: *Chlamydotherium* Lund, 1839 (LUND, 1839: 69; *non* BRONN, 1838: 1258).

Chamytherium Lund (in ÖRSTED, 1839, *lapsus pro* LUND, 1839: 69).

Dasytus Nodot, 1857 (NODOT, 1857: 111; *non* LINNÉ, 1758: 50).

Pampatherium Ameghino, 1875 (AMEGHINO, 1875a: 528, *nomem nudum*; AMEGHINO, 1875: *non vidi* (1914: 16-17).

Diagnosis: Talla grande, mucho mayor que la de *Kraglievichia paranensis* y *Plaina*, mayor que la de Gen. nov., sp. nov. B y similar a la de *Holmesina*. Osteodermos con una ornamentación desde muy simple (*P. typum*) a medianamente elaborada (*P. humboldtii* y *P. mexicanum*). Superficie de los osteodermos finamente puntuada en *P. typum*, medianamente rugosa en *P. humboldtii* y *P. mexicanum*, y muy rugosa en *Holmesina*. Osteodermos fijos del escudo escapular con márgenes laterales más anchos que en *K. paranensis*; más estrechos que en *Scirrotherium*, Gen. nov., sp. nov. B y *Holmesina*, y similares a *Plaina* (excepto *P. typum*, en la cual son semejantes a *K. paranensis*). Elevación marginal baja o no indicada en *P. typum*; ancha en *P. mexicanum* y *P. humboldtii*, en los cuales es menos ancha y menos elevada que en *K. paranensis*. Depresiones laterales muy superficiales (*P. typum*) a poco profundas (*P. humboldtii* y *P. mexicanum*). Elevación central longitudinal poco delimitada y ancha. Osteodermos fijos del escudo escapular y pélvico delgados (*P. typum*); o medianamente gruesos (*P. humboldtii* y *P. mexicanum*), comparables a *Plaina* y Gen. nov., sp. nov. B. Osteodermos móviles y semimóviles del escudo pélvico con porción intermedia más larga y vascularizada que en Gen. nov., sp. nov. B y *Holmesina*. Con márgenes laterales más estrechos que en Gen. nov., sp. nov. B, *Holmesina* y *Scirrotherium*, pero menos que en *K. paranensis*. Con depresiones longitudinales más superficiales que en los fijos. Elevación central longitudinal más difusa

que en los fijos, excepto en *P. mexicanum*. Osteodermos fijos del escudo escapular con ornamentación menos elaborada que los del escudo pélvico. Cráneo más robusto que en *Holmesina* y menos que en *Pl. intermedia*. Nasaes proximalmente ensanchados, en cambio rectos en toda su extensión en *Holmesina*. Frontales menos convexos que en *Pl. intermedia* y *Holmesina*. Parietales con numerosos forámenes, más rugosos que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*, *Pl. intermedia* y *Holmesina*. Mandíbula más robusta que en cualquier otro Pamphateriidae; rama horizontal notablemente ancha en toda su extensión. Ángulo mandibular mucho más rugoso que en *Pl. intermedia* y *Holmesina*. Molariformes con dos capas de osteodentina (central y externa); los anteriores no imbricados entre sí; de sección sub-oval (Mf1–Mf3 y mf1–mf3), reniforme (Mf4 y mf4) y trilobulada (Mf5–Mf9 y mf5–mf9). Fémur más grácil que en Gen. nov., sp. nov. B y *H. paulacoutoi*. Cabeza femoral en posición muy baja en relación con el trocánter mayor. Trocánter menor más pequeño que en Gen. nov., sp. nov. B, pero mayor que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*. Fosa trocánterica más ancha y profunda que en Gen. nov., sp. nov. B, *Kraglievichia* cf. *paranensis* y *H. paulacoutoi*. Tercer trocánter más angosto y menos robusto que en Gen. nov., sp. nov. B y *H. paulacoutoi*, pero más ancho y robusto que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*. Los epicóndilos lateral y medial no sobrepasan los cóndilos.

Especie tipo: *Pamphaterium humboldtii* (Lund, 1839).

Especies referidas: La especie tipo, *P. typum* Gervais & Ameghino, 1880 y *P. mexicanum* Edmund, 1996.

Distribución geográfica y estratigráfica: En México, en San Miguel de Tecamachalco (Estado de México; Formación Becerra, Edad Rancholabrense, Pleistoceno superior [Silva Barcenas, 1975]), estados de Puebla, Hidalgo, Jalisco, Guanajuato y Aguascalientes (EDMUND, 1996). En Venezuela, Estado de Zulia, Edad Lujanense, Pleistoceno superior (Rincón *et al.*, 2008). En Brasil, en los estados de Mato Grosso, Minas Gerais, Ceará, Piauí, Santa Catarina y Rio Grande do Sul (LUND, 1839; WINGE, 1915; EDMUND, 1996; SCILLATTOYANÉ *et al.*, 2005; OLIVEIRA & PEREIRA, 2009; GÓIS *et al.*, 2012b); solamente en Rio Grande do Sul se han realizado estudios estratigráficos detallados: Formación Santa Vitória y Formación Touro Passo, Edad Lujanense, Pleistoceno superior-Holoceno inferior (PAULA COUTO, 1980; KERBER & OLIVEIRA, 2008; OLIVEIRA & KERBER, 2009; OLIVEIRA &

PEREIRA, 2009). En Bolivia, en Tarija (HOFFSTETTER, 1963; TONNI *et al.*, 2009) y Ñuapúa (HOFFSTETTER, 1968). En Paraguay, Asunción (CARLINI & TONNI, 2000). En Uruguay, en el departamento de Artigas, río Cuareim, Pintado, Formación Sopas, Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior (MARTINEZ & UBILLA, 2004; UBILLA *et al.*, 2004a,b); y en Arroyo Pilatos, Departamento de Canelones, río Santa Lucía, Formación Dolores, Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior (GUITIÉRREZ *et al.*, 2005, UBILLA, 2007; UBILLA *et al.*, 2009). En Argentina, en las provincias de Buenos Aires, Córdoba, Corrientes, Formosa y Santa Fe (SCILLATO-YANÉ, 1980; SCILLATO-YANÉ *et al.*, 1995; CARLINI & SCILLATO-YANÉ, 1999; CIONE *et al.*, 1999; SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005; GÓIS *et al.*, 2012a) en las siguientes edades: Chapadamalalense (Plioceno superior), Marplatense (Barrancalobense, Plioceno superior; Vorohuense, Plioceno superior–Pleistoceno inferior; Sanandresense, Pleistoceno inferior), Ensenadense (Pleistoceno inferior-medio), Bonaerense (Pleistoceno medio-superior) y Lujanense (Pleistoceno superior–Holoceno inferior). En la provincia de Buenos Aires, *Pampatherium* se registra en las siguientes unidades: Formación Chapadmalal (Chapadmalalense), Formación Barranca de los Lobos (Barrancalobense), Formación Vorohué (Vorohuense), Formación San Andrés (Sanandresense), Formación Ensenada/Miramar (Ensenadense), Formación Buenos Aires/Arroyo Seco (Bonaerense), y Formación Luján y Formación Lobería (Lujanense) (CIONE & TONNI, 1999; SCILLATO-YANÉ *et al.*, 1995; CARLINI & SCILLATO-YANÉ, 1999; CIONE *et al.*, 1999). En Santa Fe está definida la Formación Formación Tezanos Pinto, una unidad loésica del norte de la región Pampeana descrita originalmente por IRIONDO (1980). Presenta dos miembros de loess depositados en los lapsos interfluviales. El Miembro superior está caracterizado por el típico loess de las planicies pampeanas, propio de ambientes subaéreos. Ambos miembros están separados por una disconformidad intraformacional. Las dataciones de termoluminescencia para el Miembro inferior son de 35.890 ± 1030 y 31.690 ± 1620 , y para el Miembro superior de 9390 ± 630 y 8150 ± 400 (KRÖHLING, 1999). Restos de dos especies de *Pampatherium* (*vide infra*) proceden del Miembro superior. En Corrientes han sido exhumados ejemplares de *Pampatherium* en la Formación Toropí (SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005; RODRÍGUEZ-BUALÓ *et al.*, 2009; GÓIS *et al.*, 2012b). Recientes dataciones por luminiscencia indican que esos sedimentos habrían

sido depositados en el Lujanense superior (ca. 50000-35000; OIS 3). En Formosa, *Pampatherium* proviene de la Formación Río Bermejo, correlacionable con las formaciones Toropí y Yupoí (RODRÍGUEZ-BUALÓ *et al.*, 2009), Lujanense de Corrientes.

Consideraciones sistemáticas: *vide* Cáp. 1, pag. 7 y ss. (véase también GÓIS *et al.*, 2012b).

3.2.7. *P. humboldtii* (Lund, 1839)

Láminas 22–26

Sinonimia: *Chlamydotherium humboldtii* Lund, 1839 (LUND, 1839: 69).

Chlamytherium humboldtii (in ÖRSTED, 1839, *lapsus pro* LUND, 1839: 69).

Holmesina humboldtii (Lund, 1839) Edmund, 1987 (LUND, 1839: 69; EDMUND, 1987: 4).

Diagnosis: Talla grande, mayor que la de *P. typum*, *P. mexicanum*, *H. floridana* y *H. rondoniensis*, pero menor que la de *H. occidentalis*, *H. septentrionalis*, *H. major* y *H. paulacoutoi*. Escudete cefálico grande. Coraza dorsal más grande, más ancha, más alta y regularmente convexa que en *Priodontes maximus*; con nueve hileras completas de osteodermos fijos del escudo escapular, tres hileras de bandas móviles (1°, 2° y 3°: 44, 43 y 43 osteodermos por hilera), once hileras en el escudo pélvico y estuche caudal con doce anillos concéntricos proximales y pequeños osteodermos lenticulares no ordenados en anillos. Todos los osteodermos con una ornamentación más marcada que en *P. typum*, menos que en *P. mexicanum*, y mucho menos que en *Scirrotherium*, *K. paranensis*, Gen. nov., sp. nov. B y *Holmesina*. Superficie esculpida más rugosa (con forámenes y pequeñas estrías más marcados) que en *P. typum* y *Plaina*, pero menos que en *P. mexicanum* y *Holmesina*. Osteodermos fijos (escapulares y pélvicos) más gruesos que en *P. typum* y *Plaina*, equivalentes a *P. mexicanum* y Gen. nov., sp. nov. B, pero menos que en *Holmesina* (excepto *H. occidentalis* y *H. floridana*). Osteodermos fijos del escudo escapular con márgenes laterales más anchos que en *K. paranensis* y *P. typum*, pero más estrechos que en *Scirrotherium*, Gen. nov., sp. nov. B y *Holmesina*, y similares a *Plaina* y *P. mexicanum*. Elevación marginal más ancha y elevada que en *P. typum*, pero menos que en *P. mexicanum*. Depresiones laterales más profundas que en *P. typum*, menos que en *P.*

mexicanum y mucho menos que en *Scirrotherium* y *K. paranensis*. Elevación central longitudinal mejor delimitada y menos ancha que en *P. typum*, a semejanza de *P. mexicanum*. Osteodermos móviles y semimóviles del escudo pélvico con porción intermedia más larga y rugosa que en *K. paranensis*, *Plaina*, Gen. nov., sp. nov. B, *P. typum* y *Holmesina*. Márgenes laterales más estrechos que Gen. nov., sp. nov. B y *Holmesina*, *Scirrotherium* menos que en *K. paranensis*. Depresiones longitudinales más superficiales que en los fijos. Elevación central longitudinal más difusa que en los fijos. Osteodermos fijos del escudo pélvico con ornamentación menos elaborada que los del escudo escapular. Cráneo proporcionalmente más robusto que en *Holmesina*, semejante a *P. typum* y menos que *Pl. intermedia*. Nasaes ensanchados proximalmente, a diferencia de *Holmesina*. Frontales menos convexos que en *Pl. intermedia* y *Holmesina*. Parietales más rugosos que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*, *Pl. intermedia* y *Holmesina*. Mandíbula más robusta que en cualquier otro Pampatheriidae, con la rama horizontal notablemente ancha en toda su extensión. Ángulo mandibular mucho más rugoso que en *Pl. intermedia* y *Holmesina*. Molariformes superiores e inferiores más anchos que en *P. typum*; con dos capas de osteodentina (central y externa). Los superiores anteriores no imbricados entre sí. De sección sub-oval (Mf1–Mf3 y mf1-mf3), reniforme (Mf4 y mf4) o trilobulada (Mf5–Mf9 y mf5-mf9). Fémur más grácil que en Gen. nov., sp. nov. B y *H. paulacoutoi*; cabeza femoral en posición muy baja en relación con el trocánter mayor. Trocánter menor más pequeño que en Gen. nov., sp. nov. B, pero mayor que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*. Fosa trocantérica más ancha y profunda que en Gen. nov., sp. nov. B, *Kraglievichia* cf. *paranensis* y *H. paulacoutoi*. Tercer trocánter más angosto y menos robusto que en Gen. nov., sp. nov. B y *H. paulacoutoi*, pero más ancho y robusto que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*. Los epicóndilos lateral y medial no sobrepasan los cóndilos.

Sintipo: UZM 150, un fragmento mandibular derecho y osteodermos; UZM 618, una rama mandibular izquierda. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Cavernas de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. Edad Lujanense, Pleistoceno superior –Holoceno inferior.

Hipodigma: El sintipo. Una coraza casi completa, numerosos osteodermos aislados, restos craneanos, dentarios y del postcráneo. Osteodermos de la coraza: MBLUZ-P, seis osteodermos, de los cuales tres fijos del escudo escapular y tres móviles. MCL 900,

escudete cefálico, coraza dorsal prácticamente completa y estuche caudal, con las extremidades anteriores y posteriores derechas; MCL 900/01–02, húmeros izquierdo y derecho; MCL 900/03, ulna derecha; MCL 900/04, radio izquierdo; MCL 900/05, fémur derecho; MCL 900/06, porción proximal de tibia–fibula derecha; MCL 900/07, calcáneo izquierdo; MCL 900/08, astrágalo derecho; MCL 900/09–10, escapulas izquierda y derecha; MCL 900/11–88, numerosos elementos de la mano y del pie, izquierdos y derechos; MCL 900/89–90, rótulas izquierda y derecha; MCL 2083, mano izquierda completa; MCL 2303, rama mandibular izquierda incompleta, con los molariformes (mf7–mf9) (superficies oclusales rotas); MCL 2308/01–798, numerosos osteodermos de distintas regiones de la coraza; MCL 21.172/01–04, astrágalo, navicular, cuboide y metatarso II derechos. UF 91776–780, cuatro osteodermos fijos del escudo escapular y uno fijo del escudo pélvico; UF 90743, un osteodermo fijo del escudo pélvico; UF 90744, dos osteodermos, de los cuales uno fijo del escudo escapular y uno semimóvil del escudo escapular o móvil; UF 90745, dos osteodermos del escudo escapular. MHD-P-28, cráneo prácticamente completo, ambas arcadas cigomáticas rotas, serie dentaria derecha (Mf7 y Mf9 ausentes) e izquierda (Mf1, Mf5–Mf9 ausentes). MLP 76-VIII-2-7, un osteodermo fijo del escudo pélvico; MLP 81-X-30-1, 28 osteodermos, de los cuales cinco osteodermos del escudete cefálico, seis fijos del escudo escapular, dos semimóviles de dicho escudo o móviles, dos móviles, 13 fijos del escudo pélvico, de los cuales cuatro están rotos, uno fijo de la escotadura caudal y varios fragmentos; partes del cráneo: porción de los nasales, parte anterior del maxilar con Mf1–Mf4 y el Mf6 aislado, parietal completo y mandíbula casi completa. MACN Pv 8490, un osteodermo fijo del escudo escapular; MACN Pv 11681, tres osteodermos, de los cuales uno fijo del escudo escapular, uno semimóvil, uno móvil y dos fragmentos imposibles de posicionar; MACN Pv 11905, dos osteodermos, de los cuales uno semimóvil del escudo escapular y uno móvil; MACN Pv 13731, seis osteodermos, de los cuales dos fijos del escudo escapular, tres móviles y uno móvil marginal; MACN Pv 14264, un osteodermo fijo del escudo pélvico; MACN Pv 14737, uno fijo del escudo pélvico. MUFyCA 225, un osteodermo fijo del escudo pélvico; MUFyCA 1110, tres osteodermos, de los cuales dos fijos del escudo escapular y uno fijo del escudo pélvico.

Distribución geográfica y estratigráfica: En Venezuela, Mene de Inciarte, Estado de Zulia (MCDONALD *et al.*, 1999; RINCÓN *et al.*, 2008; RINCÓN & WHITE, 2007; SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2012; GÓIS *et al.*, 2012b), los cuales tienen una edad radiocarbónica estimada entre 25.500 ± 0.6 y 27.980 ± 0.37 (JULL *et al.*, 2004), Edad Lujanense, Pleistoceno tardío–Holoceno inferior. En Brasil, en los estados de Mato Grosso, Minas Gerais (Lagoa Santa), Ceará y Rio Grande do Sul (LUND, 1840; WINGE, 1915; EDMUND, 1996; SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005; OLIVEIRA & PEREIRA, 2009; GÓIS *et al.*, 2012b); solamente en Rio Grande do Sul se han realizado estudios estratigráficos detallados: Formación Santa Vitória y Formación Touro Passo, Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior (*vide* OLIVEIRA & PEREIRA, 2009). En Bolivia, Departamento de Tarija en las localidades: río San Pedro y Pueblo Viejo, Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior. En Uruguay, en el Departamento de Artigas, Río Cuareim y Pintado, Formación Sopas, Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior (MARTINEZ & UBILLA, 2004; UBILLA *et al.*, 2004a,b). En Argentina, canal Fábrica Ducilo, Berazategui, Provincia de Buenos Aires, Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior (GÓIS *et al.*, 2012a); ciudad de Santa Fe, Santa Fe, Formación Tezanos Pinto (IRIONDO, 1980), Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior (KRÖHLING, 1999).

Consideraciones sistemáticas

Pamphotherium humboldtii (Lund, 1839) fue la primera especie descrita para la familia. Aunque hay ciertas dudas con respecto a la localidad exacta, consta que los primeros restos provienen de una de las cavernas de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. LUND (1841) figura por primera vez materiales referidos a *P. humboldtii*, un fragmento mandibular derecho y osteodermos de la coraza. En 1842, figura una rama mandibular izquierda con procedencia más precisa (*vide infra*) (LUND, 1842). Con respecto a las primeras piezas figuradas, CARTELLE (1992, Tesis inédita) comenta: “Tais peças são pouco significativas. Propomos, por tal motivo, como lectótipo da espécie o corpo mandibular esquerdo figurado por Lund (1842. Tab. XXXIV. Fig. 9) quanto por Winge (1915. Pl. X) registrado no catálogo de Lund n.º 618 e coletado na Gruta do Baú”. El autor de esta Tesis recientemente se puso en contacto con los encargados de la Colección Lund y fue

informado de que los ejemplares figurados por Lund en 1841 y 1842 están extraviados.

Dada esta situación, el tesista considera preferible no aceptar la propuesta (inérita) de Cartelle (1992) en cuanto al lectotipo designado (¡y ahora extraviado!) y, en cambio, en el futuro designar un neotipo, el cual incluya partes significativas del cráneo, de la dentición y de la coraza, para lo cual sería conveniente un acuerdo entre los distintos autores (argentinos, brasileños y uruguayos) que en las últimas décadas han estado trabajando sobre *P. humboldtii*.

EDMUND (1987) transfiere *P. humboldtii* a *Holmesina* (*H. humboldtii*), pero años después el mismo autor rectifica su asignación y considera válida la atribución a *Pampatherium*. Recientemente, GÓIS *et al.* (2012a) dan a conocer restos de *P. humboldtii* para Berazategui, Provincia de Buenos Aires, Argentina, el registro más austral para la especie. Asimismo, en esta Tesis se señalan por primera vez otras dos localidades para *P. humboldtii*: Tarija (Bolivia) y Santa Fe (Argentina).

3.2.8. *P. typum* Gervais & Ameghino, 1880

Lámina 27–30

Diagnosis: Talla grande, mayor que la de *Pl. intermedia* y Gen. nov., sp. nov. B, menor que la de *P. humboldtii* y mucho menor que la de *H. paulacoutoi*. Osteodermos de toda la coraza con la superficie sutural menos dentada que en *P. humboldtii* y *P. mexicanum*, y mucho menos que en *Holmesina*. Son los más delgados del género, pero más gruesos que los de *Scirrotherium*. Osteodermos fijos del escudo escapular con márgenes laterales más estrechos que en *P. humboldtii* y *P. mexicanum*. Elevación marginal desde muy estrecha a indistinguible, según las regiones de la coraza. Depresiones laterales más superficiales que en *Pl. intermedia*, *P. humboldtii* y *P. mexicanum*. Elevación central longitudinal ancha y difusa (estrecha y definida en *P. humboldtii* y *P. mexicanum*). Osteodermos móviles y semimóviles del escudo pélvico con márgenes laterales más anchos que en los fijos del escudo escapular, pero más estrechos que en cualquier otra especie de Pampatheriidae. Depresiones laterales y elevación central longitudinal muy difusas. Osteodermos fijos del escudo pélvico menos ornamentados que los fijos del escudo escapular. Cráneo muy

robusto, semejante a *P. humboldtii*. Nasales ensanchados anteriormente, a semejanza de *P. humboldtii*. Frontales menos convexos que en *P. humboldtii* y mucho menos que en *Holmesina*. Parietal más rugoso que en *Pl. intermedia* y *P. humboldtii*, y mucho más que en *Holmesina*. Cresta lambdoidea menos extendida posteriormente que en *P. humboldtii*, *H. occidentalis* y *H. rondoniensis*. Arcada cigomática corta y más robusta que en *H. septentrionalis*, *H. paulacoutoi*, *H. occidentalis* y *H. rondoniensis*, y similar a la de *Pl. intermedia* y *H. major*. Molariformes posteriores más estrechos y con el lóbulo intermedio menos definido que en *P. humboldtii*. Mandíbula robusta, mucho más que en *Holmesina*, pero menos que en *P. humboldtii*, y con el ángulo mandibular muy rugoso.

Holotipo: MLP (-), osteodermos de la coraza. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Provincia de Buenos Aires.

Hipodigma: El holotipo. Osteodermos de la coraza, restos craneanos y dentarios y postcráneo. Osteodermos: MLP 34-IV-12-6, uno fijo del escudo escapular; MLP 38-IX-30-10, uno fijo del escudo escapular; MLP 52-IX-28-20, cuatro osteodermos, de los cuales uno semimóvil del escudo escapular, uno móvil, uno fijo del pélvico y uno del estuche caudal; MLP 52-X-3-79, dos osteodermos, de los cuales uno fijo del escudo escapular y uno del estuche caudal; MLP 69-VIII-22-4, dos osteodermos fijos del escudo escapular; MLP 69-VIII-25-11, uno fijo del escudo escapular; MLP 69-IX-5-1, cientos de osteodermos y un fragmento derecho; MLP 70-III-10-1, rama mandibular izquierda incompleta, con los molariformes mf1–mf7; MLP 76-VIII-2-6, cinco osteodermos, de los cuales tres semimóviles del escudo escapular, uno semimóvil del pélvico y uno fijo de dicho escudo; MLP 80-VIII-13-80, un osteoderma móvil; MLP 91-IX-28, uno fijo del escudo pélvico; MLP 91-III-1-3, varios fragmentos de osteodermos, de los cuales uno fijo del escudo escapular; MLP 94-II-1-30, cuatro osteodermos fijos del escudo escapular. MLP 94-II-1-158, un osteoderma semimóvil del escudo escapular y cinco fragmentos de localización incierta en la coraza. MACN PV 6211, astrágalo derecho; MACN PV 11474, rama mandibular derecha casi completa, con todos los molariformes, sin el proceso coronoideo; MACN PV 11522, porción de rama mandibular derecha con seis molariformes (mf3–mf8) y parte del noveno alvéolo; MACN PV 11543, cráneo prácticamente completo, sin la mandíbula ni los molariformes. MG-PV 666 (número provisorio), parte del escudete

cefálico, cientos de osteodermos, cráneo incompleto, fragmentado en dos partes, con gran parte del parietal roto en dos pedazos, ambos con el oído interno; conserva la porción derecha del rostro, con el turbinal y el molde del bulbo olfatorio; la serie maxilar conserva cinco molariformes deteriorados en su superficie oclusal (mf3-mf8) y el mf8 solo presenta el alvéolo; el yugal derecho se encuentra suelto. Rama mandibular derecha incompleta, con gran parte de la rama ascendente; se conserva parte del proceso angular y todo el cóndilo; con los mf6-mf9 (mf6 y mf7 incompletos). Rama mandibular izquierda incompleta, con parte de la rama ascendente, los mf6-mf7 (parciales), mf8 (completo) y la porción labial alveolar del mf9. Húmero derecho, porción distal con el foramen entepicondíleo. Ulna izquierda completa. Dos vértebras dorsales. BRA-4-724, porción de coraza, con parte del escudo escapular, la banda de osteodermos semifijos de dicho escudo (incompleta) y la primera banda móvil.

Distribución geográfica y estratigráfica: En Brasil, Estado de Santa Catarina, municipalidad Mampituba, Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno (PAULA COUTO, 1980; SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005; GÓIS *et al.*, 2012b). Rio Grande do Sul, Arroyo Chui, Formación Touro Passo, Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno (OLIVEIRA *et al.*, 2003; KERBER & OLIVEIRA, 2008; OLIVEIRA & PEREIRA, 2009); y Ponte Velha, Formación Touro Passo (OLIVEIRA & PEREIRA, 2009). En Bolivia, en los departamentos de Tarija y Ñuapúa (HOFFSTETTER, 1963,1968), Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno. En Paraguay, Asunción, Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno (CARLINI & TONNI, 2000). En Uruguay, Departamento de Canelones, Río Santa Lucía, Formación Dolores, Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno (GUITIÉRREZ *et al.* 2005; UBILLA, 2007; UBILLA *et al.*, 2009). En Argentina, Ensenada, “Toscas” del Río de La Plata, Provincia de Buenos Aires, Formación Ensenada, Edad Ensenadense, Pleistoceno inferior a medio (CIONE & TONNI, 2005; SOIBELZON *et al.*, 2010); ríos Quequén Grande y Quequén Salado, Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior (BARGO, *et al.*, 1986; TONNI *et al.*, 1987; PRADO *et al.*, 1987; PARDIÑAS *et al.*, 1987, SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005). En Santa Fe, en los ríos Carcarañá y Salado, Formación Tezanos Pinto (IRIONDO, 1980), Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior (KRÖHLING, 1999). En Formosa, río Pilcomayo, Formación Río Bermejo, Edad Lujanense, Pleistoceno

superior–Holoceno inferior. En Corrientes, Formación Yupoí, Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior.

Consideraciones sistemáticas

Pampatherium typum Gervais & Ameghino, 1880 está basada en osteodermos de la coraza que deberían estar en la colección del Museo de La Plata, pero que actualmente se encuentran extraviadas. AMEGHINO (1889, Lám. LXVII, Figs. 11, 16-19) figura por primera vez nueve osteodermos que indudablemente corresponden a *P. typum*. Esta especie es inconfundible, pues presenta una ornamentación muy simple con respecto a las demás especies del género (*vide* SCILLATO-YANÉ, 1982; EDMUND, 1996, SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005).

3.2.9. *P. mexicanum* Edmund, 1996

Lámina 31

Diagnosis: Osteodermos con la ornamentación más marcada que en *P. humboldtii* y *P. typum*. Superficie esculpida más rugosa que en *Pl. intermedia*, *P. humboldtii* y *P. typum*, pero menos que en *Holmesina*. Osteodermos fijos medianamente gruesos, comparables a Gen. nov., sp. nov. B y *P. humboldtii*, y más gruesos que en *P. typum*. Osteodermos fijos del escudo escapular con márgenes anterior y laterales más anchos que en *Pl. intermedia*, *P. humboldtii* y *P. typum*. Elevación marginal más estrecha y delimitada que en *P. humboldtii*. Depresiones longitudinales mucho más profundas que en *Pl. intermedia*, *P. humboldtii* y *P. typum*, pero menos profundas que en *K. paranensis*, *S. carinatum* y *Holmesina*. Elevación central longitudinal más corta y estrecha que en *P. humboldtii*. Osteodermos móviles con márgenes anterior, laterales y posterior más anchos que en los fijos del escudo escapular. Elevación marginal más estrecha y mejor delimitada que en *P. humboldtii* y *P. typum*. Depresiones laterales menos profundas que en los fijos. Elevación central longitudinal menos definida que en los fijos, pero mejor delimitada que en *P. humboldtii* y *P. typum*. Semimóviles del escudo pélvico con márgenes laterales menos pronunciados que en los móviles. Elevación marginal más elevada que en *P. humboldtii* y *Pl. intermedia*. Depresiones longitudinales más profundas que en los móviles, y que en *P.*

typum y *P. humboldtii*. Osteodermos fijos del escudo pélvico con la ornamentación más marcada que en los fijos del escudo escapular. Con márgenes laterales más anchos que en *K. paranensis*, *Pl. intermedia*, *P. humboldtii* y *P. typum*, pero menos que en *Holmesina*. Depresiones laterales muy profundas. Elevación central longitudinal más estrecha que en *P. humboldtii* y *P. typum*.

Holotipo: INAH 6201, 22 osteodermos de la coraza, de los cuales diez fijos del escudo escapular, dos móviles, seis fijos del escudo pélvico y cuatro semimóviles del escudo pélvico. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** México, Valsequillo, estado de Puebla, Edad Rancholabrense, Pleistoceno superior.

Hipodigma: El holotipo. Osteodermos de la coraza y un molariforme. Osteodermos: UAHM 01-7a, seis osteodermos, de la coraza de los cuales dos fijos del escudo escapular, uno semimóvil del escudo escapular, uno de los miembros, uno de los márgenes y uno del estuche caudal; UAHM-3260, dos fijos de la escotadura cefálica, tres fijos del escudo escapular, dos marginales del escudo escapular, uno semimóvil o móvil, dos móviles, uno fijo del escudo pélvico, dos de los miembros, dos de los anillos caudales; UAHMP 214, fijo del escudo escapular; UAHMP 3363, fijo de la escotadura cefálica; UAHMP 3364, fijo escapular; UAHMP3365, fijo del escudo pélvico; UAHMP 3366, de los anillos caudales; UAHMP 3367, un molariforme mandibular probablemente el mf5

Distribución geográfica y estratigráfica: Solamente en México. Tequixquiac, San Miguel Tecamachalco, Estado de México; Valsequillo, Hueyatenco, Río Atepitzinglo, San Felipe, Tenextepe y Santa Cruz Nuevo, Puebla; Santa María Amajac, Hidalgo; Chapala-Zoaco y Río Zula, Jalisco; el Cedazo, Aguascalientes, Térapa, Sonora; (EDMUND, 1996; McDONALD, 2002; GUTIERREZ-GUZMAN & RIVERA-SILVA, 2010; Mead *et al*, 2007). Edad Rancholabrense, Pleistoceno superior.

Consideraciones sistemáticas: EDMUND (1996) reconoce esta especie a base de osteodermos de la coraza, *P. mexicanum* Edmund, 1996. Hasta el momento está restringida a México. El autor presenta una diagnosis muy reducida; por tal motivo se propone aquí una diagnosis más amplia y comparativa. La ornamentación es la más elaborada de todas las otras especies del género.

3.3. *Holmesina* Simpson, 1930

Sinonimia: *Chlamydotherium* Lund, 1839, *partim* (LUND, 1839: 69; *non* BRONN, 1838: 1258).

Chamytherium Lund, *partim* (in ÖRSTED, 1839, *lapsus pro* LUND, 1839: 69).

Glyptodon Owen, 1839, *partim* (LEIDY, 1889: 97; *non* OWEN, 1839: 178).

Hoffstetteria Castellanos, 1957 (CASTELLANOS, 1957: 5).

Diagnosis: Talla mediana a grande, mucho mayor que la de *Kraglievichia paranensis* y *Plaina*, mayor que la de Gen. nov., sp. nov. B y similar a la de *Pampatherium*. Osteodermos de la coraza generalmente muy rugosos, con numerosas puntuaciones. Osteodermos fijos (escapulares y pélvicos) desde medianamente gruesos (*H. floridana* y *H. occidentalis*) a muy gruesos (*H. paulacoutoi* y *H. major*). Superficie sutural más dentada que en *P. humboldtii*, *P. mexicanum* y Gen. nov., sp. nov. B, y mucho más que en Gen. nov., sp. nov. A, *Scirrotherium*, *K. paranensis*, *V. minuta*, *Plaina* y *P. typum*. Osteodermos fijos del escudo escapular con formámenes anteriores poco numerosos, grandes y profundos. Márgenes laterales moderadamente anchos en *H. floridana* y *H. occidentalis*, y muy anchos en *H. paulacoutoi*. Elevación marginal menos ancha y elevada que en *K. paranensis*, pero más que en cualquier otra especie de Pampatheriidae. Depresiones longitudinales menos profundas que en *S. carinatum* y *K. paranensis* y más que en cualquier otra especie de Pampatheriidae. Elevación central longitudinal carenada (en *H. floridana* y *H. septentrionalis*), y ancha, elevada y confluyente con el borde posterior en las demás especies del género. Osteodermos semimóviles del escudo escapular con márgenes laterales menos anchos que en los fijos del escudo escapular; elevación marginal más elevada que en los móviles; depresiones laterales más profundas que en los fijos del escudo escapular; elevación central longitudinal más elevada que en cualquier otra especie de Pampatheriidae. Osteodermos móviles y semimóviles del escudo pélvico muy grandes. Porción intermedia más profunda y pequeña, y menos rugosa que en *Pampatherium*. Márgenes laterales más anchos que en *S. carinatum* y Gen. nov., sp. nov. B, y mucho más que en *K. paranensis*, *Plaina* y *Pampatherium*. Elevación marginal elevada. Depresiones laterales más anchas y menos profundas que en *S. carinatum* y *K. paranensis*. Elevación

central longitudinal proporcionalmente más corta y desarrollada que en los fijos y semimóviles del escudo escapular. Osteodermos fijos del escudo pélvico con la ornamentación menos marcada que en los fijos del escapular. Cráneo más grácil que en *P. typum*, *P. humboldtii* y *Pl. intermedia*, pero más robusto que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*. Nasales más largos que en *P. typum*, *P. humboldtii* y *Pl. intermedia*, similares a los de *Kraglievichia* cf. *paranensis*. Frontales más convexos que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*, *P. typum* y *P. humboldtii*, a semejanza de *Pl. intermedia*. Parietales cortos (excepto *H. rondoniensis*) y menos rugosos que en *P. typum*, *P. humboldtii* y *Pl. intermedia*. Cresta lambdoidea muy extendida hacia atrás. Arcada cigomática más larga y menos robusta que en *P. typum*, *P. humboldtii* y *Pl. intermedia*. Molariformes bilobulados, con osteodeontina débil, más cortos y robustos que en *P. typum*, *P. humboldtii* y *Pl. intermedia*. Los superiores anteriores imbricados entre sí, como en *Kraglievichia* cf. *paranensis*. De sección sub-oval (Mf1–Mf3 y mf1–mf3), reniforme (Mf4 y mf4) o bilobulados (Mf5–Mf9 y mf5–mf9). Espacios interdentarios más reducidos. Mandíbula menos robusta que en *P. typum* y *P. humboldtii*; rama horizontal más baja que en *P. typum* y *P. humboldtii*, similar a *Pl. intermedia*. Ángulo mandibular menos rugoso que en *P. typum*, *P. humboldtii* y *Pl. intermedia*.

Especie tipo: *H. septentrionalis* (Leidy, 1889).

Especies referidas: La especie tipo, *H. major* (Lund, 1842), *H. occidentalis* (Hoffstetter, 1952), *H. floridana* (Robertson, 1976), *H. paulacoutoi* (Cartelle & Bohórquez, 1985) y *H. rondoniensis* Góis, Scillato-Yané, Carlini & Ubilla, 2012.

Distribución geográfica y estratigráfica: (Hasta acá) En Estados Unidos de América, en los estados de Kansas, Oklahoma, Texas, Florida, Georgia y Carolina del Sur (LEIDY, 1889a,b; SELLARDS, 1917; SIMPSON, 1930; HOLMES & SIMPSON, 1931; JAMES, 1957; MARTÍN, 1974; WEBB, 1974; ROBERTSON, 1976; ROTH & LAERM, 1980; DALQUEST & CARPENTER, 1988; HULBERT & PRATT, 1998; BASKIN & SANDRES, 2002; TOMAS, 2007); Edad Blanquense (Plioceno superior), Irvingtoniense (Pleistoceno inferior a medio) y Rancholabrense (Pleistoceno superior –Holoceno inferior). En México, en Aguascalientes y Tequixquiac, ambos en el Estado de México (MOOSER & DALQUEST, 1975; MONTELLANOS-BALLESTEROS, 1992), Edad Rancholabrense, Pleistoceno tardío–Holoceno temprano. En El

Salvador, Departamento de San Salvador (AGUILAR & LAURITO, 2009), Edad Rancholabrense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior. En Venezuela, en los estado de Carabobo, Falcón y Monagas (ROYO & GÓMEZ, 1960; RINCÓN, 2004; RINCÓN & WHITE, 2007; RINCÓN *et al.*, 2009; SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005; GÓIS *et al.*, 2012b), Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior. En Brasil, en los estados de Rondônia, Minas Gerais, Bahia, Ceará, Paraíba, Rio Grande do Sul (LUND, 1842; EDMUND, 1996; SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005; OLIVEIRA & PEREIRA, 2009; GÓIS *et al.*, 2012b), Edad Lujanense, Pleistoceno superior –Holoceno inferior. En la República de Trinidad y Tobago (RINCÓN *et al.*, 2009), Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior. En Ecuador, Provincia de Guaya (HOFFSTETTER, 1952), Edad Lujanense, Pleistoceno tardío–Holoceno inferior. En Colombia, departamento de Huila (EDMUND, 1996), Pleistoceno superior. En Perú, en Cuspinique y Desierto de Talara (MARSHALL *et al.*, 1984), Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior. En Argentina, en las provincias de Corrientes, Santa Fe, Entre Ríos, Buenos Aires, Formosa y Santiago del Estero (SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005; RODRÍGUEZ-BUALÓ *et al.*, 2009; CHIMENTO & AGNOLIN, 2011; GÓIS *et al.*, 2012b), Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior.

Consideraciones sistemáticas: *vide* Cap. 1, pag. 7 y ss. (véase también GÓIS *et al.*, 2012b).

3.3.1. *H. septentrionalis* (Leidy, 1889)

Láminas 32–34

Sinonimia: *Glyptodon septentrionalis* Leidy, 1889 (LEIDY, 1889a: 97).

Chlamytherium septentrionalis (Leidy, 1889) Sellards, 1917 (LEIDY, 1889a: 97; SELLARDS, 1917: 7).

Chlamytherium septentrionale (Leidy, 1889) Cahn, 1922 (LEIDY, 1889a: 97; CAHN, 1922: 21; SIMPSON, 1928, 1929; JAMES, 1957: 798).

Pampatherium septentrionalis (Leidy, 1889) Robertson, 1976 (LEIDY, 1889a: 97; ROBERTSON, 1976: 124).

Diagnosis: Talla grande, mucho mayor que la de *Scirrotherium*, *V. minuta*, *Kraglievichia paranensis* y *Plaina*, mayor que la de Gen. nov., sp. nov. B y similar a la de *Pampatherium*. Osteodermos fijos (escapulares y pélvicos) más gruesos que en *H. floridana* y *H. occidentalis*, pero menos que *H. paulacoutoi* y *H. major*. Superficie sutural más dentada que en *Scirrotherium*, *K. paranensis*, *V. minuta*, *Plaina*, *P. typum*, *P. humboldtii* y *P. mexicanum*, a semejanza de Gen. nov., sp. nov. B, pero menos que en *H. paulacoutoi*. Osteodermos fijos del escudo escapular con formámenes anteriores poco numerosos, más grandes y profundos que en *H. floridana*, *H. occidentalis*, pero menos que en *H. paulacoutoi*. Márgenes laterales más anchos que en *Pampatherium*, *H. floridana* y *H. occidentalis*, pero mucho menos que en *H. paulacoutoi*. Elevación marginal menos ancha y elevada que en *K. paranensis*. Depresiones longitudinales menos profundas que en *S. carinatum* y *K. paranensis*, pero más que en *Plaina* y *Pampatherium*, a semejanza de otras especies del género. Elevación central longitudinal menos carenada que en Gen. nov., sp. nov. A, *S. carinatum* y *H. floridana*, y ancha, elevada y confluyente con el borde posterior en las demás especies del género. Osteodermos móviles con la porción intermedia más larga y rugosa que en *H. occidentalis*, *H. major* y *H. paulacoutoi*, pero menos que en *Pampatherium*. Márgenes laterales más anchos que en *S. carinatum* y Gen. nov., sp. nov. B, y mucho más que en *K. paranensis*, *Plaina* y *Pampatherium*, pero menos que *H. major* y *H. paulacoutoi*. Elevación marginal menos elevada que en *K. paranensis* y *S. carinatum*. Depresiones laterales más profundas que en *H. occidentalis* y *H. paulacoutoi*, y mucho más que en *Pampatherium*. Elevación central longitudinal larga y carenada, a semejanza de *H. floridana*, en cambio ancha, elevada y confluyente con el borde en *H. mayus* y *H. paulacoutoi*. Osteodermos fijos del escudo pélvico con la ornamentación menos marcada que en los fijos del escapular.

Neotipo: AMNH 26856, premaxilar suelto con el Mf1 inserto, porción del maxilar con parte del paladar y los Mf4, Mf5 y Mf6; rama mandibular izquierda casi completa, con los mf2-mf4, mf6 y mf8, sin la porción anterior ni el proceso coronoideo; osteodermos.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Arcadia, Peace Creek (actualmente Peace River, Condado de Soto), Florida. Formación Melbourne, Edad Rancholabrense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior (SIMPSON, 1930).

Hipodigma: El neotipo. Osteodermos: ROM 19787, uno fijo del escudo escapular; ROM 19790, uno fijo del escudo escapular; ROM 19793, uno fijo del escudo escapular; ROM 22338, uno fijo del escudo escapular. UF 889, cráneo incompleto de un ejemplar juvenil, con siete molariformes; UF 9336, pequeña porción anterior del escudo escapular; UF 126334, seis osteodermos, de los cuales, dos fijos del escudo escapular, tres móviles y uno fijo del pélvico; UF 16372, 15 osteodermos, de los cuales diez fijos del escudo escapular, uno móvil, uno móvil o semimóvil del escudo pélvico, uno fijo del escudo pélvico y dos de los anillos del estuche caudal. UF 20948, rama mandibular incompleta, con los mf3–mf9, sin el proceso ascendente ni el ángulo mandibular; UF 21701, rama mandibular izquierda incompleta, con parte de la porción derecha más anterior, con los mf3 y mf5–mf7, y sin el proceso ascendente ni el ángulo mandibular. AMNH 13221, rama mandibular izquierda casi completa, solo con el mf7; AMNH 23435, diez osteodermos, de los cuales uno del escudete cefálico, cuatro fijos del escudo escapular, dos móviles, dos semimóviles del escudo pélvico y uno de los anillos caudales. UM 68385, cráneo muy fragmentado en la porción dorsal, con gran parte de la serie dentaria superior y la rama mandibular derecha con todos los molariformes y parte de la rama ascendente. HMNS 173, un ejemplar muy completo, con la porción derecha de la coraza, el estuche caudal y 250 osteodermos sueltos; el cráneo con deformación *post mortem* y la rama mandibular derecha, con todos los molariformes; elementos apendiculares derechos: escápula, humero, radio, mano, femúr y pie.

Distribución geográfica y estratigráfica: En Texas, Kanópolis, Condado de Ellsworth (HIBBARD *et al.*, 1978), y condados de Knor y Baylor, Formación Seymour, Edad Irvingtoniense, Pleistoceno medio (DALQUEST & CARPENTER, 1988); Bray's Bayou, Trinidad, Rural Shade, Left Bluff de Medio Creek, Ingleside site No. 1 (JAMES, 1957), Nueces River (BASKIN & TOMAS, 2007), todos del Condado de Harris, Edad Rancholabrense, Pleistoceno superior -Holoceno inferior. En Carolina del Sur, Garden City Beach en Horry County y Trolley Road, Edad Rancholabrense, Pleistoceno superior-Holoceno inferior (ROTH & LAERM, 1980; SANDERS, 2002). En Georgia, Mayfair site, Condado Chatham, Edad Rancholabrense, Pleistoceno superior-Holoceno inferior (HULBERT & PRATT, 1998). En Oklahoma, Hydro, Condado de Caddo (STOVALL &

HIBBARD, 1948). En Florida, Colemann IIA, Condado de Sumte, Edad Irvingtoniense, Pleistoceno medio (MARTÍN, 1974); Vero, Condado de Citrus, Edad Rancholabrense, Pleistoceno superior-Holoceno inferior (SELLARDS, 1915); Seminole Field, Condado de Pinellas (HOLMES & SIMPSON, 1931) y Kendricky 1A (WEBB, 1974); Santa Fe River, Edad Irvingtoniense, Pleistoceno medio. En México, Cedazo y Aguascalientes, ambos en el Estado de México (MOOSER & DALQUEST, 1975; MONTELLANO-BALLESTEROS, 1992) y Valle de Tequixquiac, Estado de México. En San Salvador, Río Tomayate, Departamento de San Salvador, Blanquense superior–Irvingtoniense inferior (AGUILAR & LAURITO, 2009).

Consideraciones sistemáticas

LEIDY (1889a) reconoce “*Glyptodon*” *septentrionalis* Leidy, 1889 (= *Holmesina septentrionalis*), a base de tres osteodermos de la coraza (sintipos); estos restos fueron hallados por el aficionado Joseph Willcox, en la localidad Arcadia, Peace Creek (actualmente Peace River, Condado de Soto), Florida (LEIDY, 1889a,b; SIMPSON, 1930; EDMUND, 1987, 1996). Los sintipos estaban extraviados, pero en 1994 Kevin Seymour (ROM) encontró uno de ellos, WFIS 4076, osteodermo fijo del escudo escapular (55 mm de largo, 38 mm de ancho y 10 mm de espesor) (*vide* EDMUND, 1996). En este marco, cuando faltaban los tres sintipos, SIMPSON (1930) propuso un neotipo (AMNH 26856) para la especie de Leidy y estableció un nuevo género, *Holmesina* Simpson, 1930, de donde resulta la nueva combinación *H. septentrionalis* (Leidy, 1889).

3.3.2. *H. floridana* (Robertson, 1976)

Láminas 35–38

Sinonimia: *Kraglievichia floridanus* Robertson, 1976 (ROBERTSON, 1976: 124).

Holmesina floridana (Robertson, 1976) Edmund, 1987 (ROBERTSON, 1976: 124; EDMUND, 1987: 7).

Diagnosis: Talla mediana, mayor que la de *K. paranensis* y *Plaina* y mucho menor que la de *Pampatherium* y *H. occidentalis*, *H. septentrionalis*, *H. major*, *H. paulacoutoi* y *H. rondoniensis*. Osteodermos más pequeños y delgados, y menos rugosos que en las restantes

especies del género, pero más rugosos que en *Scirrotherium*, *Kraglievichia* y *Pampatherium*. Osteodermos fijos del escudo escapular con márgenes laterales más anchos que en *K. paranensis*, pero menos que en el resto de las especies de *Holmesina* y semejantes a los de *S. carinatum*. Elevación marginal menos elevada que en *S. carinatum* y *K. paranensis* y muchos menos que en *H. septentrionalis* y *H. paulacoutoi*, a semejanza de *H. occidentalis*. Depresiones laterales menos profundas que en *H. septentrionalis*. Elevación central longitudinal muy carenada, estrecha en toda su extensión, a diferencia de *H. septentrionalis*. Osteodermos semimóviles del escudo escapular con forámenes anteriores más grandes y profundos que en *S. carinatum* y *K. paranensis*, pero menos que en *H. septentrionalis* y *H. paulacoutoi*. Márgenes laterales más estrechos que en los fijos de dicho escudo. Depresiones longitudinales más superficiales que en los fijos del escudo escapular. Elevación central longitudinal más definida que en los fijos del escudo escapular. Semimóviles y móviles del escudo pélvico con forámenes anteriores grandes y distanciados entre sí. Márgenes laterales más estrechos que en *H. occidentalis* y mucho más que en *H. septentrionalis*, *H. major* y *H. paulacoutoi*. Elevación marginal más estrecha y menos elevada que en los fijos del escudo escapular. Depresiones longitudinales menos profundas que en *S. carinatum* y *K. paranensis*, a semejanza de *H. occidentalis*. Osteodermos fijos del escudo pélvico con forámenes anteriores más grandes y profundos que en los fijos del escudo escapular. Márgenes laterales anchos, similares a los de los fijos del escudo escapular. Elevación marginal más estrecha y menos elevada que en los fijos del escudo escapular. Depresiones longitudinales menos profundas que en *H. occidentalis*. Elevación central longitudinal menos carenada y menos estrecha que en los fijos del escudo escapular. Cráneo más robusto que en *Kraglievichia* cf. *paranensis* y *H. rondoniense*, menos que en *H. septentrionalis*, *H. occidentalis*, *H. paulacoutoi* y *H. major*, y mucho menos que en *Pl. intermedia*, *P. typum* y *P. humboldtii*. Nasaes más largas y anchas que en *Kraglievichia* cf. *paranensis* y menos que las demás especies del género. Frontales más convexos que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*, *H. rondoniense*, *P. typum* y *P. humboldtii*, pero menos que en *Pl. intermedia* y *H. occidentalis*. Contricción postorbitaria más marcada que en cualquier otra especie de Pampatheriidae. Parietales más cortos y robustos que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*. Cresta lambdaidea menos extendida hacia atrás que en las

demás especies del género. Arcada cigomática corta y más robusta que en *H. rondoniensis*, con apófisis descendente más larga que en cualquier otro Pampatheriidae. Molariformes bilobulados, más cortos y robustos que en *Pl. intermedia*, *P. typum* y *P. humboldtii*, con osteodeontina axial poco marcada. Los superiores anteriores imbricados entre sí, como en *Kraglievichia* cf. *paranensis*. De sección sub-oval (Mf1–Mf3 y mf1–mf3), reniforme (Mf4 y mf4) o bilobulados (Mf5–Mf9 y mf5–mf9). Espacios interdentarios más reducidos que en *Pampatherium*. Mandíbula menos robusta que en *Pl. intermedia*, *P. typum* y *P. humboldtii*; rama horizontal más baja que en las demás especie del género. Ángulo mandibular menos rugoso que en *H. septentrionalis*, *H. occidentalis* *H. paulacoutoi* y *H. major*, y mucho menos que en *Pl. intermdia* *P. typum* y *P. humboldtii*. Fémur más robusto que en *Kraglievichia* cf. *paranensis* y menos que en Gen. nov., sp. nov. B y *P. humboldtii*. Fosa trocánterica menos ancha y profunda que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*, Gen. nov., sp. nov. B y *H. paulacoutoi*. Tercer trocánter más ancho que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*, más angosto y menos robusto que en Gen. nov., sp. nov. B y *H. paulacoutoi*. Los epicóndilos lateral y medial no sobrepasan los cóndilos. Cálcano con los bordes de las facetas en contacto (facetas separadas por un surco en los restantes Pampatheriidae).

Holotipo: UF 10902, porciones del cráneo: parte del paladar con los alvéolos linguales derechos correspondientes a los Mf3-Mf4 y los Mf3-Mf6 izquierdos; y el yugal derecho completo, articulado con el maxilar incompleto, este último con la porción labial de los alvéolos de los Mf7-Mf8; además, los mf1 (probablemente derecho) y mf4 (izquierdo) sueltos. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Haile XV A, Condado de Alachua, Florida. Edad Blanquense, Plioceno superior (ROBERTSON, 1976).

Nota: ROBERTSON (1976: 124) afirma que una rama mandibular derecha incompleta, con el mf7 y los alvéolos del mf6 (incompleto) y de los mf8-mf9, así como “postcranial elements” que él figura (húmero derecho, ulna izquierda, radio izquierdo [Fig. 6] y fémur derecho, todos completos, y tibia-fíbula derecha incompleta [Fig. 7]) pertenecen a “probably the same individual as the type skull”. Ahora bien, en las colecciones UF recientemente revisadas se encuentra solamente parte del citado material: la ulna y el fémur. Pero dichos restos llevan el número UF 10902 (el del holotipo) tachado y sustituido por UF 24932 (ulna) y UF 24918 (fémur). En definitiva, aparentemente nuevos elementos de juicio

llevaron a los responsables de la colección a desestimar la “probable” pertenencia de estos restos al holotipo. En la colección UF solamente se hallan actualmente como holotipo los dos restos craneanos y los dos molariformes mencionados *supra*. El restante material debería incluirse en el hipodigma.

Hipodigma: El holotipo. Osteodermos: UF 184326, 15 móviles; UF 224397, 18 osteodermos fijos, de los cuales 14 del escudo escapular y cuatro del escudo pélvico; UF 191448, cráneo casi completo, con la serie alveolar derecha con el Mf9, y la izquierda con los Mf3–Mf5; UF 224450, rama mandibular derecha casi completa, con los mf2, mf4 y mf7; UF 9354, húmero derecho; UF 10432, húmero derecho; UF 10830, radio derecho; UF 17474, ulna derecha; UF 24932, ulna izquierda; UF 17476, fémur derecho; UF 24918, fémur derecho; UF 19075, calcáneo izquierdo; UF 224436, ástraglo izquierdo; UF 17472 metatarso III derecho; UF 16371, metatarso IV izquierdo; y UF 17475, metatarso IV derecho.

Distribución geográfica y estratigráfica: Haile XV A, Santa Fe I, Santa Fe II, Waccasassa River y Haile XIII; todas las localidades pertenecen al Condado de Alachua, Florida. Edad Blanquense, Plioceno superior (ROBERTSON, 1976).

Consideraciones sistemáticas

ROBERTSON (1976) da a conocer *Kraglievichia floridamus* Robertson, 1976, a base de restos craneanos muy fragmentados. Asimismo, asigna a la especie varios materiales mandibulares y postcraneanos (*vide supra*). SCILLATO-YANÉ (1982: 66) desestima la determinación genérica y comenta: “La asignación a *Kraglievichia* de la nueva especie *K. floridana*, del Plioceno (Estados Unidos de Norteamérica), por parte de Robertson (1976), no cuenta, en absoluto, con suficientes datos que la avalen”.

EDMUND (1987) traslada *K. floridana* a *Holmesina*, de donde resulta la nueva combinación *H. floridana* (Robertson, 1976). Este taxón, por el momento restringido al Blanquense de Estados Unidos de América, es el pampatérico más antiguo conocido para América del Norte (ROBERTSON, 1976; SCILLATO-YANÉ, 1982; EDMUND, 1987; SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005; GÓIS *et al.*, 2012b). Curiosamente, en el análisis filogenético que aquí se propone, *H. floridana* queda apartada del clado *Holmesina*. Consecuentemente, en este

marco, el género *Holmesina* no sería monofilético. El autor de esta Tesis desestima, coincidiendo con los otros autores ya citados, la asignación original de la especie al género *Kraglievichia*; pero opina que, probablemente, se trata de un nuevo género.

3.3.3. *H. major* (Lund, 1842)

Láminas 39–40

Sinonimia:

Chlamydotherium majus Lund, 1842 (LUND, 1842: 142).

Holmesina majus (Lund, 1842) Edmund, 1996 (LUND, 1842: 142; EDMUND, 1996: 314).

Chlamydotherium gigateum Lydekker, 1887 (*non* LUND, 1839: 69; LYDEKKER, 1887: 136).

Diagnosis: Talla grande, mucho mayor que la de *K. paranensis* y *H. floridana*, mayor que la de *H. rondoniensis* y similar a la de *H. paulacoutoi*. Osteodermos fijos (escapulares y pélvicos) muy rugosos y ornamentados, como en *H. paulacoutoi*. Superficie sutural muy dentada. Osteodermos fijos del escudo escapular con márgenes laterales mucho más anchos que en *K. paranensis* y *Pampatherium*, más que en *Scirrotherium*, *H. floridana*, *H. septentrionalis* y *H. occidentalis*, y menos que en *H. paulacoutoi*. Elevación marginal elevada y ancha, como en *H. paulacoutoi*, pero menos que en *K. paranensis*. Depresiones longitudinales más profundas que en que en *H. paulacoutoi*, pero menos que en *K. paranensis*. Elevación central longitudinal muy ancha y elevada, sobrepasando el borde posterior. Osteodermos móviles y semimóviles del escudo pélvico con la porción intermedia más larga que en *H. septentrionalis*, *H. occidentalis* y *H. paulacoutoi*, pero menos que en *Pampatherium*. Márgenes laterales menos anchos que en *H. paulacoutoi*, pero más que en *H. occidentalis*. Elevación marginal más ancha y menos elevada que en *H. paulacoutoi*. Depresiones longitudinales más profundas que en *H. paulacoutoi*, y menos que en *K. paranensis*, *H. occidentalis* y *H. septentrionalis*. Elevación central longitudinal más ancha y menos elevada que en *H. paulacoutoi*, pero más elevada que en *H. occidentalis*. Osteodermos fijos del escudo pélvico menos ornamentados y con márgenes laterales más anchos que los fijos del escudo escapular. Elevación marginal más ancha y

elevada que en *H. occidentalis*, pero menos que en *H. paulacoutoi*. Depresiones longitudinales más profundas que en los fijos del escudo escapular. Elevación central longitudinal más larga y menos elevada que en los fijos del escudo escapular. Cráneo más robusto que en *H. rondoniensis* y *H. occidentalis*, pero menos que en *Pl. intermedia*, *P. typum* y *P. humboldtii*. Nasales más anchos y cortos que en cualquier otra especie de *Holmesina*. Frontales más convexos que en *H. rondoniensis*, pero menos que en *H. floridana* y *H. occidentalis*. Parietales más estrechos que en *H. occidentalis* y *H. paulacoutoi*, pero menos que en *H. floridana*. Arcada cigomática más robusta que en *Pl. intermedia*, *H. floridana*, *P. typum* y *P. humboldtii*. Molariformes con los dos lóbulos menos marcados que en cualquier otra especie de *Holmesina*; superficie oclusal más larga y menos ancha que en *Kraglievichia cf. paranensis*, *H. rondoniensis* y *H. occidentalis*, pero más corta y ancha que en *Pl. intermedia*, *P. typum* y *P. humboldtii*. Osteodeontina débil. Espacios interdentarios más largos que en cualquier especie de *Holmesina*. Mandíbula mas robusta que en cualquier otra especie de *Holmesina*.

Sintipo: UZM 2314, cráneo con la mandíbula y osteodermos de varios individuos.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Cavernas de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. Edad Lujanense Pleistoceno tardío–Holoceno temprano (LUND, 1842).

Lectotipo: UZM 1807, varios osteodermos de la coraza (EDMUND, 1996). **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Lapa do Sumidouro, Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. Edad Lujanense Pleistoceno superior–Holoceno inferior.

Hipodigma: Sintipo y lectotipo. UZM 2314, cráneo con la rama mandibular derecha casi completos (falta la porción anterior de los nasales y frontales, así como el arco cigomático derecho; rama mandibular sin la porción superior de la rama ascendente). Osteodermos: MCL 2078, 407 osteodermo de distintas regiones de la coraza. MNRJ 4294, cinco fijos del escudo escapular; MNRJ 4275, 18 fijos del escudo escapular; MACN Pv 8960, uno fijo del escudo escapular; MACN Pv 11681, dos fijos del escudo pélvico; MACN Pv 11905, dos fijos del escudo escapular; MACN Pv 12051, dos fijos del escudo escapular; MACN Pv 12631, tres fijos del escudo escapular; MACN Pv 13731, uno fijo del escudo pélvico.

Distribución geográfica y estratigráfica: En la República de Trinidad y Tobago, La Brea Pich Lake. Pleistoceno superior (RINCÓN *et al.*, 2009). En Brasil, Minas Gerais, cavernas

Lagoa Santa: Lapa do Baú n.º 1, Lapa da Escrivania n.º 1 y 11, Lapa do Sumidouro y Gruta dos Brejões. Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior (LUND, 1842; WINGE, 1915; EDMUND, 1996). En Ceará, sin localidad precisa. Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior (EDMUND, 1996; SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005; GÓIS *et al.*, 2012b). En Argentina, Santa Fe, río Salado, Formación Tezanos Pinto (IRIONDO, 1980), Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior (KRÖHLING, 1999).

Consideraciones sistemáticas

LUND (1842) establece *Chlamytherium majus* Lund, 1842, a base de restos de varios ejemplares, pero no designa un tipo. EDMUND (1996) propone un lectotipo (UZM 1807), consistente en osteodermos de la coraza; en este mismo trabajo transfiere *C. major* a *Holmesina*, de donde resulta la nueva combinación *H. major* (Lund, 1842).

Por otro lado, Cartelle no considera válida la referida especie, la cual sería un sinónimo junior de *P. humboldtii* (Com. pers. al tesista en octubre de 2011). En esta Tesis, se considera válida *H. major* como una especie distinta de *P. humboldtii* y de cualquier otra especie pleistocena de pampatéridos. Se confirma la presencia de *H. major* para la Argentina, Santa Fe, tal como lo había propuesto EDMUND (1996).

3.3.4. *H. occidentalis* (Hoffstetter, 1952)

Láminas 41–42

Sinonimia: *Chlamytherium* sp. Hoffstetter, 1948 (HOFFSTETTER, 1948: 26).

Chlamytherium occidentale Hoffstetter, 1952 (HOFFSTETTER, 1952: 119).

Holmesina occidentalis Hoffstetter, 1952 (HOFFSTETTER, 1953: 101).

Hoffstetteria occidentalis (Hoffstetter, 1952) Castellanos 1957 (HOFFSTETTER, 1952: 119; CASTELLANOS, 1957: 5).

Diagnosis: Talla grande, mucho mayor que la de *Kraglievichia* cf. *paranensis*, *Pl. intermedia* y *H. floridana*, mayor que la de *H. rondoniensis*, y comparable a la de *H. major* y *H. paulacoutoi*. Osteodermos fijos (escapulares y pélvicos) delgados, a semejanza de *H. floridana* y mucho más delgados que en *H. septentrionalis*, *H. major* y *H. paulacoutoi*.

Osteodermos fijos del escudo escapular con márgenes laterales más anchos que en *K. paranensis*, *Plaina* y *Pamphaterium*, semejantes a *H. floridana* y mucho más estrechos que en *H. paulacoutoi*. Elevación marginal más elevada que en *H. floridana*, pero menos que en *K. paranensis*. Depresiones laterales menos profundas que en *S. carinatum* y *K. paranensis*. Elevación central longitudinal menos elevada que en *H. paulacoutoi* y *H. major*. Osteodermos semimóviles del escudo escapular con forámenes anteriores grandes y más profundos que en *S. carinatum* y *K. paranensis*, pero menos que en *H. septentrionalis* y *H. paulacoutoi*. Márgenes laterales más anchos que en los fijos de dicho escudo. Depresiones longitudinales más superficiales que en los fijos del escudo escapular. Elevación central longitudinal más definida que en los fijos del escudo escapular. Móviles y semimóviles del escudo pélvico con forámenes anteriores grandes y próximos entre sí. Márgenes laterales más estrechos que en *H. major* y *H. paulacoutoi*. Elevación marginal más estrecha y menos elevada que en los fijos del escudo escapular. Depresiones longitudinales menos profundas que en *S. carinatum* y *K. paranensis*, a semejanza de *H. floridana*, pero mucho más profundas que en *P. typum*. Osteodermos fijos del escudo pélvico con márgenes laterales más estrechos que en los fijos del escudo escapular. Elevación marginal más estrecha y menos elevada que en los fijos del escudo escapular. Depresiones longitudinales menos profundas que en *H. floridana*. Elevación central longitudinal más larga y estrecha que en *H. major* y *H. paulacoutoi*. Cráneo más robusto que en *H. floridana* y *H. rondoniensis*, pero menos que en *Pl. intermedia*, *P. typum* y *P. humboldtii*. Nasaes más largas que en *H. major*. Frontales más convexos que en *H. rondoniensis*, *H. floridana*, *H. major* y *H. paulacoutoi*. Parietales más anchos y rugosos que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*, *H. floridana* y *H. rondoniensis*. Arcada cigomática más robusta que en *H. rondoniensis* y *H. paulacoutoi*. Molariformes con ambos lóbulos más marcados que en *H. major* y *H. paulacoutoi*.

Holotipo: EPN, V. 1117, fragmento de un maxilar con los Mf4–Mf9 (HOFFSTETTER, 1948, Fig. 1 y Lám. I). **Procedencia geográfica y estratigráfica:** En Ecuador, El Corralito, Provincia de Guaya. Pleistoceno superior (HOFFSTETTER, 1948, 1952, 1953).

Paratipos: Osteodermos. EPN, V. 1176, uno fijo del escudo escapular; EPN, V. 1068, uno fijo del escudo escapular; EPN, V. 1103, uno fijo del escudo escapular; EPN, V. 1086, uno

fijo del escudo escapular; EPN, V. 1158, uno fijo del escudo escapular; EPN, V. 1108, uno semimóvil del escudo escapular; EPN, V. 1146, uno semimóvil del escudo escapular; EPN, V. 1111, uno marginal del escudo escapular; EPN, V. 1062, uno marginal del escudo escapular; EPN, V. 1066, uno marginal del escudo escapular; EPN, V. 1166, uno móvil; EPN, V. 1169, uno móvil; EPN, V. 1058, uno móvil; EPN, V. 1170, uno semimóvil del escudo pélvico; EPN, V. 1164, uno semimóvil del escudo pélvico; EPN, V. 1173, uno fijo del escudo pélvico; EPN, V. 1060, uno fijo del escudo pélvico; EPN, V. 1157, uno fijo del escudo pélvico; EPN, V. 1065, uno fijo del escudo pélvico; EPN, V. 1175, uno fijo del escudo pélvico; EPN, V. 1156, uno fijo del escudo pélvico; EPN, V. 1172, uno fijo del escudo pélvico; EPN, V. 1163, uno fijo del escudo pélvico; EPN, V. 1110, uno marginal del escudo pélvico; EPN, V. 1054, uno marginal del escudo pélvico; EPN, V. 1104, uno de los anillos del estuche caudal; EPN, V. 1105, uno de los anillos del estuche caudal; EPN, V. 1107, uno de los anillos del estuche caudal; EPN, V. 1085, atlas y EPN, V. 1113, metatarso II. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** La misma del holotipo.

Hipodigma: El holotipo y los paratipos. Además: ROM 3881, cráneo casi completo, con los frontales parcialmente fragmentados y sin el arco cigomático derecho. Osteodermos: ROM 26121–26170, 50 fijos del escudo escapular; ROM 28393, cuatro, de los cuales uno probablemente del tegumento del pie, uno móvil, uno fijo del escudo pélvico y uno del estuche caudal. MBLUZ-P-5101, tres osteodermos, de los cuales uno fijo de la escotadura cefálica, uno móvil o semimóvil del escudo pélvico y uno del estuche caudal; MBLUZ-P-5765, fijo del escudo pélvico. MCL 6063 (donación del ROM), tres móviles. MUFyCA, tres, de los cuales uno móvil y dos móviles o semimóviles del escudo pélvico.

Distribución geográfica y estratigráfica: En Venezuela, en los estados de Falcón (ROYO & GÓMEZ, 1960; RINCÓN, 2004; RINCÓN & WHITE, 2007), Carabobo (MARSHALL *et al.*, 1984), Cojedes (RINCÓN *et al.*, 2009) y Monagas (RINCÓN *et al.*, 2009). Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior. En Colombia, en el Departamento de Huila (EDMUND, 1996). En Ecuador, El Corralito, Provincia de Guaya. Pleistoceno tardío (HOFFSTETTER, 1948, 1952, 1953). En Perú, en Cuspinique y Desierto de Talara (MARSHALL *et al.*, 1984). En Argentina, Santa Fe, Río Salado, Formación Tezanos Pinto

(IRIONDO, 1980), Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior (KRÖHLING, 1999).

Consideraciones sistemáticas

HOFFSTETTER (1948) reconoce para La Carolina, Provincia de Guaya (Ecuador), la presencia de *Chlamytherium* sp., a base de un maxilar derecho (EPN, V. 1117). El mismo HOFFSTETTER (1952) establece la nueva especie *Chlamytherium occidentale* Hoffstetter, 1952, a base del citado maxilar (holotipo), y de 30 osteodermos de distintas regiones de la coraza, un atlas y un metatarso II (paratipos). Al año siguiente, el mismo autor transfiere la especie a *Holmesina*, de donde resulta la nueva combinación *H. occidentalis* (Hoffstetter, 1952) Hoffstetter, 1953 (HOFFSTETTER, 1953).

3.3.5. *H. paulacoutoi* (Cartelle & Bohórquez, 1985)

Láminas 43–45

Sinonimia: *Pampatherium paulacoutoi* Cartelle & Bohórquez, 1985 (CARTELLE & BOHÓRQUEZ, 1985: 233).

Holmesina paulacoutoi (Cartelle & Bohórquez, 1985) Cartelle, Câmara & Prado, 1991 (CARTELLE & BOHÓRQUEZ, 1985: 233; CARTELLE, CÂMARA & PRADO, 1991: 21).

Diagnosis: Talla grande, el mayor pampatérico conocido. Osteodermos fijos más gruesos que en cualquier especie de la familia. Superficie sutural más dentada que en cualquier especie de Pampatheriidae. Superficie esculpida con numerosas puntuaciones y la más ornamentada del género. Osteodermos fijos escapulares con forámenes anteriores reducidos, pero muy grandes y profundos. Márgenes anterior y laterales más anchos que en cualquier otro pampatérico. Elevación marginal poco evidente, a semejanza de *H. major*, pero menos que en *S. carinatum*, *K. paranensis*, *H. floridana*, *H. occidentalis*, pero mucho más que en *V. minuta*, *S. hondaense*, *Plaina* y *Pampatherium*. Depresiones laterales menos profundas que en *S. carinatum*, *K. paranensis*, *H. floridana* y *H. occidentalis*. Elevación central longitudinal muy larga, elevada y confluyente con el borde posterior, a semejanza de *H. major*. Osteodermos móviles con articulación en la porción intermedia, característica ausente en cualquier otro Pampatheriidae o Dasypodidae. Osteodermos fijos pélvicos

menos ornamentados y con márgenes laterales más anchos que los fijos del escudo escapular. Elevación marginal más ancha y menos delimitada que en *S. carinatum*, *K. paranensis*, *H. floridana*, Gen. nov., sp. nov. B, *H. septentrionalis* y *H. occidentalis*, pero más que en *Plaina* y *Pampatherium*. Depresiones longitudinales más profundas que en los fijos del escudo escapular. Elevación central longitudinal más larga y menos elevada que en los fijos del escudo escapular. Cráneo más robusto que en cualquier especie del género. Cresta sagital más ancha, rugosa y baja que en *Kraglievichia* cf. *paranensis* y *Pl. intermedia*, pero menos que en *H. floridana*. Cresta lambdaidea menos expandida hacia atrás que en *H. floridana*, *H. occidentalis*, *H. major* y *H. rondoniensis*. Arcada cigomática más robusta que en *H. rondoniensis*, pero menos que en *H. major*, *H. occidentalis* y mucho menos que en *P. typum*. Imbricación dentaria entre los Mf3, Mf4 y Mf5. Espacio interdentario muy reducido, pero menos que en *H. rondoniensis*. Ulna con el olécranon más corto y estrecho que en *P. typum* y *P. humboldtii*. Húmero más robusto que en *H. floridana*, a semejanza de *P. humboldtii*. Con la cabeza humeral más redondeada y definida que en *P. humboldtii*. Fémur más robusto que en Gen. nov., sp. nov. B, y mucho más que en *Kraglievichia* cf. *paranensis* y *H. floridana*. *Caput* menos definido que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*, a semejanza de *H. floridana*. Tercer trocánter más corto que en *H. floridana*, y mucho más que en *Kraglievichia* cf. *paranensis* y Gen. nov., sp. nov. B.

Holotipo: Un ejemplar muy completo, numerado por sus piezas. Osteodermos: MCL-501/86–103, 23 móviles; MCL-501/110–336, 226 de distintas regiones de la coraza; MCL-501/01, cráneo sin la porción anterior del rostro, el dorso de los frontales y el arco cigomático derecho; con los Mf3–Mf5 derechos y los Mf3, Mf5, Mf6 y Mf9 izquierdos; MCL-501/33–34 vértebras cervicales; MCL-501/35–44, vértebras sacras; MCL-501/46–56, vertebras caudales; MCL-501/16, escápula derecha; MCL-501/02–03, húmeros derecho e izquierdo completos; MCL-501/04–05, radios derecho completo e izquierdo incompleto; MCL-501/06–07, epífisis proximales de las ulnas derecha e izquierda; MCL-501/08, fémur derecho incompleto; MCL-501/09–10, epífisis distales de tibia izquierda y fibula derecha; MCL-501/11–12, calcaneos derecho e izquierdo; MCL-501/13–14, astrágalos derecho e izquierdo; MCL-501/15, navicular derecho; MCL-501/20 y 25, metatarsianos II y IV izquierdos; MCL-501/21, falange ungueal del dedo III del pie derecho; MCL-501/18–19,

23–24, 26 y 28, falanges ungueales; MCL-501/22–27–31–32, falanges intermedias; MCL-501/29, falange proximal del dedo III izquierdo. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Gruta das Onças, ubicada en el Distrito de Caatinga do Moura, Municipalidad de Jacobina, Bahia, Brasil. Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior (CARTELLE & BOHÓRQUEZ, 1985).

Hipodigma: El holotipo. Osteodermos: MNRJ 3538-V(a), fijo del escudo escapular; MNRJ 3538-V (b), porción posterior de un osteodermo semimóvil del escudo escapular o móvil; MNRJ 3538-V (c), uno fijo del escudo escapular; MNRJ 3538-V(d), uno fijo del escudo escapular; MNRJ 3538-V(e) uno fijo del escudo escapular. MLP 34-IV-12-6, uno fijo del escudo escapular; MLP 69-VIII-25-13, uno fijo del escudo escapular; MLP 69-XII-26-3, tres osteodermos, de los cuales uno fijo del escudo escapular, uno marginal de dicho escudo, y uno probablemente semimóvil del escudo pélvico. MACN Pv14400, uno móvil y el marginal contiguo fusionados; MACN Pv 11905, uno fijo del escapular. MFA-Pv 933, 29, de los cuales siete fijos del escudo escapular, dos marginales de dicho escudo, uno semimóvil del escudo escapular; once semimóviles del escudo escapular o móviles, uno móvil y cuatro de los miembros. MMSL 137, uno fijo del escudo escapular y uno de la escotadura caudal. CTES-PZ 7495, varios osteodermos de distintas regiones de la coraza, un diente, tibia-fibula (porción distal), fémur izquierdo casi completo, astrágalo izquierdo, calcáneo derecho, navicular derecho cuboides derecho e izquierdo y metatarsianos. MCL 2103, fragmento palatal con ambos maxilares, con la parte lingual de los alveolos muy mal preservada; MCL 6030, fragmento palatal posterior, con ambos maxilares, parte de los palatinos y los pterigoideos, y los alveolos de ambos Mf8 y Mf9, de los cuales solo está completo el Mf9 izquierdo.

Distribución geográfica y estratigráfica: En Brasil, en los estados da Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Bahia y Rio Grande do Sul. En Ceará, Municipalidad de Itapipoca (GOMIDE, 1989; CARTELLE, 1992). En Rio Grande do Norte, Currais Novos (SANTOS *et al.*, 1980). En Paraíba, Curimatã (BERGQVIST, 1989). En los cuatro estados citados al principio, los estudios estratigráficos están en desarrollo, pero aún no hay datos precisos; no obstante, los restos de pampatéridos siempre fueron referidos a la Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior. En Rio Grande do Sul, en las localidades Arroio Chuí,

Municipalidad de Santa Vitória do Palmar, Formación Santa Vitória (SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005; OLIVEIRA & PEREIRA, 2009; GÓIS *et al.*, 2012b); y Ponte Velha I, Municipalidad de Uruguaiana, Formación Touro Passo (KEBER & OLIVEIRA, 2008). Edad Lujanense, Pleistoceno superior –Holoceno inferior (OLIVEIRA, 1999; OLIVEIRA & KEBER, 2008). En Argentina, en las provincias de Buenos Aires, Formosa, Entre Ríos, Corrientes, Santiago del Estero y Santa Fe. En la provincia de Buenos, en Arrecifes. Edad Bonarense, Pleistoceno medio a superior (SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005). En Formosa, Formación Rio Bermejo (RODRÍGUEZ-BUALÓ *et al.*, 2009; IRIONDO, 2010). Edad Lujanense, Pleistoceno tardío–Holoceno temprano. En Entre Ríos, cuenca del arroyo Ensenada, Departamento de Diamante, Formación Arroyo Feliciano. Edad Lujanense Pleistoceno superior–Holoceno inferior (SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2002; SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005). En Corrientes, Formación Arroyo Toropí. Edad Lujanense Pleistoceno superior–Holoceno inferior (SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005). En Santiago del Estero, Dique “Los Quiroga”. Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior (CHIMENTO & AGNOLIN, 2011). En Santa Fe, río Salado, Formación Tezanos Pinto (IRIONDO, 1980). Edad Lujanense Pleistoceno superior–Holoceno inferior (KRÖHLING, 1999).

Consideraciones sistemáticas

CARTELLE & BOHÓRQUEZ (1985) registran para Bahía (Brasil) “*Pampatherium*” *paulacoutoi* (Cartelle & Bohórquez, 1985). EDMUND (1987) opina que “*P*”. *paulacoutoi* es un sinónimo de *H. occidentalis*, basándose en similitudes de los osteodermos (escultura y dimensiones). CARTELLE *et al.* (1991) trasladan “*P*”. *paulacoutoi* a *Holmesina*, de donde resulta la nueva combinación *H. paulacoutoi*. CARTELLE (1992) no acepta la sinonimia con *H. occidentalis* propuesta por EDMUND (1987). A este respecto, Cartelle comenta: “Os osteodermos de afastam-se, em muitos aspectos, do que se conhece dos de outros pampatérios. A ornamentação é semelhante à das espécies de *Holmesina*, porém mais acentuada nas saliências superficiais. Dentro da variação que os diversos osteodermos manifestan, segundo a região à qual pertencem, pode-se afirmar que são frequentes as peças com depressão com formato de ferradura que limita uma saliência central

longitudinal. *H. paulacoutoi* é uma espécie válida, autoctone da região intertropical brasileira é diferente de *H. occidentalis*”.

Años después, EDMUND (1996) considera válida la especie *H. paulacoutoi*. Sin embargo, CARTELLE (1999) retoma la antigua asignación genérica de esta especie a *Pampatherium*, sin justificarla.

3.3.6. *H. rondoniensis* Góis, Scillato-Yané, Carlini & Ubilla, 2012

Lámina 46

Diagnosis (Modificada de GÓIS *et al.*, 2012b): Cráneo más grácil y estilizado que en las restantes especies de *Holmesina* (*H. septentrionalis*, *H. occidentalis*, *H. major* y *H. paulacoutoi*), mucho más que en las de *Pampatherium* (*P. typum* y *P. humboldtii*) y en *Plaina intermedia*, gracilidad similar a la de *Kraglievichia cf. paranensis*. Rostro más estrecho y acuminado, sobre todo en la porción más anterior, que en las demás especies del género, y notablemente diferente del de *Pampatherium*. Región nasal más corta que en las restantes especies de *Holmesina* y mucho más que en las de *Pampatherium*. Nasales con el ancho anterior mayor que el posterior, al igual que en *Pl. intermedia* y *Kraglievichia cf. paranensis* (anchos equivalentes en las otras especies de *Holmesina*, y el anterior mucho mayor que el posterior en *Pampatherium*). Frontales más pequeños que en las restantes especies de *Holmesina* y que en *Pampatherium*; poco convexos dorsal y lateralmente, a diferencia de *Pl. intermedia* (muy convexos), las restantes especies de *Holmesina* (regularmente convexos), *Kraglievichia cf. paranensis* (menos convexos) y *Pampatherium* (frontales menos convexos todavía). Órbita más alargada anteroposteriormente que en todas las especies de Pampatheriidae. Región parietal larga, alta y menos rugosa que en *Pl. intermedia* y *Pampatherium*, con pocos canales y forámenes vasculares; cresta sagital muy estrecha y elevada (pero menos que en *Kraglievichia cf. paranensis* y mucho menos que en *Pl. intermedia*). Arcada cigomática larga y menos robusta que en *P. typum*, *Pl. intermedia*, *H. major*, *H. occidentalis*, *H. paulacoutoi* y *H. septentrionalis* (en orden decreciente de robustez). En el punto de contacto de los huesos yugal-escamosal, la arcada cigomática de *H. rondoniensis* está menos extendida dorsoventralmente que en todas las especies

anteriormente citadas. Sin procesos postorbitario e infraorbitario (presentes en los restantes Pamphathiidae). Espacios interalveolares más reducidos que en *S. hondaense*, *Pl. intermedia*, *Holmesina* y *Pamphathierium*, pero menos que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*. Mf1 muy próximo al margen inferior de las narinas; Mf2, Mf3 y Mf4 imbricados entre sí; Mf5 reniforme (en las restantes especies del género bilobulado). Solamente Mf6, Mf7 y Mf8 francamente bilobulados; Mf9 oblongo, con un leve surco longitudinal labial. Sin tercer lóbulo (intermedio), a diferencia de *Kraglievichia* cf. *paranensis* (Mf6 y Mf7), *H. occidentalis* (Mf8), *H. paulacoutoi* (Mf5 y Mf8), *H. major* (Mf6 y Mf7) y *H. septentrionalis* (Mf7), *P. typum* y *P. humboldtii* (ambos a partir del Mf5 hacia atrás) y *Pl. intermedia* (a partir del Mf6). Paladar más estrecho (anterior y posteriormente) que en las restantes especies de *Holmesina* y mucho más que en *Pamphathierium*, pero más ancho que en *Pl. intermedia* y *Kraglievichia* cf. *paranensis*. Apófisis pterigoideas poco rugosas, delgadas y apenas expandidas lateralmente (rugosas, robustas y regularmente expandidas en los restantes Pamphathiidae). Región occipital muy alta, estrecha, con la cresta occipital pronunciada y dos fosas profundas, una a cada lado de ella, a diferencia de los restantes Pamphathiidae.

Holotipo: MERO-P-002, cráneo prácticamente completo, en buenas condiciones de conservación, con la región palatal y rostral completas, con solo dos molariformes preservados, ambos de la serie dentaria derecha: Mf3 y Mf8, rotos en la parte distal; el resto de los molariformes está ausente, pero se conservan sus alvéolos. Las apófisis pterigoideas están deterioradas en su parte distal. La región frontal está en gran parte fragmentada, pero se conserva en su totalidad la porción derecha con la cresta frontal externa y la porción anterior; hacia adelante y en ambos lados, persisten regiones importantes como los límites: fronto-maxilar, naso-frontal, maxilo-lagrimal, fronto-lagrimal y dorsalmente la sutura naso-frontal y fronto-parietal. Falta el arco cigomático derecho y se conserva por completo la región basioccipital y ótica. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Araras/Periquitos, Municipio Vila Nova Mamoré, Rondônia, Brasil, Formación Rio Madeira (RIZZOTTO *et al.*, 2005, 2007). Edad Lujanense, Pleistoceno superior–Holoceno inferior (RIZZOTTO & OLIVEIRA, 2005).

Hipodigma: El holotipo solamente.

Distribución geográfica y estratigráfica: Restringida a Rondônia, Brasil (*vide supra*).

Consideraciones sistemáticas

GÓIS & SCILLATO-YANÉ (2008) adelantan, sin formalizarlo, el reconocimiento de una nueva especie de *Holmesina*, para Araras/Periquitos, Municipio Vila Nova Mamoré, Rondônia (Brasil). GÓIS *et al.* (2012b) la describen y la denominan *H. rondoniensis* Góis, Scillato-Yané, Carlini & Ubilla, 2012, a base del cráneo MERO-P-002.

Esta es la quinta especie del género para el Pleistoceno y la cuarta especie para Sudamérica. *H. rondoniensis* es la especie más estilizada de todos los pampatéridos pleistocenos e incrementa la diversidad conocida para *Holmesina*, que hasta entonces incluía cuatro especies pleistocenas: *H. major*, *H. occidentalis*, *H. paulacoutoi* y *H. septentrionalis*, y una pliocena, *H. floridana*.

3.4. Taxones que alguna vez fueron considerados Pamphateriidae y que no lo son en esta Tesis

3.4.1. *Machlydotherium* Ameghino, 1902

Lámina 47

Diagnosis (AMEGHINO, 1902: 803): “Talla considerable. Los molares son absolutamente del mismo tipo y de la misma estructura que los del género *Chlamydotherium*, con la única diferencia que son de corona un poco más ancha y tienen bilobada la excavación longitudinal del costado, igualmente más ancha. Las placas móviles de la coraza dorsal, por su contorno, se asemejan también a las de *Chlamydotherium*, pero son de cara externa excesivamente rugosa y tienen una cresta o quilla longitudinal media, muy alta en algunas piezas; esta cresta es limitada por dos depresiones longitudinales profundas. La parte anterior en forma de tecla destinada a ser imbricada es imperfecta y tan rugosa como el resto de la placa; la depresión transversal que separa a esas dos partes es igualmente imperfecta y rugosa. Muchas de esas placas tienen dos grandes perforaciones adelante como en las correspondientes piezas de *Peltephilus*. Las placas fijas son mucho más

pequeñas que las movibles, de la misma forma rectangular pero dos tantos más gruesas, con la cara externa también rugosa y carenada; parece que esas placas también estaban limitadas a la parte enteramente posterior. Todas las placas de la coraza son sin perforaciones pilíferas tanto en los bordes laterales como en el borde posterior. La corona de un molar mide 17 milímetros de diámetro anteroposterior y 9 milímetros de diámetro transversal en el lóbulo posterior. Una de esas placas movibles más grandes mide 46 milímetros, 28 de ancho y 9 de grosor. Las de tamaño medio tienen de 40 a 45 milímetros de largo y de 18 a 20 de ancho”.

Holotipo: MACN A 10951, un diente bilobulado y 28 osteodermos de la coraza (ver SIMPSON, 1948: 74, Lám. 8, Fig. 1 y 10a; HOFFSTETTER, 1956: 33, Fig. 7). **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Provincia de Chubut, Edad Mustersense, Eoceno superior (KAY *et al.*, 1999).

Especie tipo: *Machlydotherium asperum* Ameghino, 1902.

Especies referidas: *M. ater* Ameghino, 1902, ?*M. intortum* Ameghino, 1902 y ?*M. sparsum* Ameghino, 1902.

Distribución geográfica y estratigráfica: *M. asperum*, *M. ater* y *M. intortum*, provincia de Chubut, Edad Mustersense (Eoceno superior); *M. sparsum*, al sur del lago Colhué Huapí, Chubut, Edad Casamayorensis, Subedad Barranquense (Eoceno medio).

Consideraciones sistemáticas

AMEGHINO (1902) considera que *Machlydotherium* es el más antiguo Chlamydoteriidae (=Pampatheriidae). Atribuye a *M. asperum* Ameghino, 1902 osteodermos y un molariforme. Dicho molariforme es perfectamente bilobulado, muy semejante a aquellos de los pampatéridos, pero los osteodermos que Ameghino asigna a la misma especie pertenecen, en opinión del doctorando, a los Peltephilidae. Hay muchas dudas de que el material tipo (molariforme y osteodermos) pertenezca al mismo individuo, y ni siquiera al mismo taxón (SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005; CIANCIO *et al.*, 2012). Con respecto al molariforme de *M. asperum*, SIMPSON (1948) opina que muestra cierta similitud con las formas santacrucenses de *Proeutatus* (Eutatini), pero que en realidad estaría mucho más cercano a los pampatéridos por presentar una superficie plana, con dos lóbulos,

anterior y posterior, separados por un lóbulo mediano poco pronunciado. Estas características son distintas a aquellas de *Proeutatus*, el cual presenta en los molariforme un surco longitudinal que les da un aspecto reniforme.

HOFFSTETTER (1956), refiriéndose al molariforme que AMEGHINO (1902) atribuye a *M. asperum*, también menciona las semejanzas con los pampatéridos, pero asimismo señala que se parece al Mf4 de *Orophodon* (Orophodontidae, Tardigrada).

Hay muy pocas evidencias para asumir que *Machlydotherium* sea un pampatérido. Los osteodermos de *M. asperum* y de las demás especies atribuidas al género no corresponden, en absoluto, al patrón que presentan todos los Pampatheriidae conocidos.

Los indudables pampatéridos más antiguos se reconocen en esta Tesis Doctoral (Gen. nov., sp. nov. A Góis, González Ruiz, Ciancio & Scillato-Yané, en preparación), y serán publicados próximamente en colaboración, pues son varios los autores que están interviniendo en el reconocimiento y estudio de estos Cingulata paleógenos. Los más antiguos pampatéridos éditos se registran en el Laventense (Mioceno medio; EDMUND & THEODOR, 1997) y ya muestran los caracteres fundamentales del grupo. CASTELLANOS (1937), BORDAS (1939) y SCILLATO-YANÉ (1980) siguen la posición de Ameghino e incluyen *Machlydotherium* dentro de los Pampatheriidae. MCKENNA & BELL (1997), a su vez, consideran al género como un Pampatheriidae *incertae sedis*. En cambio, CARLINI & SCILLATO-YANÉ (1993), en un trabajo preliminar, ubican a *Machlydotherium* en un mismo clado con los Peltephilidae, clado que a su vez presentan como el grupo hermano de los Glyptodontoidea (Pampatheriidae + Glyptodontidae). Es indudable la semejanza de los osteodermos de *Machlydotherium* con aquellos de los Peltephilidae. Ambos taxones presentan osteodermos rugosos, con una elevación central longitudinal carenada.

Otra posibilidad sería que *Machlydotherium*, presente en el Eoceno medio y tardío, lapso en el cual se verifica un episodio de gran radiación de los Cingulata (SCILLATO-YANÉ, 1986), haya tenido también molariformes bilobulados similares a los de los pampatéridos, pero como resultado de una convergencia. Contrariamente, los Peltephilidae conocidos no muestran tal morfología bilobulada. Asimismo, existen varios grupos de Tardigrada que también presentan molariformes bilobulados.

Por el momento, el autor de esta Tesis Doctoral considera *Machylotherium* como un Cingulata *incertae sedis*, a la espera de futuros hallazgos más completos de materiales indudablemente asociados.

3.4.2. *Chlamydotherium? extremum* Ameghino, 1886

Lámina 48

Sinonimia: *Octodontoherium? extremum* (Ameghino, 1886) Ameghino, 1899 (AMEGHINO, 1886: 205; AMEGHINO, 1899: 197).

Holotipo: MAS (-), un molariforme aislado; MLP M-114. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** En Argentina, en las barrancas entrerrianas del río Paraná, al norte de Paraná, provincia de Entre Ríos, “Conglomerado osífero” de la Formación Ituzaingó. Edad Huayqueriense, Mioceno superior (CIONE *et al.*, 2000; SCILLATO-YANÉ *et al.*, en prensa).

Estatus: *nomem dubium*.

Consideraciones sistemáticas

Además de *Kraglievichia paranensis*, Ameghino estaba convencido de la existencia de otra especie de pampatérico de mayor tamaño, en el yacimiento de Paraná. “La gran diferencia de tamaño que presentan las numerosas placas de la coraza de *Chlamydotherium* recogidas en los yacimientos del Paraná me hicieron sospechar que podrían provenir de más de una especie” (AMEGHINO, 1886: 205)

En consecuencia, en ese mismo trabajo establece *Chlamydotherium? extremum* (*sic*), especie basada en un gran molariforme aislado (calotipo, MLP M-114), de un tamaño similar al de los mayores pampatéricos pleistocenos (Lám. 48, Figs. A–B).

Sin embargo, dicho molariforme presenta una morfología muy diferente a la de todos los Pampatheriidae conocidos, pues es de lados más rectos y con un solo surco amplio y muy profundo (SCILLATO-YANÉ *et al.*, en prensa). Al percatarse de esto, AMEGHINO (1899: 197) lo refirió a *Octodontoherium* Ameghino, 1899 (Mylodontoidea, Orophodontidae). No obstante, KRAGLIEVICH (1934) reparó que tampoco coincide con los molariformes de este género deseádense, y lo atribuyó a un Mylodontidae indeterminado (es decir, un Mylodontinae *sensu* SCILLATO-YANÉ, 1977).

3.4.3 *Chlamydotherium? australe* Ameghino, 1887

Lámina 49

Sinonimia: *Vetelia australis* (Ameghino, 1887) Ameghino, 1894 (AMEGHINO, 1887a: 24; AMEGHINO, 1894: 428; AMEGHINO, 1898: 217; SCOTT, 1903: 106; TROUESSART, 1898: 1138; TROUESSART, 1905: 813; SCILLATO-YANÉ, 1979: 138).

Propalaehoplophorus australis Ameghino, 1887 (AMEGHINO, 1887a: 24, *in part*, non AMEGHINO, 1887a: 24; LYDEKKER, 1895: 48).

Diagnosis (AMEGHINO, 1887: 25): “Talla pequeña. Placas de la coraza con la figura central más levantada en el centro que en las otras especies. Muelas posteriores de la mandíbula inferior bilobuladas al lado externo por un surco perpendicular profundo, con el lóbulo anterior más grande que el posterior. Diámetro antero-posterior de la corona de las muelas intermediarias, 8 a 10 mm”.

Sintipo: MLP 69-IX-5-14, un osteodermo cefálico y MLP (-), una porción de rama mandibular. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Barrancas del río Santa Cruz”, Provincia de Santa Cruz; Formación Santa Cruz (Edad Santacrucense, Mioceno inferior).

Distribución geográfica y estratigráfica: “Barrancas del río Santa Cruz”, provincia de Santa Cruz; Formación Santa Cruz (Edad Santacrucense, Mioceno inferior [TAUBER, 1997; GONZÁLEZ RUIZ, 2009, 2010]).

Consideraciones Sistemáticas

AMEGHINO (1887) establece *?Chlamydotherium australe* Ameghino, 1887, tipificados por un osteodermo cefálico (MLP 69-IX-5-14) y un fragmento mandibular MLP (-). Posteriormente, AMEGHINO (1889) amplía la descripción tanto del osteodermo cefálico como de la mandíbula. Años después, AMEGHINO (1894: 428) incluye esta especie en el género *Vetelia*, como *Ve. australis* (*sic*).

LYDEKKER (1895) reasigna el osteodermo cefálico a *Propalaehoplophorus australis* Ameghino, 1887. Más tarde, AMEGHINO (1895, inédito hasta 1920) desestima la reasignación de Lydekker. Por último, AMEGHINO (1898; Figs. 83.I y 83.II) figura el tipo de

V. puncta (83.I) y un nuevo osteodermo cefálico que atribuye a *Ve. australe* (MACN A 8239).

En la Colección Ameghino (MACN A) existen varios especímenes atribuidos por Ameghino (*in schedula*) a *Vetelia australis* (Ameghino, 1887) Ameghino, 1894. Dichos materiales fueron hallados por Carlos Ameghino en los años de 1892–93, en la localidad santacruzense Cueva (Provincia de Santa Cruz) (según la ficha del MACN A 8231) y consisten en: (1) tres osteodermos de la coraza dorsal asignables a *Vetelia*; (2) un osteodermo del escudete cefálico, que pertenece a un gliptodóntido Propalaehoplophorinae; y (3) un fragmento de hueso mesocervical y una falange intermedia, ambos de un dasipódido por el momento indeterminable.

En primer lugar, el osteodermo cefálico de la localidad Cueva es idéntico al del sintipo de *?C. australe*; Ameghino creyó entonces que los restos de Cueva pertenecían a un segundo ejemplar de *?C. australe*. En segundo lugar, por los tres osteodermos de la coraza dorsal que Ameghino creyó asociados (muy parecidos a aquellos del sintipo de la especie tipo de *Vetelia*, *Ve. puncta* Ameghino, 1891), le pareció plausible transferir esta especie a *Vetelia*. En definitiva, fue un conjunto de asociaciones y determinaciones “ameghinianas” erróneas el que condujo al cambio de *?C. australe* a *Ve. australis*.

SCOTT (1903) ofrece apenas un listado sinonímico de esta especie, sin más detalles. SCILLATO-YANÉ (1979), siguiendo a LYDEKKER (1895), indica que el osteodermo cefálico, parte del sintipo, corresponde a un Glyptodontidae.

En una amplia revisión de los cingulados del Mioceno temprano y medio de Patagonia, GONZÁLEZ RUIZ (2010) asigna parte del material tipo de *V. australe* a *Eucinepeltus petesatus*; por otro lado, no hay en la bibliografía mencionada referencias a la porción mandibular y ésta se encuentra actualmente extraviada en el MLP. De todas maneras, la descripción de la mandíbula de *V. australe* realizada por Ameghino, no concuerda en absoluto con la morfología de las especies de *Vetelia* más modernas (*i.e.* *Vetelia perforata*, MLP 64-VI-21-3), ni tampoco con la de algún pampatérico (cuyos molariformes presentan lóbulos mejor definidos, y son trilobulados o bilobulados), sino que se asemeja a la de un típico Eutatini (*i.e.* *Proeutatus*).

3.4.4. *Pampatherium? pygmaeum* Ameghino, 1891

Lámina 50

Sinonimia: *Vetelia pygmaea* Ameghino, 1894 (AMEGHINO, 1894: 428; TROUËSSART, 1898: 1138; SCOTT, 1903:106; TROUËSSART, 1905: 813; SCILLATO-YANÉ, 1979: 134; GONZÁLEZ RUIZ, 2010: 164).

Peltephilus strepens Lydekker, 1895 (*in partim*, LYDEKKER, 1895: 68, *non* AMEGHINO, 1887a).

Diagnosis (AMEGHINO, 1891b: 253): “Talla muy pequeña, no mayor que la de *Eutatus*. Muelas intermediarias de la mandíbula inferior un poco más anchas atrás que adelante, con un surco perpendicular profundo sobre el lado externo, y una depresión perpendicular opuesta pero menos acentuada sobre el interno. Diámetro antero-posterior de las muelas intermediarias de la mandíbula inferior, 5 mm; transverso máximo 3,5 mm. Longitud del espacio ocupado por tres muelas implantadas en un trozo de mandíbula, 17 mm. Alto de la rama horizontal, 16 mm”.

Holotipo: MACN A 2143, porción de rama mandibular izquierda con tres molariformes.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Provincia de Santa Cruz; Formación Santa Cruz (Edad Santacrucense, Mioceno medio).

Consideraciones sistemáticas

AMEGHINO (1891b) establece una supuesta nueva especie de pampatérico, a la cual denomina *Pampatherium? pygmaeum* Ameghino, 1891. En esta misma oportunidad, Ameghino argumenta que el uso de “*Chlamydotherium*” es indebido, y que debe sustituirse por *Pampatherium* (GERVAIS & AMEGHINO, 1880; MONES, 1986; GÓIS *et al.*, 2012b). AMEGHINO (1894), sin aducir ningún motivo, traslada *P.? pygmaeum* Ameghino, 1891 y *C. australe* Ameghino, 1887, al género *Vetelia*, como *Ve. pygmaea* y *Ve. australe*. LYDEKKER (1985) asigna *Ve. pygmaea*, sin fundamentarlo, a *Peltephilus strepens*, pero AMEGHINO (1895, inédito hasta 1920) desestima acertadamente tal reasignación.

SCILLATO-YANÉ (1979) afirma que el fragmento de la rama mandibular con tres molariformes pertenece a un Eutatini.

El fragmento mandibular (MACN A 2143) comprende parte de la rama horizontal izquierda. Está preservada solamente la pared alveolar externa y conserva tres molariformes, sin la superficie oclusal, pero con las capas de dentina claramente visibles. Estos molariformes inferiores (mf6?, mf7? y mf8?) poseen un surco longitudinal externo relativamente profundo y un surco longitudinal interno más superficial. Dichos surcos le confieren a la sección transversal de los molariformes una forma arriñonada, con el lóbulo posterior proyectado marcadamente hacia fuera; esta morfología es completamente diferente de la que presentan los Pamphathiidae, y coincide con la de *Proeutatus*.

Sin embargo no hay suficiente evidencia para una asignación específica, por lo que se atribuye a *Proeutatus* sp. En síntesis, el material tipo de *P.? pygmaeum* no pertenece a un pamphatírido y tampoco a *Vetelia*, sino a *Proeutatus*.

4. DESCRIPCIÓN MORFOLÓGICA DE LOS PAMPATHERIIDAE

4.1. Aspectos de la coraza: escudete cefálico, escudos (escapular y pélvico) y estuche caudal

Materiales comparados: Gen. nov., sp. nov. A (holotipo, MLP 69-III-24-319), *S. hondaense* (UCMP 37924), *S. carinatum* (holotipo, MLP 69-IX-8-13AB; paratipos MLP 52-X-1-35, MLP 69-IX-8-13AC, MLP 69-IX-8-13AD y MLP 69-IX-8-13AE), *K. paranensis* (MLP 41-XII-13-911, MLP 69-IX-8-13, MLP 41-XII-13-912, MLP 69-VIII-22-3, MLP 76-VI-12-12), *V. minuta* (MLP 29-IV-15-6 y MLP 69-XII-26-17), *Pl. intermedia* (MLP 69VIII-25-7, 69VIII-25-11 y MLP 96-XII-10-1), *Pl. brocherense* (holotipo, MUFyCA 769), Gen. nov., sp. nov. B (MLP 54-III-16-1), *P. humboldtii* (MCL 2308/01-798, MCL 900 y MLP 81-X-30-1), *P. typum* (MLP 52-IX-28-20, MLP 76-VIII-2-6 y MG-PV 666), *P. mexicanum* (holotipo, INAH 6201), *H. floridana* (UF 184236 y UF 224397) *H. septentrionalis* (ROM 19787, UF 16372 y AMNH 23435), *H. major* (MCL 2078, MNRJ 4275 y MACN 8960), *H. occidentalis* (paratipos, EPN, V. 1176, EPN, V. 1146, EPN, V. 1166 y EPN, V. 1164; MCL 6063, ROM 28392 y *H. paulacoutoi* (parte del holotipo, MCL 501/86-103, MCL-501/110-336; MLP 69-XII-26-3)

Escudete cefálico: Los osteodermos del escudo cefálico son en general muy rugosos. Presentan una forma de polígono irregular y son más delgados que los osteodermos de otras regiones de la coraza (una media de 5 mm de espesor). Ventralmente son cóncavos y se aprecian varios surcos, muchos de los cuales confluyen en forámenes vasculares. El escudete cefálico cubre gran parte del cráneo. En la porción distal y lateralmente se aprecian las curvaturas correspondientes a las órbitas y a la región auditiva.

Escudo escapular: Los osteodermos fijos escapulares poseen una forma predominantemente hexagonal (para cualquier especie), de menor área (largo por ancho) que los del escudo pélvico. La porción más anterior del escudo escapular, en la región mediana correspondiente a la escotadura cefálica, presenta un contorno semicircular en *P. humboldtii* (MCL-900). En este espécimen las proyecciones anterolaterales del escudo miden 401 mm de largo, en tanto que sobre el plano axial el largo es de 311 mm. Vale aclarar que tales medidas están tomadas en forma recta, sin considerar

la curvatura natural. En la región media, *P. humboldtii* presenta nueve hileras transversales de osteodermos, en tanto que son hasta 15 en la región lateral. En cambio, son seis y nueve, respectivamente, en *H. floridana* (UF 2214578). La última hilera del escudo escapular, semimóvil, está constituida por osteodermos menos gruesos y más largos que los restantes.

Bandas móviles: Son solamente tres, tal como lo constató por primera vez EDMUND (1985). Tal disposición se verifica en todas las especies en las cuales se conserva esta región más o menos completa, a saber: *H. septentrionalis* (HMNS 173: JAMES, 1957), *Pl. intermedia* (MNHN-Bol-V 003418: ANAYA & MACFADDEN, 1995), *P. humboldtii* (MCL-900: CARTELLE, 1992), Pampatheriidae indet. (AC 1050: BOSTELMANN & CARLINI, 2010; BOSTELMANN *et al.*, 2010) y *H. floridana* (UF 2214578).

En *P. humboldtii* (MCL 900), las tres hileras presentan un número de 44, 43 y 43 osteodermos, respectivamente. En *H. floridana* la región intermedia no está completa, pero las tres hileras sobrepasan los 30 osteodermos cada una.

Escudo pélvico: Los osteodermos son elongados, de forma rectangular. *P. humboldtii* y *H. septentrionalis* presentan once hileras, en cambio son 15 en *H. floridana*. Dicho escudo, en *P. humboldtii*, mide 405 mm en la región axial y 535 mm en la caudal. En las tres últimas bandas del escudo pélvico de *P. humboldtii* existen varios osteodermos con el borde posterior abiselado, lo cual implica que esta región tuvo cierta movilidad. En otros pampatéridos fueron encontrados osteodermos aislados de la misma región con tal capacidad de imbricación posterior.

Estuche caudal: En *P. humboldtii* mide 830 mm de largo y presenta 17 anillos concéntricos (Cartelle, com. pers. en octubre de 2011). El estuche caudal de *H. septentrionalis* está más deteriorado, pero se pueden contabilizar 11 anillos. El estuche caudal de *P. humboldtii* y *H. septentrionalis* presenta solo una hilera de osteodermos por anillo, en tanto que son dos en los Glyptodontidae y en los Dasypodidae que poseen anillos en la porción proximal del estuche.

4.2. Morfología de los osteodermos

Osteodermos fijos (Fig. 23): El espesor de los osteodermos del escudo escapular varía mucho según los taxones. Los espesores mínimos y máximos, respectivamente, son: Gen. nov., sp. nov. A (5.1 mm y 5.5 mm y), *S. carinatum* (4.0 mm y 4.9 mm), *S. hondaense* (5.0 mm y 6.3 mm), *K. paranensis* (8.0 mm y 13 mm), *V. minuta* (5.0 mm y 6.3 mm), *Pl. intermedia* (7.45 mm y 10.5 mm), *Pl. brocherense* (8.1 mm y 11 mm), Gen. nov., sp. nov. B (9.1 mm y 10.5 mm), *Pampatherium typum* (7.1 mm y 10.5 mm), *P. humboldtii* (7.9 mm y 12 mm), *P. mexicanum* (8.6 y 12 mm), *H. floridana* (7.8 mm y 10.5 mm), *H. septentrionalis* (9.8 mm y 15 mm), *H. major* (10.9 mm y 19 mm), *H. occidentalis* (8.9 mm y 12 mm) y *H. paulacoutoi* (12 mm y 21mm). (Vide medidas Tab. 1)

Los márgenes laterales son desde muy estrechos a muy anchos. Gen. nov., sp. nov. A presenta márgenes laterales más estrechos que en cualquier otro Pampatheriidae. En *S. hondaense* dichos márgenes son más estrechos que en *S. carinatum*, y esta última posee márgenes laterales equivalentes a los de *H. floridana*, Gen. nov., sp. nov. A y *H. occidentalis*; más anchos que los de *V. minuta*, *Pl. intermedia*, *P. humboldtii*, *P. mexicanum* y *K. paranensis*, pero mucho menos que en *H. septentrionalis*, *H. major* y *H. paulacoutoi*. Las especies de *Holmesina* se caracterizan por presentar márgenes laterales muy anchos, excepto *H. floridana*.

La elevación marginal es baja y poco delimitada en *P. typum*, un poco más pronunciada en *Pl. intermedia* y *Pl. brocherense*, más aún en *P. humboldtii* y *P. mexicanum*. En Gen. nov., sp. nov. A, *S. carinatum*, Gen. nov., sp. nov. B, *H. floridana*, *H. septentrionalis*, *H. major* y *H. paulacoutoi*, dicha elevación marginal es más elevada todavía, y alcanza el máximo en *K. paranensis*.

Las depresiones longitudinales alcanzan la máxima profundidad en *K. paranensis*; son un poco menos profundas en *H. septentrionalis*, *H. major* y *H. paulacoutoi*; menos todavía en Gen. nov., sp. nov. A, *S. carinatum*, *H. floridana*, Gen. nov., sp. nov. B y *H. occidentalis*; menos profundas aún en *S. hondaense* y *V. minuta*. Menos aún, bastante superficiales en *P. humboldtii* y *P. mexicanum*. Las depresiones longitudinales alcanzan la máxima superficialidad en *Pl. intermedia*, *Pl. brocherense* y *P. typum*.

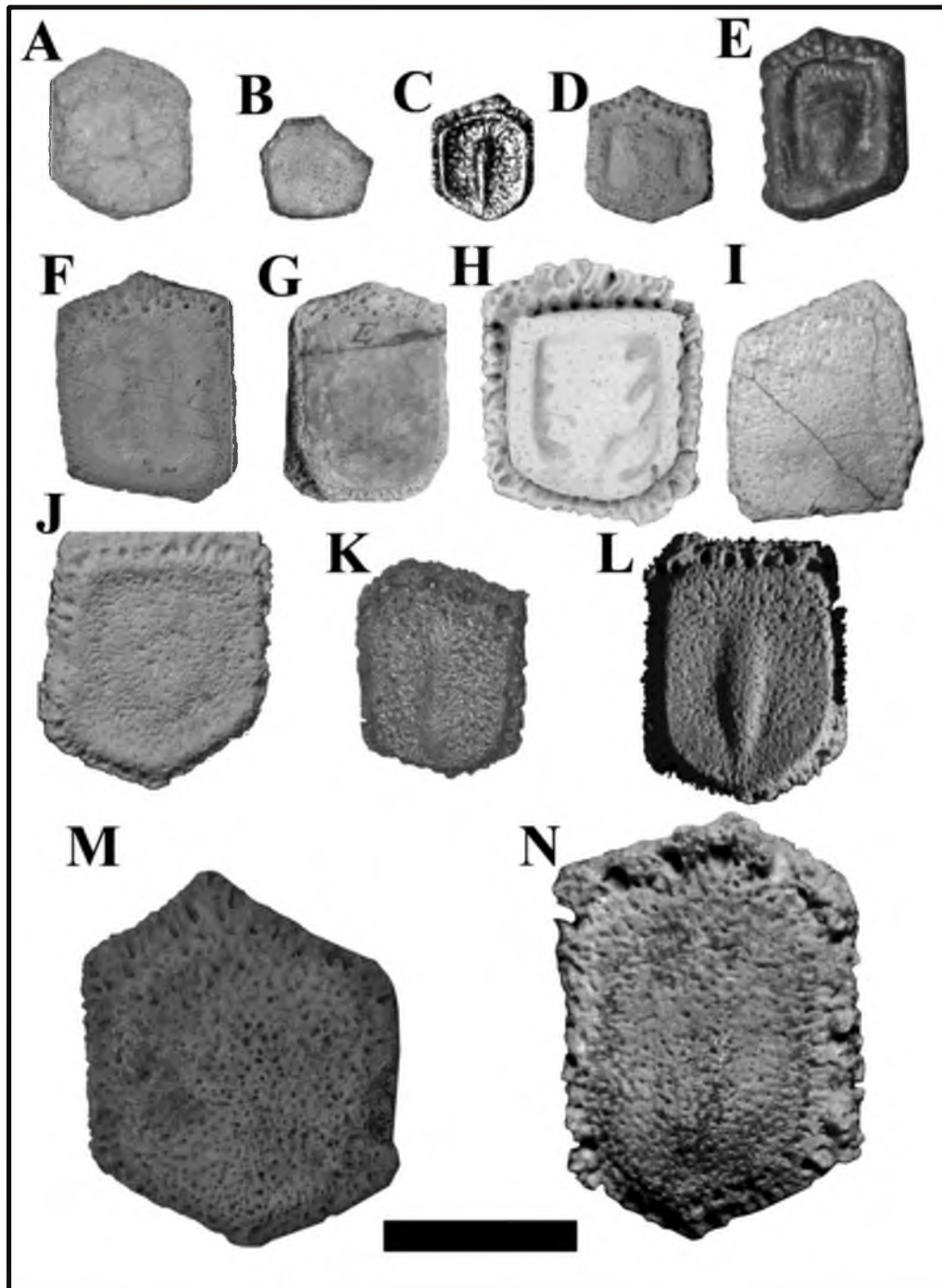


Figura 23. Osteodermos fijos del escudo escapular. **(A)** Gen. nov., sp. nov. A (holotipo, MLP 69-III-24-319). **(B)** *S. hondaense* (UCMP 37924). **(C)** *S. carinatum* (paratipo, MLP 69-IX-8-13AC). **(D)** *V. minuta* (MLP 69-III-26-17). **(E)** *K. paranensis* (MLP 69-IX-8-13). **(F)** *Pl. intermedia* (FMNH 14400). **(G)** *Pl. brocherense* (holotipo, MUFyCA 769). **(H)** Gen. nov., sp. nov. B (holotipo, 54-III-16-1). **(I)** *P. typum* (MG-PV 666). **(J)** *P. humboldtii* (MLP 81-10-30-1). **(K)** *H. floridana* (UF 224397). **(L)** *H. septentrionalis* (AMNH 23435). **(M)** *H. major* (MCL 2078). **(N)** *H. paulacoutoi* (MFA-PV 933). Escala: 30 mm.

La elevación central longitudinal de *P. typum* es más amplia y difusa que en cualquier otra especie. En *Pl. intermedia* y *Pl. brocherense* está apenas más definida. En *S. hondaense* y *V. minuta* es más pronunciada que en las dos especies anteriores. La elevación central longitudinal en *P. humboldtii* y *P. mexicanum* está mejor delimitada que en las especie de *Plaina*. Es aún más estrecha y elevada en *K. paranensis*. En *S. carinatum*, *H. floridana* y *H. septentrionalis* es más estrecha y carenada, y más ancha y elevada en *H. major* y *H. paulacoutoi*.

La elevación central longitudinal de Gen. nov., sp. nov. B es diferente y más compleja que en cualquier otro pampatérido; es ancha, asimétrica y con pequeñas e irregulares proyecciones laterales.

Osteodermos semimóviles del escudo escapular (Fig. 24): En *K. paranensis* y *P. typum* presentan los márgenes laterales más estrechos que en cualquier otra especie. En *S. hondaense* y *V. minuta* los márgenes laterales son más estrechos que en *S. carinatum*, *H. floridana*, Gen. nov., sp. nov. B y *H. occidentalis*; son más anchos en *Pl. intermedia*, *Pl. brocherense*, *P. humboldtii* y *P. mexicanum*. *Holmesina major*, *H. septentrionalis* y *H. paulacoutoi* presentan los márgenes laterales más anchos de la familia, sobre todo en la última especie citada.

La depresión longitudinal de *P. typum* es muy superficial y, en consecuencia, la elevación marginal está poco delimitada. Dicha depresión es un tanto más profunda en *S. hondaense*, *V. minuta*, *Pl. intermedia* y *Pl. brocherense*; más aún en *H. floridana*, *P. humboldtii* y *P. mexicanum*; mucho más en *H. septentrionalis*, *H. major* y *H. paulacoutoi*. *Kraglievichia paranensis* y *S. carinatum* presentan proporcionalmente la depresión longitudinal más profunda y la elevación marginal más pronunciada que en cualquier otra especie de pampatérido.

En *P. typum*, la elevación central longitudinal es muy ancha y difusa, y en *Pl. intermedia* y *Pl. brocherense* un poco más estrecha y mejor delimitada. En *P. humboldtii* y *P. mexicanum* la elevación central es aún más estrecha y definida, y todavía más en *S. carinatum*, *H. floridana* y *H. septentrionalis*. En *K. paranensis* la elevación central longitudinal es larga, ancha y elevada en toda su extensión. En *H. major* y *H. paulacoutoi* dicha elevación central es plana anteriormente y notablemente convexa posteriormente.



Figura 24. Osteoderms semimóviles del escudo escapular. **(A)** *S. hondaense* (UCMP 37924). **(B)** *S. carinatum* (paratipo, MLP 69-IX-8-13AD). **(C)** *V. minuta* (MLP 69-III-26-17). **(D)** *K. paranensis* (MLP 69-IX-8-13). **(E)** *Pl. intermedia* (MLP 69-VIII-27-11). **(F)** *H. floridana* (UF 224397). **(G)** *P. humboldtii* (MCL 21087). **(H)** *P. typum* (MLP 52-IX-28-20). **(I)** *H. major* (MCL 2078). **(J)** *H. paulacoutoi* (holotipo, MCL-501/117). Escala: 30 mm.

Osteoderms móviles y semimóviles del escudo pélvico (Fig. 25): Generalmente los márgenes laterales son más anchos que en los fijos y semimóviles del escudo escapular (Tab. 2).

La morfología de la porción intermedia es muy característica según los taxones considerados. Los osteoderms de menor tamaño presentan porciones intermedias más pequeñas, como en *Gen. nov., sp. nov. A* y *S. carinatum*, las cuales se parecen a aquellas de los Dasypodidae. Por otro lado, los osteoderms más grandes pueden ser divididos en dos grupos: a) los que presentan porciones intermedias cuya longitud no sobrepasa la de la mitad de la superficie articular anterior, como en *Gen. nov., sp. nov. B*; y b) con porciones intermedias muy largas, que sobrepasan la mitad de la longitud

de la superficie articular anterior o bien ambas presentan el mismo tamaño, como en *Pamphaterium*.

En Gen. nov., sp. nov. A, la porción intermedia es más corta que en cualquier otra especie; los forámenes anteriores no conforman hileras transversales y son alargados. *S. hondaense* y *V. minuta* presentan dos hileras con dichos forámenes muy cercanos entre sí, en tanto que existe una sola hilera en *S. carinatum*. *Kraglievichia paranensis*, *Pl. intermedia* y *Pl. brocherense* poseen más de dos hileras, con forámenes más distanciados entre sí que en las especies anteriormente citadas. Gen. nov., sp. nov. B presenta una porción intermedia muy rugosa, con pequeñas estriaciones y una hilera de forámenes pequeños y profundos. La porción intermedia de *P. typum*, *P. humboldtii* y *P. mexicanum* es más larga y rugosa que en Gen. nov., sp. nov. B, y presenta numerosos forámenes y estriaciones más largas. En las especies de *Holmesina* la porción intermedia es más profunda y menos rugosa que en las de *Pamphaterium*.

Los márgenes laterales de Gen. nov., sp. nov. A, *K. paranensis* y *P. typum* son muy angostos, sobre todo en la primera especie citada; en *S. hondaense* y *V. minuta* son más anchos, pero menos que en *P. humboldtii* y *P. mexicanum*, de manera similar a *Pl. intermedia* y *Pl. brocherense*. En *S. carinatum*, *H. floridana* y *H. occidentalis* estos márgenes laterales son muy anchos, y más aún en *Holmesina septentrionalis*, *H. major* y *H. paulacoutoi*.

En *P. typum* la elevación marginal es prácticamente indistinguible, más difusa inclusive que en los fijos y semimóviles del escudo escapular. En *Pl. intermedia* y *Pl. brocherense* la elevación marginal es más plana y poco pronunciada, a semejanza de *S. hondaense* y *V. minuta*; es más elevada en *P. humboldtii* y *P. mexicanum*, pero mucho menos que en Gen. nov., sp. nov. A, *S. carinatum* y *K. paranensis*. En *H. paulacoutoi* y *H. major* dicha elevación es poco elevada debido al desarrollo de la elevación central longitudinal que se ensancha notablemente hacia los costados.

Las depresiones longitudinales de *P. typum* son muy superficiales; en *Pl. intermedia* y *Pl. brocherense* son un poco más profundas; más aún en Gen. nov., sp. nov. B, *H. floridana*, *P. humboldtii* y *P. mexicanum*. Son todavía más profundas en *S. hondaense* y *V. minuta*, más aún en *S. carinatum*, y mucho más en *K. paranensis* y en *H. septentrionalis*.

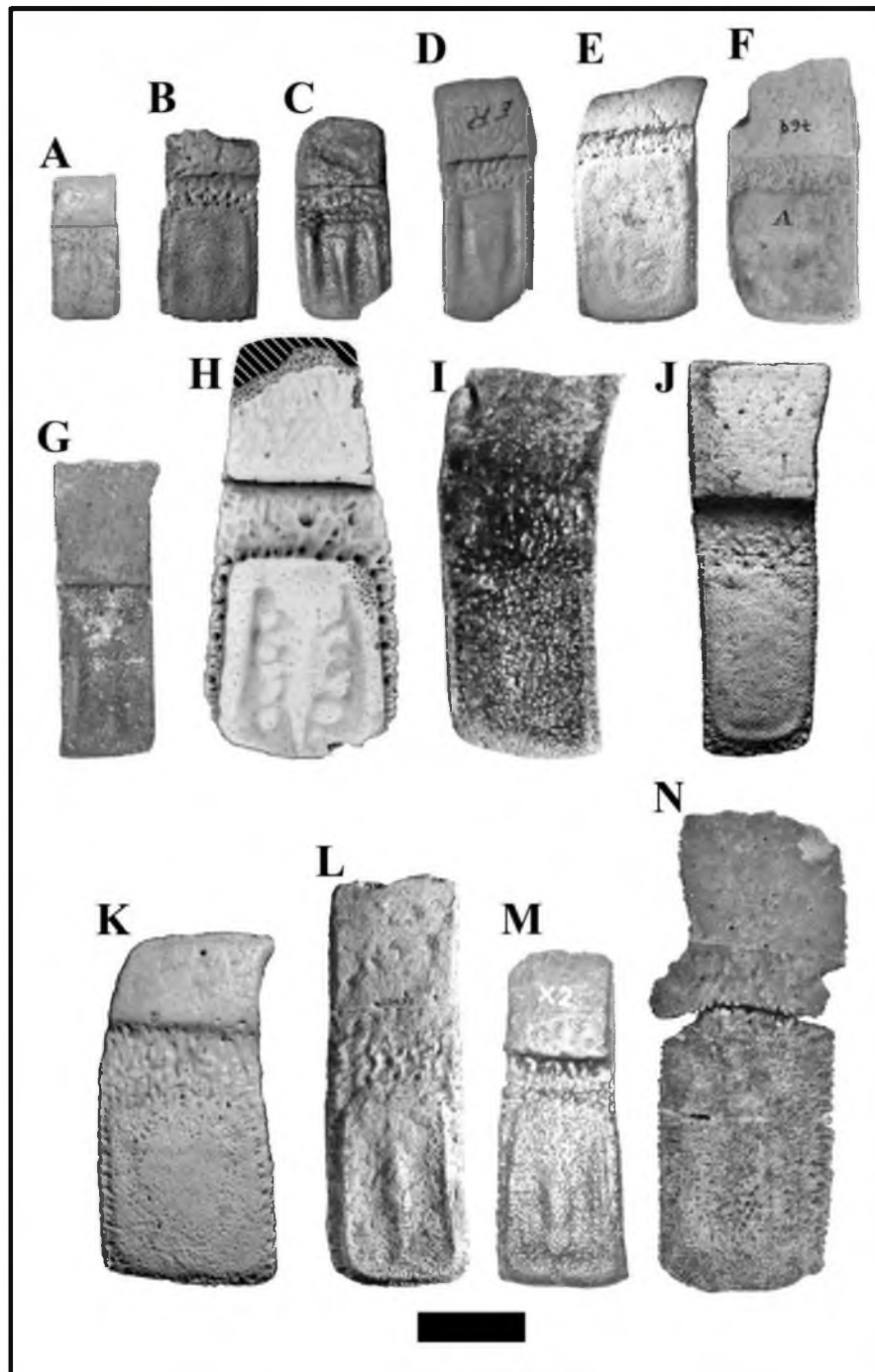


Figura 25. Osteoderms móviles. **(A)** Gen. nov., sp. nov. A. **(B)** *S. hondaense* (UCMP 37924). **(C)** *S. carinatum* (paratipo, MLP 69-IX-8-13AD). **(D)** *K. paranensis* (MLP 69-IX-8-13). **(E)** *Pl. intermedia* (FMNH 14400). **(F)** *Pl. brocherense* (holotipo, MUFyCA 769). **(G)** *H. floridana* (UF 224397). **(H)** Gen. nov., sp. nov. B. **(I)** *P. typum* (MLP 52-IX-28-20). **(J)** *P. mexicanum* (holotipo, INAH 6201). **(K)** *P. humboldtii* (MCL 21087). **(L)** *H. septentrionalis*. **(M)** *H. occidentalis* (ROM 28393). **(N)** *H. paulacoutoi* (holotipo, MCL 501/117). Escala: 30 mm.

La elevación central longitudinal es ancha y aplanada en *Pl. intermedia*, *Pl. brocherense*, *P. typum*, *P. humboldtii* y *P. mexicanum*, y más estrecha en *S. hondaense* y *V. minuta*. En Gen. nov., sp. nov. A la elevación central longitudinal es muy carenada y confluye con la porción intermedia, carácter ausente en cualquier otro Pamphateriidae. La elevación central longitudinal es carenada en *S. carinatum*, *H. floridana* y *H. septentrionalis*; estas tres últimas son las únicas especies del género que presentan la elevación carenada. *H. major* y *H. paulacoutoi* presentan una elevación central longitudinal convexa. Es menos convexa en *Kraglievichia paranensis*, y menos aún en *H. occidentalis*.

4.3. Morfología craneana y mandibular

Materiales craneanos comparados: *S. hondaense* (holotipo, UCMP 40201), *Kraglievichia* cf. *paranensis* (MACN Pv 2617 y MACN Pv 8943), *Pl. intermedia* (FMNH 14424 y MNHN 2528), *P. humboldtii* (MLP 81-X-30-1 y MHD-P-28), *P. typum* (MACN Pv 11543 y MG-PV 666), *H. floridana* (UF 10909 [holotipo], UF 191448 y UF 223813), *H. septentrionalis* (AMNH 26856 [neotipo] y HMNS 173), *H. occidentalis* (ROM 3881), *H. major* (UZM 2314), *H. paulacoutoi* (holotipo, MCL-501/01) y *H. rondoniense* (holotipo, MERO-P-002).

4.3.1. Cráneo

Los caracteres craneanos que se mencionan fueron estudiados y analizados especialmente por SIMPSON (1930), BORDAS (1939), JAMES (1957), CARTELLE & BOHÓRQUEZ (1985), UBILLA (1996), EDMUND & THEODOR (1997), VIZCAÍNO *et al.* (1998), DE IULIIS *et al.* (2000), DE IULIIS & EDMUND (2002), GÓIS & SCILLATO-YANÉ (2008) y GÓIS *et al.* (2012b).

Los cráneos de los Pamphateriidae en general son largos y proporcionalmente muy anchos; esta conformación se debe fundamentalmente a la prolongación del rostro. Haciendo un cotejo con los Dasypodidae, el cráneo de los pampatéridos se asemeja en especial al de los Euphractini; comparando con los Glyptodontidae, sus mayores afinidades morfológicas se presentan con los Propalaehoplophorinae (WINGE, 1915; BORDAS, 1939; VIZCAÍNO *et al.*, 1998). La arcada cigomática es muy robusta y comparable a aquella de los Glyptodontidae, aunque con el proceso descendente del

yugal menos alargado. La morfología de la región ótica se acerca también a la de estos últimos (PATTERSON *et al.*, 1989). Los molariformes posteriores son muy robustos, mayormente bilobulados o trilobulados (*vide infra*).

Vista dorsal (Figs. 26–27): Los nasales son largos y ocupan algo menos de la mitad de la longitud total del cráneo. Se extienden hacia adelante más allá de los premaxilares (Tab. 3).

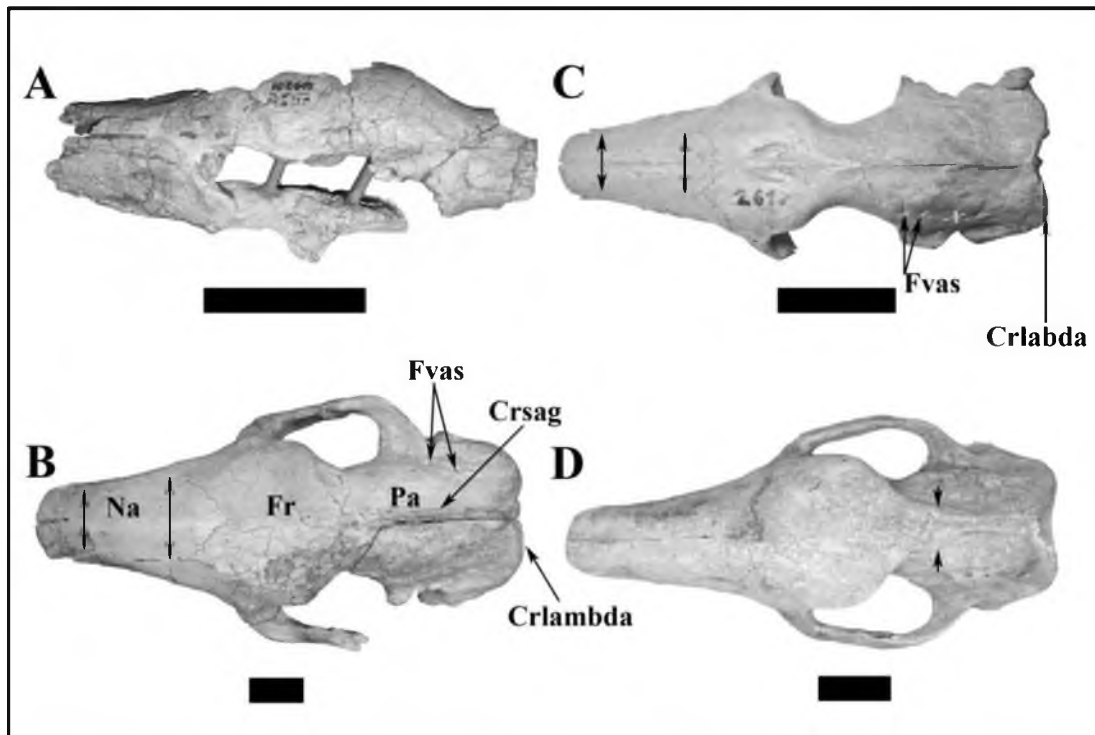


Figura 26. Cráneos en vista dorsal. **(A)** *S. hondaense* (holotipo, UCMP 40201), escala: 50 mm. **(B)** *Pl. intermedia* (FMNH 14424), escala: 30 mm. **(C)** *Kraglievichia* cf. *paranensis* (MACN Pv 2617), escala: 50 mm. **(D)** *H. floridana* (UF 191448), escala: 30 mm. Abreviaturas: **Na**, nasal. **Fr**, frontal. **Pa**, parietal. **Crsag**, cresta sagital. **Crlambda**, cresta lambdaoidea. **Fvas**, forámenes vasculares.

Los nasales de *S. hondaense* están muy deteriorados, lo que dificulta su cotejo con las restantes especies (Fig. 26A). En *Kraglievichia* cf. *paranensis* los nasales son más cortos y estrechos que en cualquier otro pampatérico; anteriormente, el mayor estrechamiento se verifica en el límite de los Mf1–Mf2 (Fig. 26C). En *H. rondoniensis* los nasales son más estilizados y estrechos que en cualquier otra especie del género (Fig. 27D), pero menos que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*. El ancho distal es algo

menor que el proximal, a diferencia de las restantes especies de *Holmesina*. El único ejemplar con cráneo de *H. paulacoutoi* (el holotipo) presenta la porción más anterior del rostro fragmentada, pero, de acuerdo con las partes preservadas, con toda probabilidad sería más ensanchada que en todas las especies de *Holmesina* (Fig. 27B). En *H. occidentalis* el ancho distal y proximal de los nasales es mayor que en *H. septentrionalis* y *H. major*.

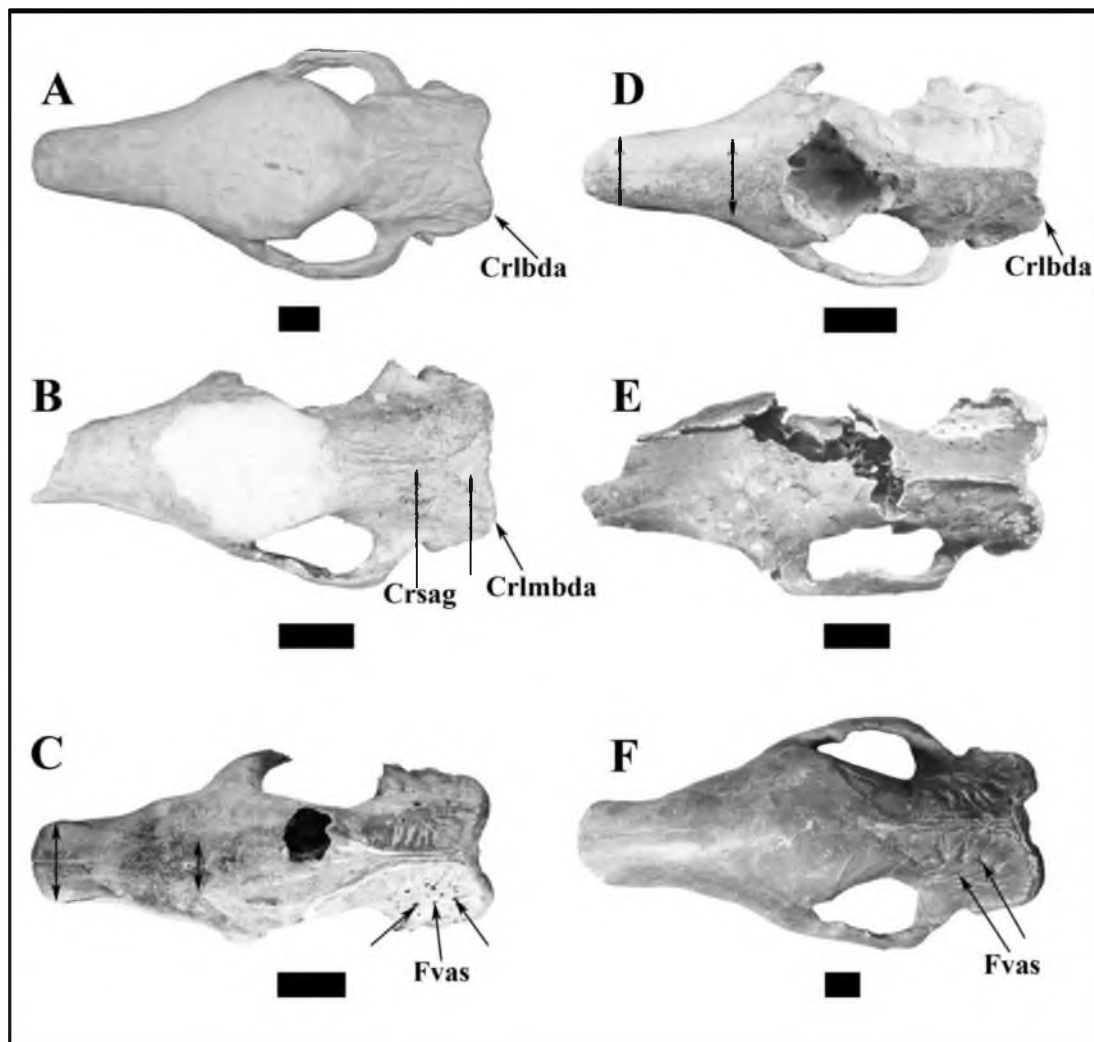


Figura 27. Cráneos en vista dorsal: **(A)** *H. occidentalis* (ROM 3881), escala: 30 mm. **(B)** *H. paulacoutoi* (holotipo, MCL-501/01), escala: 50 mm. **(C)** *P. humboldtii* (MHD-P-28), escala: 50 mm. **(D)** *H. rondoniensis* (holotipo, MERO-P-002), escala: 50 mm. **(E)** *H. major* (sintipo, UZM 2314), escala: 50 mm. **(F)** *P. typum* (MACN Pv 11543) escala 30 mm. Abreviaturas: **Crsag**, cresta sagital. **Crlambda**, cresta lambdaoidea. **Fvas**, forámenes vasculares.

En *Pl. intermedia* los nasales son proporcionalmente más anchos que en todas las especies anteriormente citadas; son más anchos anterior y posteriormente y se estrechan entre los Mf2–Mf3 (Fig. 26B). En *P. typum* y *P. humboldtii* los nasales se ensanchan hacia delante y los márgenes de la narina conforman un reborde muy marcado (Fig. 28B; Modificada de GÓIS *et al.*, 2012b).

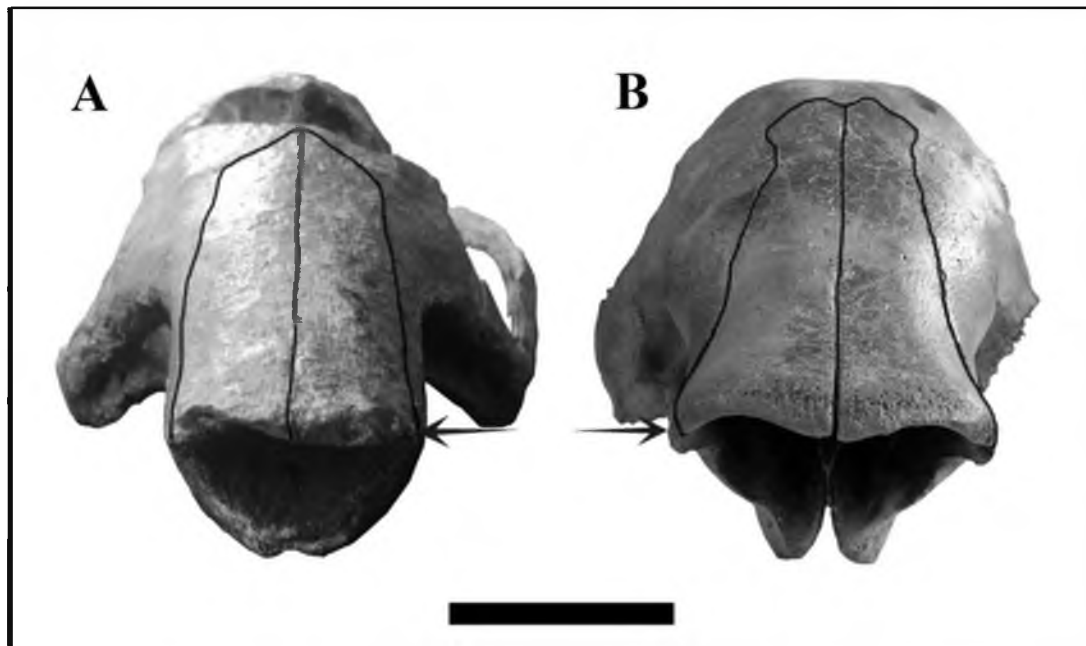


Figura 28. Comparación de los cráneos en vista anterior: **(A)** *Holmesina rondoniensis* (MERO-P-002). **(B)** *Pamphaterium humboldtii* (MHD-P-28). Nasales resaltados. La flecha indica el ensanchamiento máximo anterior. Modificado de GÓIS *et al.* (2012b). Escala: 50 mm.

Los frontales de los Pamphateriidae varían desde medianamente aplanados a muy convexos. Son más cortos y aplanados en *P. humboldtii* y *P. typum* que en cualquier otra especie de Pamphateriidae. En *Kraglievichia cf. paranensis* son apenas menos aplanados. En el holotipo y único ejemplar conocido de *Holmesina rondoniensis* los frontales son más convexos que en *Kraglievichia cf. paranensis*; la región frontal está en gran parte fragmentada, pero se conserva en su totalidad la porción derecha del frontal, con la cresta frontal externa y la sutura fronto–parietal; además, se preservan regiones importantes, como los límites entre distintos huesos (*e.g.* suturas fronto–maxilar, naso–frontal, fronto–lagrimal en posiciones dorsal y lateral; Fig. 27D). Se conserva parte de la cresta frontal izquierda (porción anterior). Los frontales de *H.*

rondoniensis son más cortos que en cualquier otra especie del género (GÓIS *et al.*, 2012b).

Plaina intermedia presenta frontales más convexos que en cualquier otra especie de la familia (Fig. 26B). En *H. floridana* también son muy convexos, pero menos que en *Pl. intermedia*. En síntesis, de acuerdo con lo mencionado se tiene el siguiente orden decreciente de convexidad de los frontales: *Pl. intermedia*, *H. occidentalis*, *H. floridana*, *H. septentrionalis*, *H. major*, *H. rondoniensis*, *Kraglievichia cf. paranensis*, *P. typum* y *P. humboldtii*.

De los parietales de *S. hondaense* solo se conserva la parte más anterior. En *Kraglievichia cf. paranensis* los parietales son proporcionalmente más largos y estrechos que en cualquier otra especie de Pampatheriidae; la cresta sagital es muy alta, estrecha y poco rugosa; en *Pl. intermedia* es aún más alta, ancha y rugosa (Fig. 26B). La cresta sagital de *H. rondoniensis* es también muy alta, más ancha que en *Kraglievichia cf. paranensis* y menos que *Pl. intermedia* (Fig. 27D). En *H. paulacoutoi* dicha cresta es baja, ancha y con muchas rugosidades en la porción distal (Fig. 27B). Las crestas sagitales de *H. occidentalis*, *H. septentrionalis* y *H. major* son similares, más bajas y menos rugosas que en *H. paulacoutoi*. La cresta sagital de *P. typum* y *P. humboldtii* es más baja que en *Kraglievichia cf. paranensis*, *Pl. intermedia* y *Holmesina*.

Holmesina floridana presenta una cresta sagital más robusta y ancha que cualquier otro Pampatheriidae; el ancho proximal es mayor que el distal (Fig. 26D).

En el parietal, lateral y ventralmente se ubican numerosos forámenes y canales vasculares, principalmente en el límite sutural parieto–escamosal. *Kraglievichia cf. paranensis* posee pequeños forámenes y escasos canales cortos y estrechos. En *Pl. intermedia*, *P. typum* y *P. humboldtii* hay más forámenes y canales vasculares (y estos son más anchos, largos y profundos [Figs. 26B y 27C y F]) que en *Kraglievichia cf. paranensis* (Fig. 26C).

En los pampatéridos, como en muchos Cingulata, la cresta lambdoidea, mesialmente, forma una pequeña convexidad anterior; hacia ambos lados, se extiende a modo de sendas concavidades. Es gruesa, muy rugosa y poco expandida hacia atrás en *P. humboldtii* y *P. typum*; en cambio, es delgada y poco rugosa en *Kraglievichia cf. paranensis* y *Pl. intermedia*. En *H. floridana* es más ancha mesialmente que en las dos últimas especies citadas (Fig. 26D).

En *H. rondoniensis*, la cresta lambdoidea es pronunciada, poco rugosa y delgada; en la región mesial es muy convexa hacia delante y lateralmente se proyecta en

forma marcada hacia atrás (Fig. 27D). En *H. floridana*, *H. major*, *H. occidentalis*, *H. septentrionalis* y *H. paulacoutoi* dichas convexidades están menos proyectadas hacia atrás. *Holmesina paulacoutoi* posee las convexidades menos acentuadas del género (Fig. 24B). Las especies de *Holmesina*, con excepción de *H. rondoniensis*, presentan la cresta lambdaoidea con un espesor considerable en la parte dorsal y lateral, sobre todo *H. paulacoutoi* y *H. floridana* (Figs. 26D y 27B) (GÓIS *et al.*, 2012b).

En *P. typum* y *P. humboldtii* dicha cresta es más homogénea y más gruesa en toda su extensión con respecto a *Holmesina*, y posee muchas rugosidades. En cuanto a la cresta lambdaoidea, *Kraglievichia cf. paranensis* es más parecida a *Holmesina* y *Pl. intermedia* a *Pamphaterium*, lo cual es interesante desde un punto de vista evolutivo, pues ese carácter (junto con otros ya mencionados) parece reforzar aún más la relación de parentesco *Kraglievichia–Holmesina* por un lado y *Platina–Pamphaterium* por el otro, tal como se refleja en la filogenia propuesta en esta Tesis. Estudios morfofuncionales enfatizan esa relación (*vide* VIZCAÍNO *et al.*, 1998).

Vista lateral (Figs. 29–30): En la región más anterior del rostro, *Kraglievichia cf. paranensis* (Fig. 29C) presenta una inclinación acentuada hacia abajo, más pronunciada aún en *Pl. intermedia* (Fig. 29B); en otras especies de *Holmesina* y *Pamphaterium* la inclinación es mucho menor.

La cresta maxilar es menos marcada en *Kraglievichia cf. paranensis* y *H. floridana*; en ambas especies, el foramen infraorbitario está posicionado muy anteriormente. En cambio, en *Platina intermedia* la cresta maxilar es más baja y robusta que en las especies anteriormente citadas, y el foramen se ubica más hacia atrás y es parcialmente visible en vista lateral.

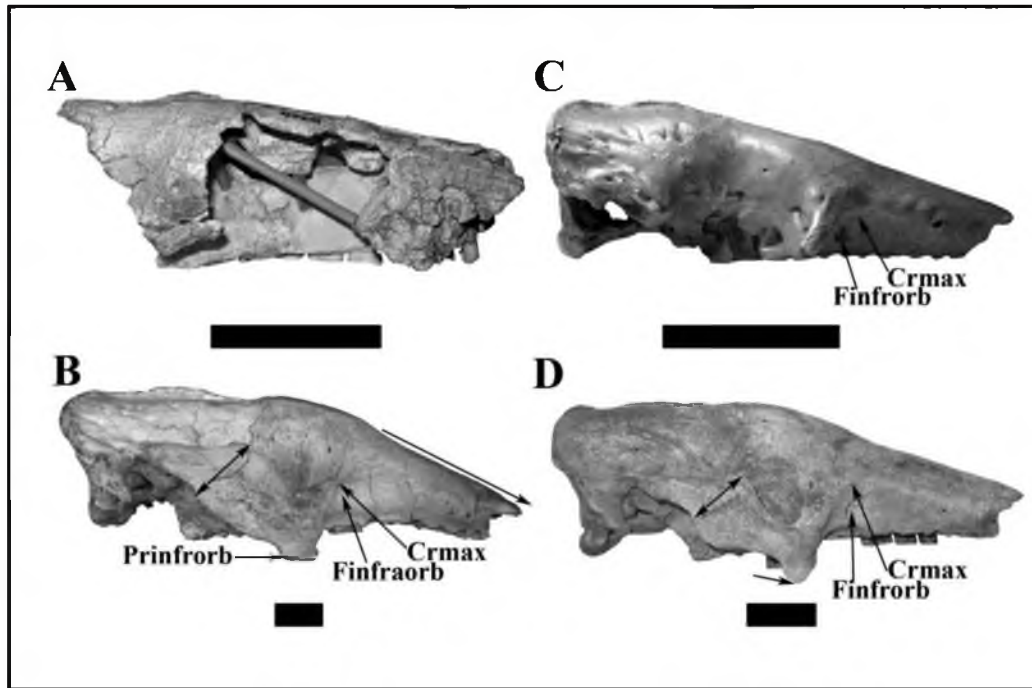


Figura 29. (A) Cráneos en vista lateral derecha: (A) *S. hondaense* (holotipo, UCMF 40201), escala: 50 mm. (B) *Pl. intermedia* (FMNH 14424), escala: 30 mm (C) *Kraglievichia cf. paranensis* (MACN Pv 2617), escala: 50 mm. (D) *H. floridana* (UF 191448), escala: 30 mm. Abreviaturas: **Prinfraorb**, proceso infraorbitario. **Crmax**, cresta maxilar.

En *H. rondoniensis* la cresta maxilar es más baja que en las restantes especies del género (excepto *H. floridana*) y el foramen infraorbitario está totalmente oculto. En *P. typum* y *P. humboldtii* dicha cresta es muy pronunciada y casi llega a contactar los nasales.

En la porción anterior de la arcada cigomática, el hueso yugal muestra el proceso infraorbitario, generalmente corto, robusto y rugoso, excepto en *H. rondoniensis*, en el cual está ausente. En *H. floridana* es notablemente más largo, robusto y liso que en cualquier otra especie de Pampatheriidae.

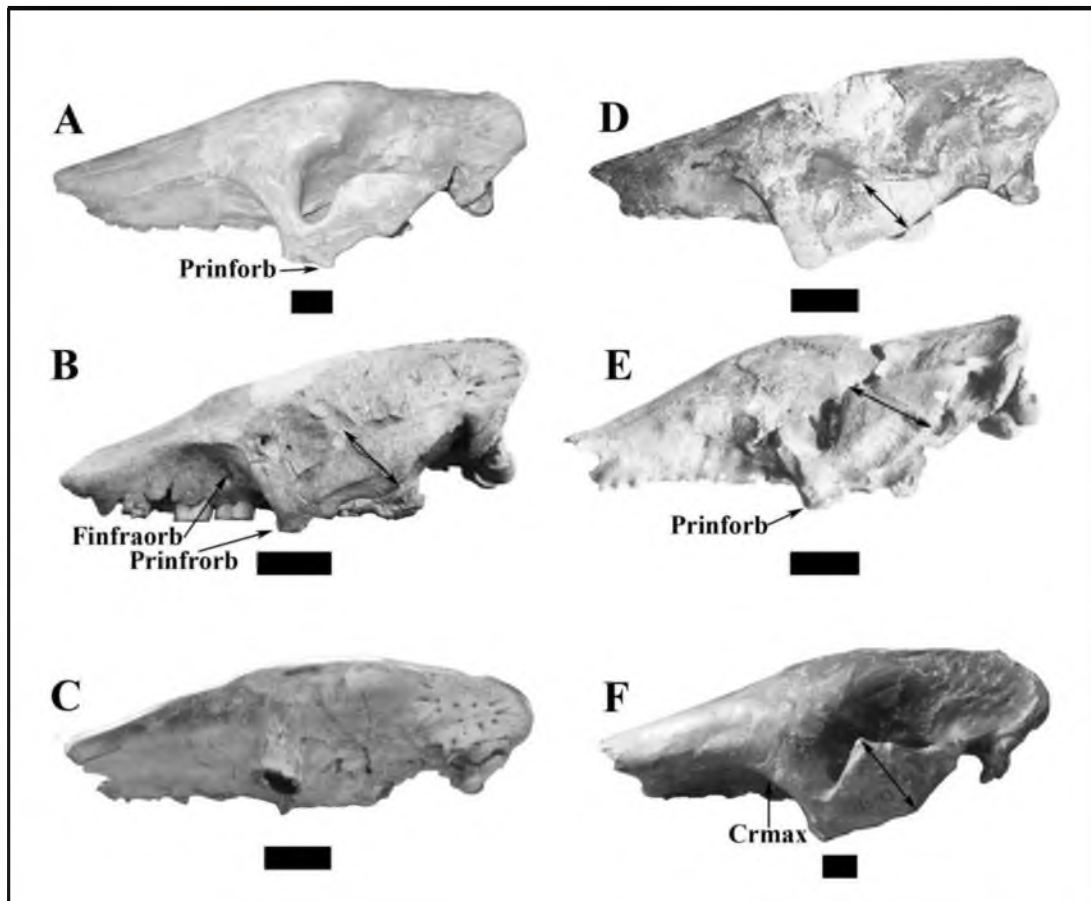


Figura 30. Cráneos en vista lateral izquierda: **(A)** *H. occidentalis* (ROM 3881), escala: 30 mm. **(B)** *H. paulacoutoi* (holotipo, MCL-501/01), escala: 50 mm. **(C)** *P. humboldtii* (MHD-P-28), escala: 50 mm. **(D)** *H. rondoniensis* (holotipo, MERO-P-002), escala: 50 mm. **(E)** *H. major* (sintipo, UZM 2314), escala: 50 mm. **(F)** *P. typum* (MACN Pv 11543) escala 30 mm. Abreviaturas: **Prinforb**, proceso infraorbitario. **Crmax**, cresta maxilar.

En *H. rondoniensis* la arcada cigomática, en la zona de la sutura yugal-escamosal, es menos extendida dorsoventralmente que en *Pl. intermedia* y las otras especies de *Holmesina*, y mucho menos que en *P. typum*. No solamente es menos elevada la región mediana del arco en *H. rondoniensis*, sino que toda la arcada cigomática es más grácil y más larga (GÓIS *et al.*, 2012b). En *S. hondaense*, *Kraglievichia* cf. *paranensis* y *P. humboldtii* la arcada no se conserva.

Vista ventral (Figs. 31–32): La porción más anterior del paladar es muy estrecha en *S. hondaense*, *Kraglievichia* cf. *paranensis* y las especies de *Holmesina*; es donde los molariformes anteriores convergen imbricándose.

Esta imbricación se observa en distintos molariformes, según las especies, a saber: en *Kraglievichia* cf. *paranensis*, entre Mf1–Mf4 (Fig. 31B); *H. floridana*, entre Mf1–Mf3 (Fig. 31C); en *H. septentrionalis*, *H. major* y *H. occidentalis*, entre Mf2–Mf3; en *H. rondoniensis*, entre Mf2–MF4 (Fig. 32C); y en *H. paulacoutoi*, entre Mf3–Mf5 (Fig. 32B).

Contrariamente, *Pl. intermedia* y las especies de *Pampatherium* (*P. humboldtii* y *P. typum*) presentan un patrón morfológico palatal diferente, aunque también con el paladar más estrecho anteriormente; las series de molariformes están más distanciadas y son paralelas entre sí.

En *Pl. intermedia* el paladar es muy estrecho desde el borde anterior hasta los MF3, mientras que en *P. typum* y *P. humboldtii* lo es hasta los MF4.

En las últimas tres especies citadas, los bordes alveolares de los molariformes posteriores dibujan un amplio arco. En las especies de *Holmesina* y en *Kraglievichia* cf. *paranensis*, después de la parte imbricada los bordes alveolares se mantienen paralelos.

En *H. rondoniensis* el extremo anterior del paladar, constituido por los premaxilares, es de contorno semilunar, en cambio en *H. major*, *H. occidentalis* y *H. floridana* posee una pequeña prolongación acuminada hacia adelante, sobre todo en *H. floridana* (Fig. 31C). Esta prolongación anterior está más desarrollada en *Pampatherium* (especialmente marcada en *P. humboldtii*). El primer molariforme de *H. rondoniensis* es muy próximo (0.8 mm) al margen anterior del paladar; también está muy próximo en *Pl. intermedia* (Fig. 32C y 31D). En las restantes especies de *Holmesina* y en *Pampatherium* esta distancia es proporcionalmente el doble.

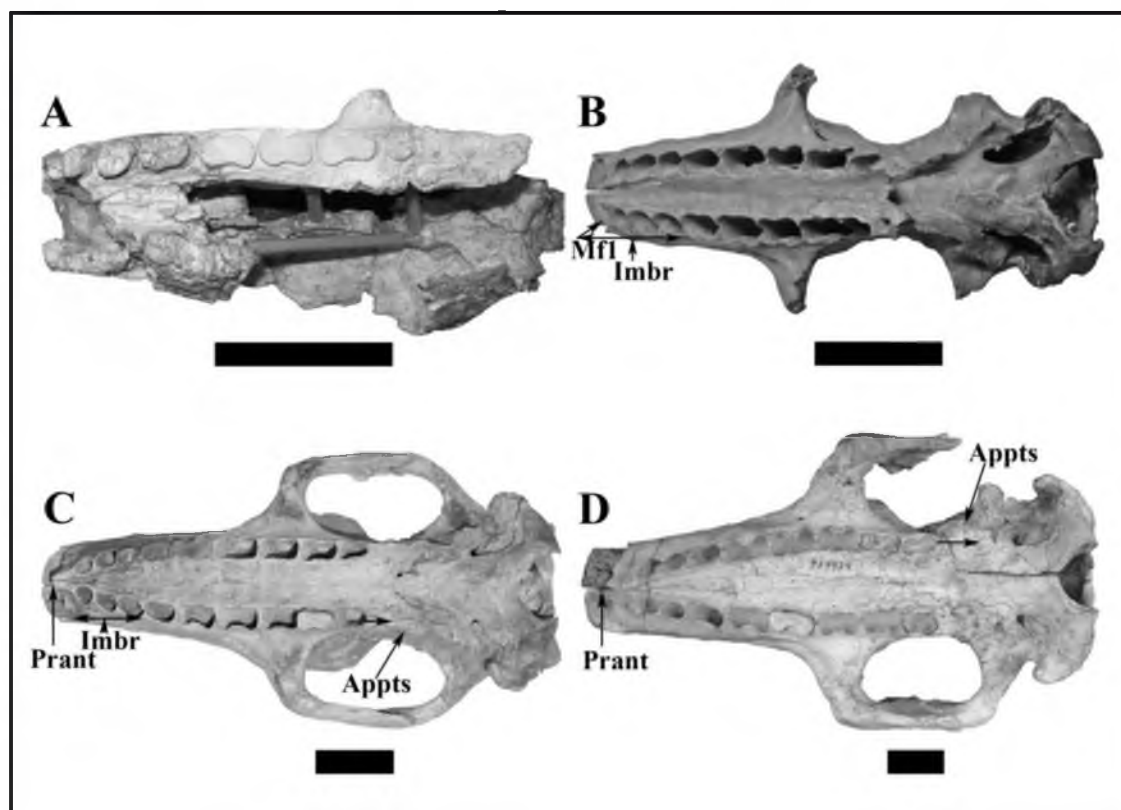


Figura 31. Cráneos en vista ventral: **(A)** *S. hondaense* (holotipo, UCMP 40201), escala: 50 mm. **(B)** *Kraglievichia* cf. *paranensis* (MACN Pv 2617), escala: 50 mm. **(C)** *Pl. intermedia* (FMNH 14424), escala: 30 mm. **(D)** *H. floridana* (UF 191448), escala: 30 mm. Abreviaturas: **Prant**, prolongación anterior. **Imbr**, imbricación. **Appts**, apófisis pterigoides.

Las apófisis pterigoides de *H. floridana* y *H. rondoniensis* son delgadas y poco rugosas; en estas dos especies, dichas apófisis continúan la dirección de la serie dentaria (Figs. 31C y 32C). En *Pl. intermedia*, *H. occidentalis* y *H. paulacoutoi*, las apófisis son mucho más gruesas y rugosas, y se expanden lateralmente por afuera de la dirección de la serie dentaria (Figs. 31D y 32A–B). En *S. hondaense*, *Kraglievichia* cf. *paranensis* y *P. humboldtii* no se conservan las apófisis pterigoides.

El basioccipital de *Pl. intermedia* y *Kraglievichia* cf. *paranensis* es proporcionalmente más largo que en *H. floridana* y *H. rondoniensis*, más aún en *H. major*, *H. occidentalis* y *H. septentrionalis*, y mucho más en *P. typum* y *P. humboldtii*. En *H. floridana* y *H. rondoniensis*, en la región central del basioccipital se encuentran dos fosas muy estrechas y profundas separadas por una cresta delgada y alta; ambas estructuras prestan inserción a los músculos rectos ventrales.

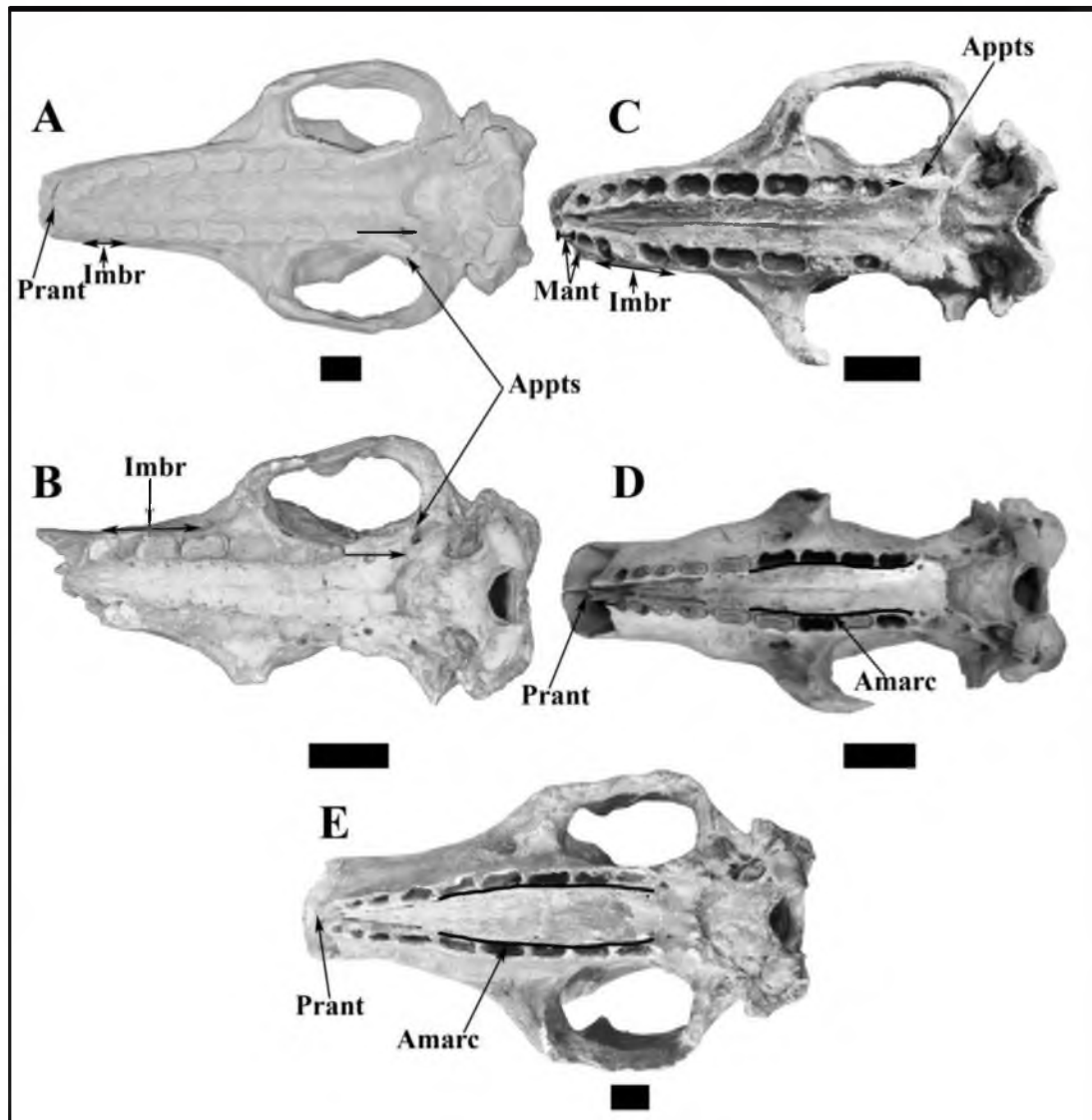


Figura 32. Cráneos en vista ventral: **(A)** *H. occidentalis* (ROM 3881), escala: 30 mm. **(B)** *H. paulacoutoi* (holotipo, MCL-501/01), escala: 50 mm. **(C)** *H. rondoniensis* (holotipo, MERO-P-002), escala: 50 mm. **(D)** *P. humboldtii* (MHD-P-28), escala: 50 mm. **(E)** *P. typum* (MACN Pv 11543) escala 30 mm. Abreviaturas: **Amarc**, amplio arco. **Appts**, apófisis pterigoides. **Imbr**, mbricación. **Mant**, margen anterior. **Prant**, prolongación anterior.

En *H. paulacoutoi* las fosas son más anchas, menos profundas y con una cresta menos pronunciada. En las restantes especies de pampatéridos las fosas son aún menos profundas y la cresta menos pronunciada. La bula timpánica en general es muy pequeña y posee una forma globosa y de base semioval, pero el largo y el ancho difieren según los taxones. En *H. rondoniensis* la bula es muy convexa y ancha, al igual que en *H. septentrionalis*. En *H. paulacoutoi* es de tamaño similar a *H. rondoniensis*, pero algo

más angosta, mientras que en *H. floridana* y *H. occidentalis* es muy pequeña y angosta. En *P. typum* y *P. humboldtii* las bulas son muy pequeñas.

Los cóndilos occipitales de *H. rondoniensis* poseen una forma de paralelogramo de contornos redondeados; el diámetro lateromedial de cada uno de los cóndilos es un tercio menor que el diámetro transversal del *foramen magnum*, al igual que en *H. occidentalis*, *H. major* y *P. humboldtii*. En *H. paulacoutoi* y *H. septentrionalis* ambas medidas son equivalentes. *Pampatherium typum* posee cóndilos occipitales muy pequeños y de forma subcuadrada; el diámetro lateromedial de ellos es dos tercios menor que el diámetro transversal del *foramen magnum*. Dorsalmente a los cóndilos se sitúa la fosa condiloide, muy profunda en *Kraglievichia* cf. *paranensis*, *H. floridana* y *H. rondoniensis*, y poco marcada en *Pl. intermedia*, las otras especies de *Holmesina* y *Pampatherium*. Lateralmente, a la fosa condiloide, se ubica el proceso mastoideo, que es estrecho y largo en *Pl. intermedia*, *H. floridana*, *H. rondoniensis* y *H. occidentalis*; largo y ancho en *P. humboldtii* y *P. typum*, y rudimentario en *H. paulacoutoi*.

La forma del *foramen magnum* varía desde contornos subovales a subcirculares. En *Kraglievichia* cf. *paranensis* el *foramen magnum* es suboval, con una angulosidad mediana muy pronunciada; además el ancho transversal es más del doble que el de los cóndilos occipitales. En *Holmesina rondoniensis* el diámetro transversal es un tercio más grande que el anteroposterior y existe una pronunciada escotadura mediana dorsal. Esta escotadura es mucho menos pronunciada en *H. occidentalis* y en *P. typum*. En *P. humboldtii* el borde superior del *foramen magnum* forma un ángulo de 80°, más agudo que en cualquier otra especie de pampatérico

Molariformes: En algunos casos, muchos de los molariformes están fragmentados o ausentes; no obstante, tratándose de dientes euhipsodontes, la morfología y tamaño general puede inferirse de aquella de sus respectivos alvéolos.

Existe dos patrones bien definidos en cuanto a la morfología de los molariformes, tanto superiores como inferiores. En *S. hondaense*, *Kraglievichia* cf. *paranensis*, *V. minuta* y *Holmesina* son cortos, robustos y bilobulados (Fig. 31A–B y D–I), mientras que en *Pl. intermedia*, *P. humboldtii* y *P. typum* son más alargados, más estrechos y trilobulados (Fig. 33C y J–K).

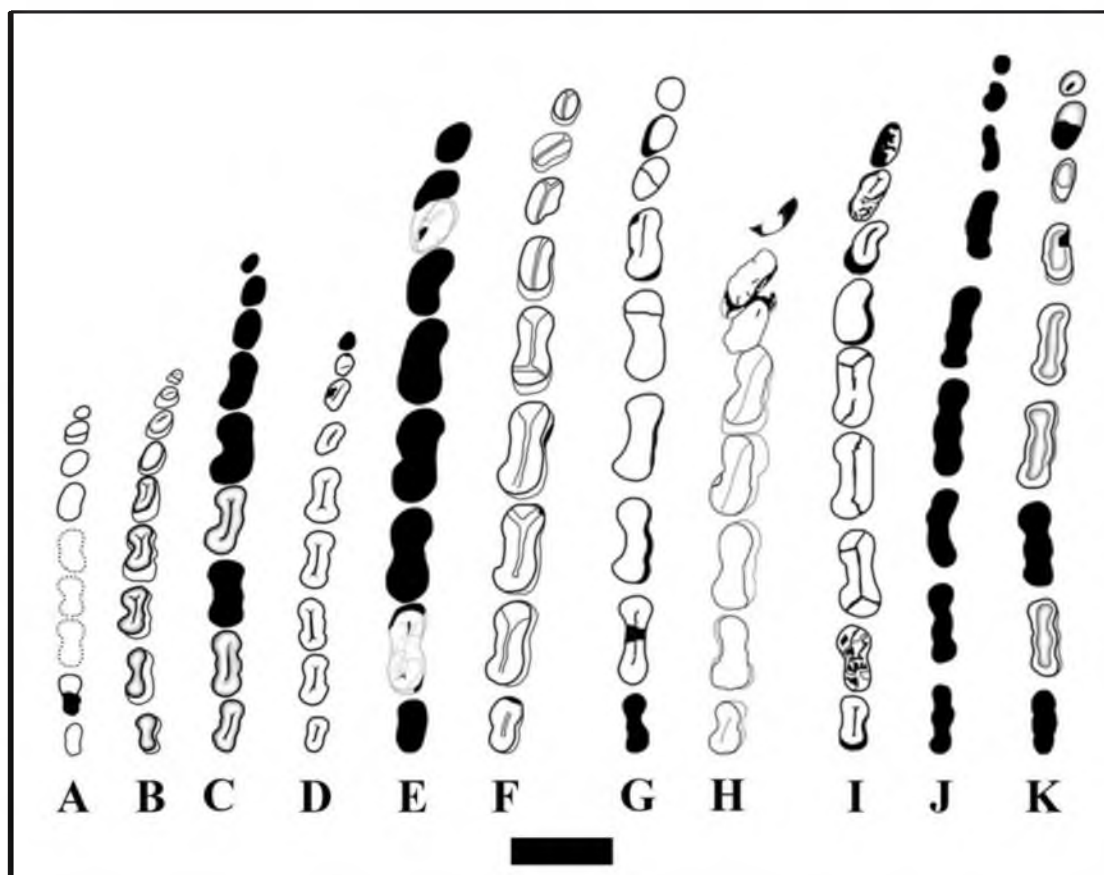


Figura 33. Serie dentaria superior derecha: **(A)** *S. hondaense* (holotipo, UCMP 40201). **(B)** *Kraglievichia* cf. *paranensis* (MACN Pv 2617 y MACN Pv 8943). **(C)** *Pl. intermedia* (FMNH 14424). **(D)** *H. floridana* (UF 191448 y UF 223813). **(E)** *H. rondoniensis* (holotipo, MERO-P-002). **(F)** *H. occidentalis* (ROM 3881) **(G)** *H. major* (UZM 2314). **(H)** *H. paulacoutoi* (holotipo, MCL-501/01) **(I)** *H. septentrionalis* (AMNH 26856 [neotipo] y HMNS 173) **(J)**, *P. typum* (MACN Pv 11543). **(K)** *P. humboldtii* (MLP 81-X-30-1 y MHD-P-28). El punteado, molariformes reconstruidos. En negro, molariformes ausentes (forma inferida por el alvéolo); en algunos casos la superficie oclusal está total o parcialmente destruida. Algunas ilustraciones fueron completadas con la serie dentaria izquierda del mismo ejemplar, así como otros ejemplares. Ver dimensiones en Tabla 4 y 5. Escala: 30 mm (Modificado de GÓIS *et al.*, 2012b).

Otra diferencia general se verifica en la disposición de la osteodentina. En *S. hondaense* y *Holmesina* se presenta solamente la osteodentina central, apenas indicada y, en algunos casos, directamente ausente (según de qué molariformes se trate). En *V. minuta* todos los restos dentarios presentan las superficies oclusales rotas. *Plaina*

intermedia, *P. humboldtii* y *P. typum* poseen dos capas de osteodentina diferenciadas (central y externa), con un cierto relieve (VIZCAÍNO *et al.*, 1998; DE IULIIS & EDMUND, 2002; GÓIS *et al.*, 2012b). En algunos ejemplares de *Kraglievichia* cf. *paranensis* (MLP 52-IX-30-67 y MACN Pv 8943) se aprecian las distintas capas de osteodentina, pero mucho menos pronunciadas que en *Plaina* y *Pampatherium*.

Molariformes superiores (Fig. 33A–K; Tab. 4): El primer molariforme es subcircular o circular y es el más pequeño de la serie dentaria; en el cráneo está inserto en el premaxilar, condición común a todos los pampatéridos conocidos (DE IULIIS & EDMUND, 2002; GÓIS *et al.*, 2012b).

El segundo molariforme es generalmente más grande que el primero, excepto en *P. humboldtii* y en *P. typum*, en los cuales es aproximadamente el doble. Es subcircular en *S. hondaense*, *Kraglievichia* cf. *paranensis*, *Pl. intermedia* y *H. floridana*. En *S. hondaense* y *Kraglievichia* cf. *paranensis* este segundo molariforme es más ancho que largo, y el ancho es perpendicular a la dirección de la serie dentaria. En *Plaina*, *Pampatherium* y *Holmesina*, el eje mayor (largo) de la superficie oclusal está inclinado con respecto a la dirección de la serie dentaria, de manera que la cara anterior del molariforme se sitúa lingualmente y la posterior labialmente. En *H. major*, *H. septentrionalis* y *P. humboldtii* ambas caras son subovales.

El tercer molariforme es suboval en *S. hondaense*, *Kraglievichia* cf. *paranensis*, *H. rondoniensis*, *H. occidentalis*, *H. major*, *H. septentrionalis* y *P. humboldtii*, siendo de mayor tamaño en *H. rondoniensis*. En *P. typum* es muy estrecho y alargado, con lóbulos pocos definidos y asimétricos.

El cuarto molariforme es suboval en *Kraglievichia* cf. *paranensis*. En *S. hondaense* y *H. floridana* es apenas reniforme, con un surco medio lingual poco pronunciado. En *Pl. intermedia*, *H. rondoniensis*, *H. occidentalis*, *H. paulacoutoi* y *H. septentrionalis* es reniforme, con un surco medio labial o lingual (según las especies), más pronunciado que en *S. hondaense* y *H. floridana*. En *H. major* el cuarto molariforme manifiesta un principio de bilobulación. En *P. typum* y *P. humboldtii* es trilobulado, y el lóbulo intermedio está menos esbozado en *P. humboldtii*.

Del quinto al noveno molariforme la tendencia a la bilobulación o trilobulación se hace más manifiesta. Solamente *Kraglievichia* cf. *paranensis* y *H. rondoniensis* presentan el quinto más reniforme que bilobulado. En *H. floridana* es muy bilobulado,

con una estrangulación mediana muy marcada y con el lóbulo posterior mayor que el anterior; en cambio, en *H. occidentalis*, *H. major* y *H. septentrionalis* los lóbulos son simétricos. En *H. paulacoutoi* se presenta un tercer lóbulo intermedio rudimentario. *Plaina intermedia* presenta el quinto molariforme pseudobilobulado, pues posee solo el surco labial. En *P. typum* y *P. humboldtii* es trilobulado.

En el sexto molariforme de *H. rondoniense* y *H. occidentalis* los lóbulos son asimétricos, con el anterior dirigido lingualmente y el posterior labialmente. En *H. major* los lóbulos están menos definidos. En *H. paulacoutoi* el lóbulo posterior es mayor que el anterior. En *H. septentrionalis* se presenta un surco labial muy marcado y los lóbulos anterior y posterior están posicionados labialmente. *Holmesina floridana* y *Kraglievichia* cf. *paranensis* presentan un tercer lóbulo intermedio labial rudimentario. En *Pl. intermedia*, *P. humboldtii* y *P. typum* el sexto molariforme es muy trilobulado, en la primera especie más corto y robusto que en las otras dos.

El séptimo molariforme de *H. rondoniense* es más bilobulado que en *S. hondaense*, *V. minuta* *Kraglievichia* cf. *paranensis* y las demás especies de *Holmesina*. *Kraglievichia* cf. *paranensis*, *H. floridana* y *H. major* presentan un tercer lóbulo intermedio. En *Pl. intermedia*, *P. humboldtii* y *P. typum*, el séptimo molariforme es similar al sexto.

En el octavo molariforme de *S. hondaense* el lóbulo anterior es poco bilobulado, con el lóbulo anterior mayor que el posterior. En *Kraglievichia* cf. *paranensis* es muy bilobulado, más alargado y estrecho que el séptimo, a semejanza de *H. major*. En *H. floridana* es trilobulado, con un tercer lóbulo intermedio. En *H. rondoniense* y *H. occidentalis* el octavo molariforme es más robusto que en cualquier otra especie del género. En *H. paulacoutoi* los lóbulos son asimétricos. En *H. septentrionalis* es el más corto del género.

Por último, el noveno molariforme es de tamaño pequeño en *S. hondaense*, *Kraglievichia* cf. *paranensis* y las especies de *Holmesina* (excepto *H. floridana*). *Holmesina floridana*, *H. occidentalis*, *H. major*, *H. paulacoutoi* y *H. septentrionalis* presentan este último molariforme bilobulado o con un tercer lóbulo intermedio en *H. major*; en *H. rondoniense* es suboval. En *Kraglievichia* cf. *paranensis* el noveno molariforme es de tamaño similar al del octavo, francamente bilobulado y con un surco mediano muy pronunciado. En *P. typum* el noveno molariforme es muy similar al octavo y un poco menor, en tanto que en *P. humboldtii* es considerablemente menor y muy diferente, con los surcos menos definidos.

Molariformes inferiores (Tab. 5). Materiales comparados: *S. hondaense* (paratipo, UCMP 40056, UCMP 40058 y UCMP 40201), *V. minuta* (MLP 29-IV-16-4 y 29-X-10-71), *Kraglievichia* cf. *paranensis* (MLP M 112, MLP 52-IX-30-67 y MACN Pv 8968), *Pl. intermedia* (MUFyCA 500, MLP 52-X-2-94, MLP 29-IX-10-12 y FMNH 14424), *P. humboldtii* (MCL 2303 y MLP 81-X-30-1), *P. typum* (MACN Pv 11474, MACN Pv 11522 y MG-PV 666), *H. floridana* (UF 224450 y UF 223813), *H. septentrionalis* (AMNH 13221, neotipo, AMNH 26856 y HMNS 173).

El primer molariforme mandibular es circular en *S. hondaense* y *P. typum*; en cambio, es suboval en *V. minuta*, *Pl. intermedia*, *H. floridana* y *P. humboldtii*.

En *S. hondaense* el segundo molariforme es reniforme, con un surco lingual y con una pequeña prolongación distal. En *V. minuta* es muy simple, suboval. En *Pl. intermedia* es reniforme, con el surco en posición labial. En *H. floridana*, *P. humboldtii*, *P. typum* y *H. septentrionalis* es suboval. En *Kraglievichia* cf. *paranensis* no se conocen los molariformes anteriores al mf5.

El tercer molariforme de *S. hondaense* es muy similar al segundo; en *V. minuta* es apenas reniforme, con un surco labial superficial, surco que es más profundo en *Pl. intermedia*. Es suboval en *H. floridana*, *H. septentrionalis* y *P. typum*. En *P. humboldtii* es alargado con una pronunciada prolongación distal.

El cuarto molariforme es suboval en *S. hondaense* y *V. minuta*. Es reniforme en las restantes especies de pampatéridos, con el surco labial muy marcado, excepto en *P. typum*, especie en la cual este molariforme es muy simple, alargado y con una prolongación distal.

El quinto molariforme es reniforme en *V. minuta*, *Kraglievichia* cf. *paranensis* y *Pl. intermedia*. En *S. hondaense* es bilobulado, con los lóbulos más pronunciados que en *Holmesina*. En *P. typum* y *P. humboldtii* es trilobulado, con los lóbulos mejor definidos en la segunda especie citada.

El sexto molariforme de *S. hondaense* y *V. minuta* es muy corto y bilobulado, con los surcos labial y lingual más profundos que en *Kraglievichia* cf. *paranensis* y *Holmesina*. En *Pl. intermedia* es pseudotrilobulado, con el lóbulo intermedio poco definido. En *P. typum* y *P. humboldtii* el sexto molariforme es trilobulado, en la primera con los lóbulos muy simétricos, en tanto que son asimétricos en *P. humboldtii*.

El séptimo molariforme de *S. hondaense* y *V. minuta* es bilobulado, con los lóbulos más anchos y robustos que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*, pero menos que en

Holmesina. En *Pl. intermedia*, *P. typum* y *P. humboldtii* es trilobulado; los lóbulos de *Pl. intermedia* son menos simétricos que en las dos últimas especies citadas.

El octavo molariforme es bilobulado y muy similar al séptimo.

En *S. hondaense* y en las especies de *Holmesina* el noveno molariforme es bilobulado, con los surcos apenas indicados. Es bilobulado en *V. minuta* y *Kraglievichia* cf. *paranensis*. Es pseudotrilobulado en *Pl. intermedia*, y trilobulado en *P. typum* y *P. humboldtii*.

4.3.2. Mandíbula:

Vista lateral (Figs. 34–35). Materiales comparados: *S. hondaense* (UCMP 40056 [paratipo], UCMP 40058 y UCMP 40201), *V. minuta* (holotipo, MLP 29-IV-16-4 y MLP 29-X-10-71), *Kraglievichia* cf. *paranensis* (MLP M 112, MLP 52-IX-30-67 y MACN Pv 8968), *Pl. intermedia* (MUFyCA 500, MLP 52-X-2-94, MLP 29-IX-10-12 y FMNH 14424), *P. humboldtii* (MCL 2303 y MLP 81-X-30-1), *P. typum* (MACN Pv 11474, MACN Pv 11522 y MG-PV 666), *H. floridana* (UF 224450 y UF 223813) y *H. septentrionalis* (AMNH 26856 [neotipo], AMNH, 13221 y HMNS 173).

La rama horizontal es alargada y su altura varía mucho según las especies (Tab. 2). La altura máxima de la rama horizontal está a nivel de los mf7–mf8 (Tab. 6).

En *S. hondaense* la rama horizontal es proporcionalmente más alta que en *V. minuta* y *Pl. intermedia*, menos que en *Kraglievichia* cf. *paranensis*, y mucho menos que en *H. floridana*, *H. septentrionalis*, *P. typum* y *P. humboldtii*; esta última especie es la que posee la mayor altura. De todas las especies pleistocenas, *H. floridana* posee la rama horizontal más baja en toda su extensión. En *H. floridana*, la porción más anterior de la rama horizontal, desde el mf3 hacia adelante, es notable y abruptamente más baja que el resto; este rasgo, tan acentuado, no se verifica en ninguna otra especie de pampatérico.

En *H. floridana*, anteriormente al mf1, existe una porción de la rama horizontal desdentada, la apófisis sinfisaria, muy larga y rematando en punta recurvada hacia adelante y abajo. Dicha región es corta y recta en *P. typum*. Ventralmente se ubican los forámenes mentonianos anteriores, los cuales en *S. hondaense* y *V. minuta* se ubican a la altura del mf3; son más grandes y anchos en la primera de las dos especies citadas. En *H. floridana* estos forámenes son más alargados y estrechos que en *S. hondaense* y están

posicionados ventralmente; en cambio, son más cortos y están alojados más proximalmente y alineados en *H. septentrionalis*.

Scirrotherium hondaense presenta una fosa masetérica más corta y superficial que todas las restantes especies de pampatéridos. Esta fosa es notablemente ancha y profunda en *P. typum* y *P. humboldtii*.

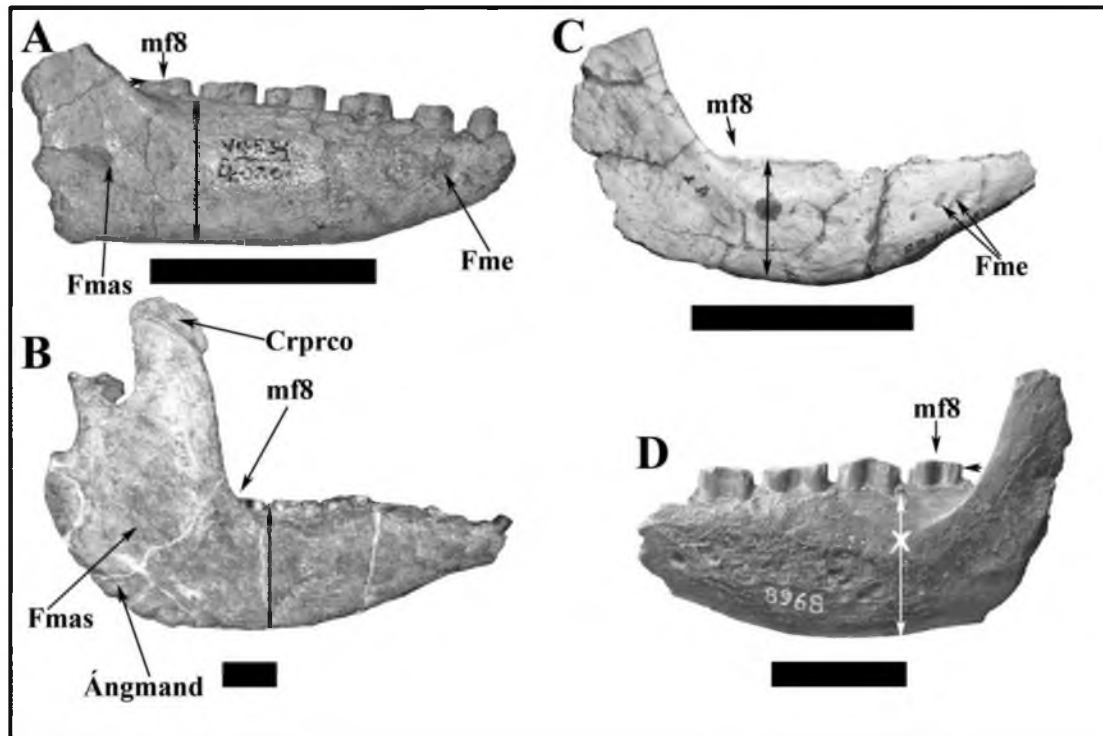


Figura 34. Ramas mandibulares (A–C) derechas y (D) izquierda en vista lateral: (A) *S. hondaense* (UCMP 40201), escala: 50 mm. (B) *Pl. intermedia* (FMNH 14424), escala: 30mm. (C) *V. minuta* (holotipo, MLP 29-IV-16-4), escala: 50 mm. (D) *Kraglievichia* cf. *paranensis* (MACN Pv 8968), escala 30 mm. Abreviaturas: **Ángmand**, ángulo mandibular. **Crprco**, cresta del proceso coronoideo. **Fme**, foramen mentoniano. **Fmas**, fosa masetérica.

La rama ascendente de los pampatéridos posee la raíz del borde anterior a la altura del mf8 o, a lo sumo, a la altura del espacio interdentario mf7–mf8. La rama ascendente forma con la horizontal un ángulo obtuso en *S. hondaense* y *Kraglievichia* cf. *paranensis*, de manera que en esta vista lateral el mf8 es totalmente visible (Fig. 34A y D). En *V. minuta* la rama en cuestión está menos inclinada hacia atrás, y oculta la parte distal del mf8 (Fig. 34C). En las restantes especies la inclinación hacia atrás es aún menor, y queda oculta más de la mitad del mf8.

En *S. hondaense* y *H. floridana*, la región angular externa de la mandíbula es poco rugosa; lo es más en *H. septentrionalis*, y más aún en *Pl. intermedia*, *P. typum* y *P. humboldtii* (Figs. 34B y 35B y D).

El proceso coronoideo en *Pl. intermedia* presenta una cresta más pronunciada que en cualquier otro Pampatheriidae (Fig. 34B); el margen anterior de dicho proceso es casi recto, en tanto que conforma una curva regular en *H. floridana* y *P. humboldtii* (Fig. 34B y D, respectivamente).

En *H. floridana*, la superficie articular del cóndilo mandibular (vista dorsal, Fig. 34A1) es más estrecha transversalmente que en *H. septentrionalis* y *P. typum*, pero más ancha que en *P. humboldtii* (Figs. 35B1 y D1, respectivamente).

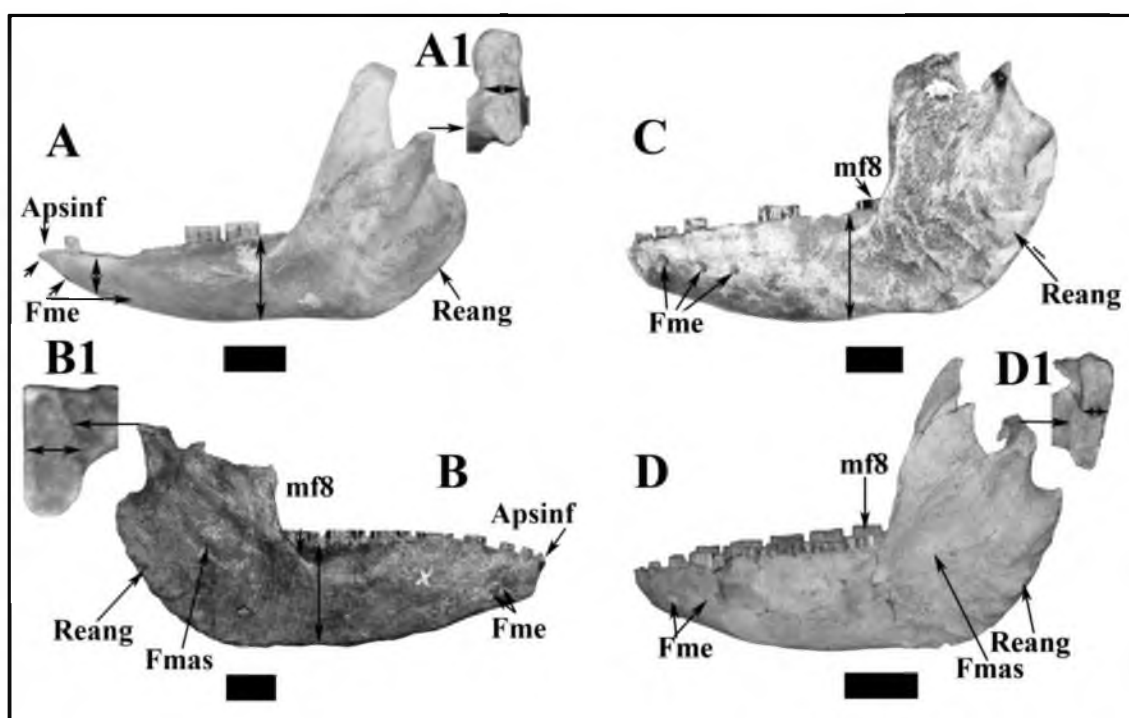


Figura 35. Ramas mandibulares (A y C–D) izquierda y (B) derecha en vista lateral: (A–A1) *H. floridana* (UF 224450), escala: 30 mm. (B–B1) *P. typum* (MACN Pv 11474), escala: 30 mm. (C) *H. septentrionalis* (neotipo, AMNH 26856), escala: 30 mm. (D–D1) *P. humboldtii* (MLP 81-X-30-1). (A1, B1 y D1) detalle de la superficie del cóndilo mandibular, vista dorsal, sin escala. Abreviaturas: **Apsinf**, apófisis sinfisiaria. **Fmas**, fosa masetérica. **Fme**, foramen mentoniano. **Reang**, Región angular.

Vista medial (Figs. 36–37): La sínfisis mandibular es más corta en *Pl. intermedia* y *H. floridana* que en las restantes especies, y se extiende hasta el nivel del mf4 (Figs. 36C–C1 y 36A). En *S. hondaense* y *V. minuta* llega hasta la mitad del mf5, y hasta el margen

posterior del mf5 en *H. floridana*, *H. septentrionalis*, *P. typum* y *P. humboldtii*. Por detrás de la sínfisis mandibular, se encuentra el surco mandibular anterior. En *V. minuta* dicho surco es muy superficial, en tanto que en *H. floridana* es más profundo; es más profundo aun en *H. septentrionalis*, y ancho e incluso más profundo en *P. typum* y *P. humboldtii*.

Por detrás y por arriba del surco mandibular anterior se sitúa el surco mandibular medio; solo está ausente en *H. septentrionalis*. En *V. minuta*, el surco mandibular mediano está más marcado que el surco mandibular anterior. Dicho surco medio, en *V. minuta*, es corto y profundo; en *Pl. intermedia* es más corto y superficial, y más aun en *H. floridana*. En *P. typum* y *P. humboldtii* es proporcionalmente más corto y mucho más profundo que en *V. minuta*.

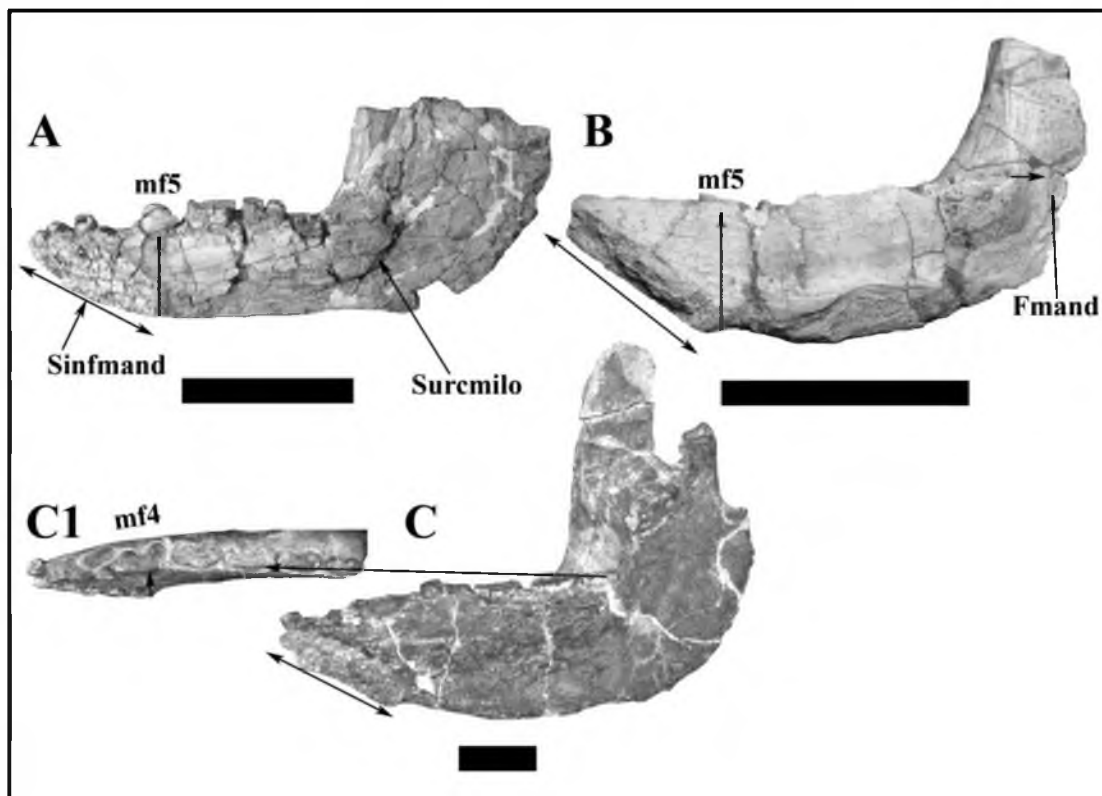


Figura 36. Ramas mandibulares derechas en vista medial: **(A)** *S. hondaense* (paratipo, 40056), escala: 50 mm. **(B)** *V. minuta* (holotipo, MLP 29-IV-16-4), escala: 50 mm. **(C–C1)** *Pl. intermedia* (FMNH 14424), escala: 30 mm. Abreviaturas: **Fmand**, foramen mandibular. **Surecmilo**, surco milohioideo.

El surco milohioideo es corto, ancho y poco profundo en *P. typum* y *P. humboldtii*; es más corto, estrecho y profundo en *Pl. intermedia* y *H. floridana*, e

igualmente estrecho y profundo, pero más largo, en *S. hondaense* y *Kraglievichia* cf. *paranensis* (Fig. 36A). En *V. minuta* el foramen milohioideo es grande y está ubicado casi al mismo nivel del margen alveolar (Fig. 36B); es muy pequeño, y posicionado más ventralmente y por afuera del margen alveolar (y de la serie dentaria) en *Pl. intermedia*. En *H. floridana* este foramen es mayor que en *Pl. intermedia* y está situado en un punto correspondiente a la prolongación posterior de la serie dentaria (Fig. 37A). En *P. typum* es mucho más pequeño y está ubicado más ventralmente que en cualquier otra especie de pampatérico (Fig. 37C1). En *H. septentrionalis* el foramen milohioideo es mayor que en *P. typum* y está ubicado más dorsalmente que en *V. minuta*.

La porción medial (interna) del ángulo mandibular es mucho menos rugosa que la porción lateral (externa) en todas las especies, excepto en *H. floridana* y *H. septentrionalis*, en las cuales ocurre a la inversa (Fig. 37A–B).

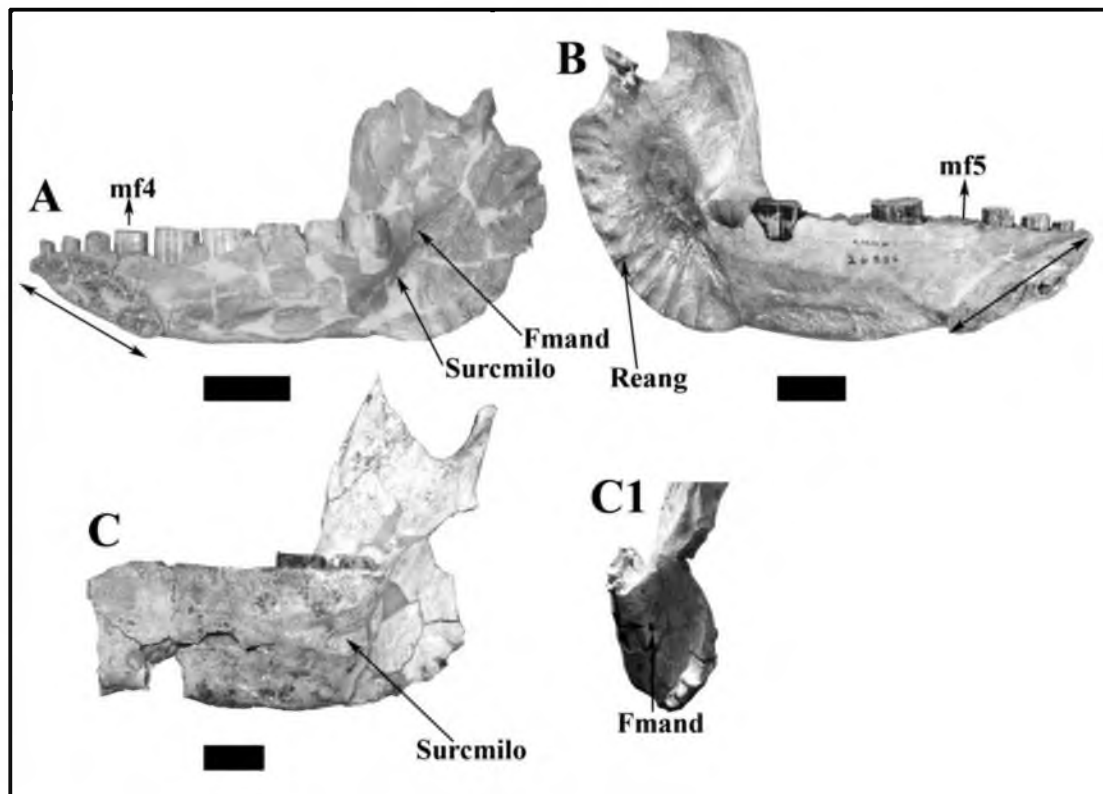


Figura 37. Ramas mandibulares derechas (A y C–C1) e izquierda (B) en vista medial: (A) *H. floridana* (UF 223813), escala: 30 mm. (B) *H. septentrionalis* (neotipo, AMNH 26856), escala: 30 mm. (C–C1) *P. typum* (MG-PV 666), escala 30 mm. Abreviaturas: **Fmand**, foramen mandibular. **Reang**, región angular. **Surcmilo**, surco milohioideo.

4.3.3. Postcráneo

Ulna (Fig. 38A–H; Tab. 9). Materiales comparados: *H. floridana* (UF 24932 y UF 17476), *H. paulacoutoi* (MCL-501/06–07), *P. humboldtii* (MCL-900/03) y *P. typum* (MG-PV 666).

Este hueso es muy robusto en los Pamphateriidae. En la epífisis anterior, proximalmente se aprecia un olécranon prominente, que es ancho y largo en *P. typum* (Fig. 38C–D) y *P. humboldtii* (Fig. 38D–E); en cambio, es corto y estrecho en *H. paulacoutoi* (Fig. 38G–H), y mucho más en *H. floridana* (Fig. 38A–B).

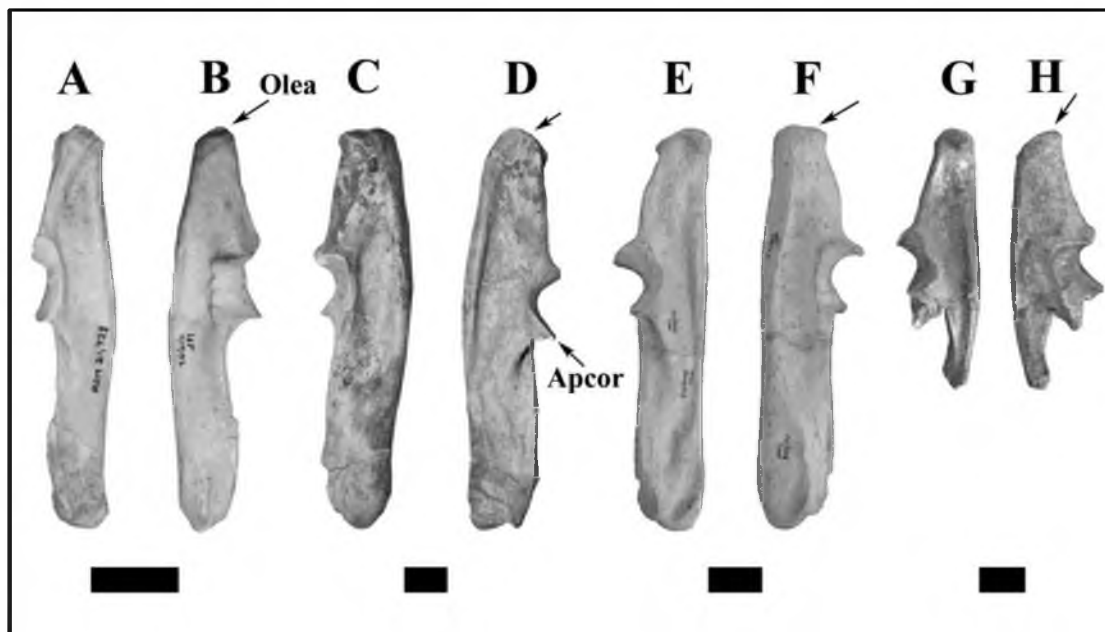


Figura 38. Ulnas derechas en vistas interna y externa: (A–B) *H. floridana* (UF 24392), escala: 30 mm. (C–D) *P. typum* (MG-PV 666), escala: 30 mm. (E–F) *P. humboldtii* (MCL-900/03) escala: 30 mm. (G–H) *H. paulacoutoi* escala: 30 mm. Abreviaturas: **Apcor**, apófisis coronoidea. **Olea**, Olécranon.

La incisura troclear (cavidad sigmoidea) para la articulación con el húmero tiene una disposición transversal con respecto al eje longitudinal del hueso. En el extremo distal de la cavidad sigmoidea se encuentra la carilla radial que articula con el radio. La apófisis coronoidea se halla muy desarrollada en *P. typum* y menos en *P. humboldtii* y *H. paulacoutoi*, y posee una superficie cóncava en su extremo proximal, la cual está poco desarrollada en *H. floridana*. Asimismo, en el extremo proximal del proceso coronoideo de *P. humboldtii*, se encuentra una prolongación medial (interna) en forma

de gancho, presente también en *P. typum*, la cual según VIZCAÍNO *et al.* (2003) permite la inserción proximal del músculo carpal–ulnar. Esta prolongación de la apófisis olecraneana alcanza dimensiones mucho mayores en las especies de *Pampatherium* que en las de *Holmesina*.

Distalmente, se encuentra la cabeza ulnar, que es ancha transversalmente en *P. typum* es estrecha en *P. humboldtii*.

Fémur (Fig. 39; Tab. 10). Materiales comparados: *Kraglievichia cf. paranensis* (MLP 69-IX-8-13A), *H. floridana* (UF 24918), Gen. nov., sp. nov. B (holotipo, MLP 54-III-16-1), *H. paulacoutoi* (holotipo, MCL-501/08 y CTESPZ 7495) y *P. humboldtii* (MCL-900/05).

En su extremo proximal se encuentra el trocánter mayor, que sobrepasa mucho la altura de la cabeza del fémur en *Kraglievichia cf. paranensis* y *P. humboldtii* (Fig. 39B y H). En *H. floridana*, la diferencia de altura entre el trocánter mayor y la cabeza femoral es mucho menor (Fig. 39D). En *H. paulacoutoi* están prácticamente al mismo nivel, a semejanza de algunas especies de gliptodóntidos (Fig. 39J). Este trocánter está sumamente desarrollado, comprimido lateralmente, con su diámetro principal dispuesto anteroposteriormente. La cabeza del fémur presenta un contorno casi circular, en todas las especies comparadas, la cual es interrumpida por la *fovea capitis* (muesca para la inserción del ligamento redondo).

El cuello del *caput* está mejor definido en *Kraglievichia cf. paranensis* que en cualquier otra especie (Fig. 39A). Debajo de la cabeza se encuentra el trocánter menor; es muy pequeño, suboval y recurvado hacia atrás en *Kraglievichia cf. paranensis* (Fig. 38B); en *H. floridana* es similar, pero posicionado hacia adentro (Fig. 39D). En Gen. nov., sp. nov. B está más desarrollado que en *P. humboldtii* y *H. paulacoutoi* (Fig. 39F).

El tercer trocánter de Gen. nov., sp. nov. B es ancho, rugoso y posicionado más cerca de los epicóndilos que de la epífisis superior (Fig. 39F). En *P. humboldtii* el tercer trocánter es más estrecho y acuminado que en Gen. nov., sp. nov. B y situado medialmente. En *Kraglievichia cf. paranensis* está menos extendido distalmente que en Gen. nov., sp. nov. B y *P. humboldtii*, pero más que en *H. floridana* y *H. paulacoutoi*.

El mayor ancho proporcional de ambos epicóndilos (lateral y medial) se observa en Gen. nov., sp. nov. B y *Kraglievichia cf. paranensis*, en las cuales sobrepasan transversalmente los cóndilos. En *H. floridana* los epicóndilos están muy poco desarrollados.

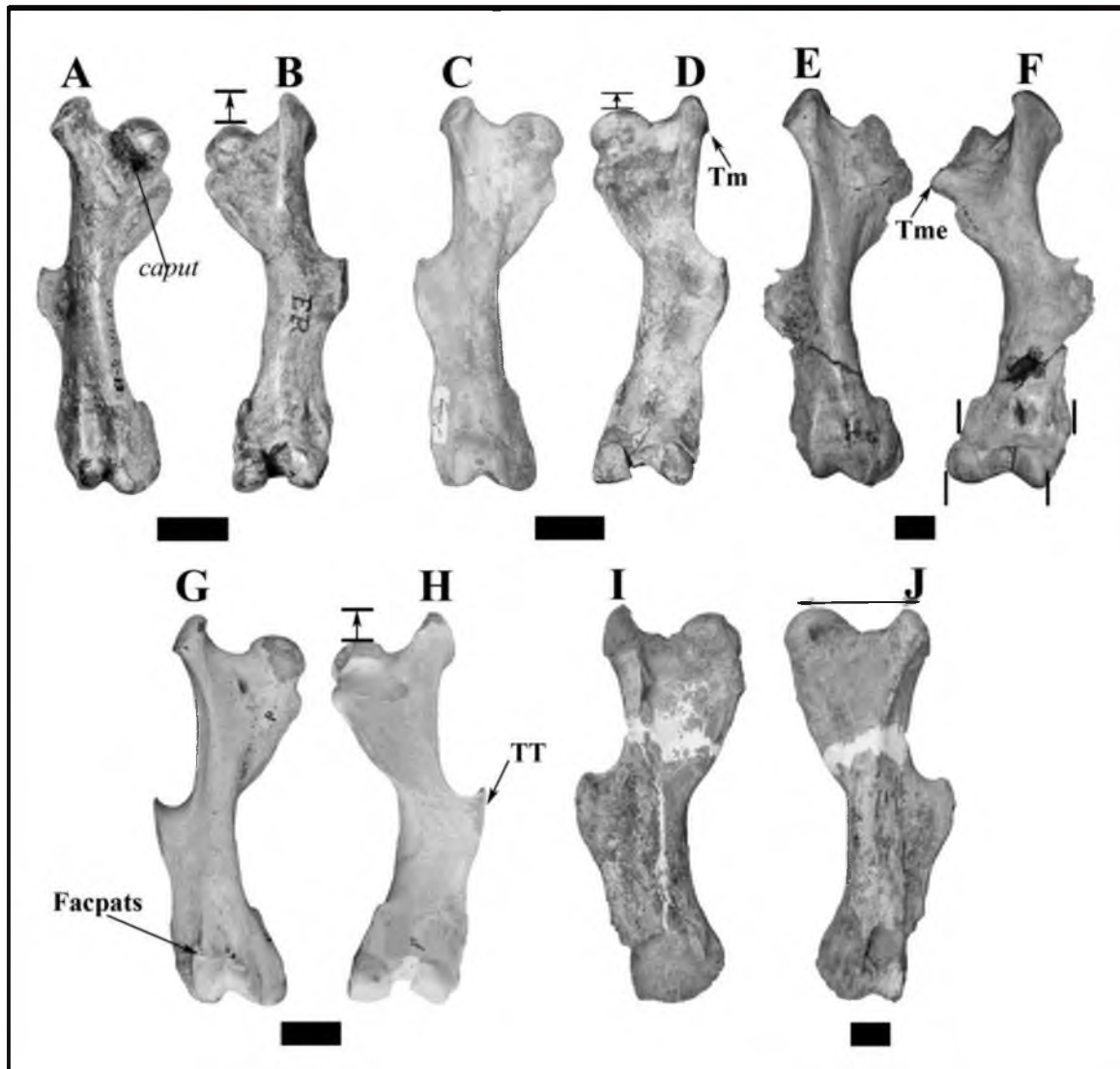


Figura 39. Fémures derechos en vista anterior y posterior: (A–B) *Kraglievichia* cf. *paranensis* (MLP 69-IX-8-13A), escala: 30 mm. (B–C) *H. floridana* (UF 24918), escala: 30 mm. (E–F) Gen. nov., sp. nov. B (holotipo, MLP 54-III-16-1), escala: 30 mm. (G–H) *P. humboldtii* (MCL-900/05), escala: 50 mm. (I–J) *H. paulacoutoi* (CTES-PZ 7495), escala: 30 mm. Abreviaturas: **TM**, trocánter mayor. **TT**, tercer rocánter. **Tme**, trocánter menor. **Facpats**, facetas patelares.

Distalmente, y en posición opuesta a los cóndilos se encuentra las facetas patelares, que son más asimétricas en *P. humboldtii* que en las restantes especies.

El cóndilo medial (interno) es mucho menor que el lateral (externo) en Gen. nov., sp. nov. B; en las restantes especies la diferencia de tamaño es mucho menor. Entre ellos se encuentra la fosa intercondiloidea, profunda y larga en Gen. nov., sp. nov.

B y más estrecha y menos profunda en *Kraglievichia* cf. *paranensis*, *H. floridana* y *P. humboldtii*.

Astrágalo (Fig. 40). Materiales comparados: *H. floridana* (UF 224436), *H. paulacoutoi* (MCL-501/13–14 y CTES-PZ 7495) y *P. humboldtii* (MCL-900/08).

El cuello está más definido en *H. floridana* y *H. paulacoutoi* (Fig. 40A–B) que en *P. humboldtii* (Fig. 40C); es más esférico en la última especie citada que en las dos primeras. En el cuerpo se encuentra la tróclea, compuesta por dos poleas, la externa mucho mayor que la interna.

En el cuerpo, en vista ventral, se encuentran las carillas de articulación con el calcáneo (faceta sustentacular y faceta ectal); estas facetas son similares en tamaño en *H. floridana* y *P. humboldtii*; en cambio, la sustentacular es mucho mayor que la ectal en *H. paulacoutoi* (Fig. 40B). En *H. paulacoutoi* y *P. humboldtii* ambas facetas están separadas por un surco ancho y profundo (Fig. (40B–C). En *H. floridana* el surco es estrecho y muy superficial (Fig. 40A).

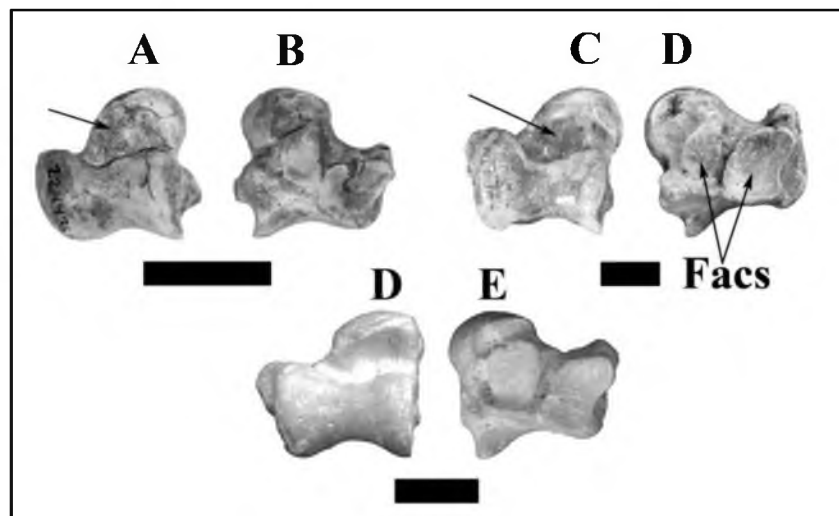


Figura 40. Astrágalos izquierdos (A–D) y derechos (D–E) en vistas: (A–B) *H. floridana* (UF 224434). (C–D) *H. paulacoutoi* (holotipo, MCL-501/14). (D–E) *P. humboldtii* (MCL-900/08). Abreviaturas: Facs, facetas. Escala: 30 mm.

Calcáneo (Fig. 41; Tab. 11). Materiales comparados: *H. floridana* (UF 20953 y UF 190775), *P. humboldtii* (MCL- 900/07) y *H. paulacoutoi* (MCL-501/11–12 y CTES-PZ 7495).

El calcáneo presenta una gran prolongación posterior. Esta prolongación forma el talón y es allí donde se fija el tendón del músculo gastrocnemio. Anterior y dorsalmente, el calcáneo presenta las dos facetas ectal y sustentacular, que se contactan en *H. floridana* (Fig. 41A); en cambio, estas facetas se encuentran separadas por el surco calcaneal muy ancho y profundo en *H. paulacoutoi*, y menos en *P. humboldtii* (Fig. 41B–C).

El tamaño y forma de las facetas difiere según los taxones. En *H. floridana*, las facetas tienen tamaños muy disímiles, pues la ectal es más ancha y larga que la sustentacular; la forma es subcircular en la primera y suboval en la segunda. En *P. humboldtii* los tamaños de las referidas facetas son similares, la ectal con su ancho máximo lateromedial en relación a la sustentacular; ambas facetas son subcirculares. En *H. paulacoutoi* las facetas son más asimétricas que en *P. humboldtii* y menos que en *H. floridana*; la ectal de la primera especie citada tiene su mayor ancho en posición lateromedial y ambas facetas son subovales.

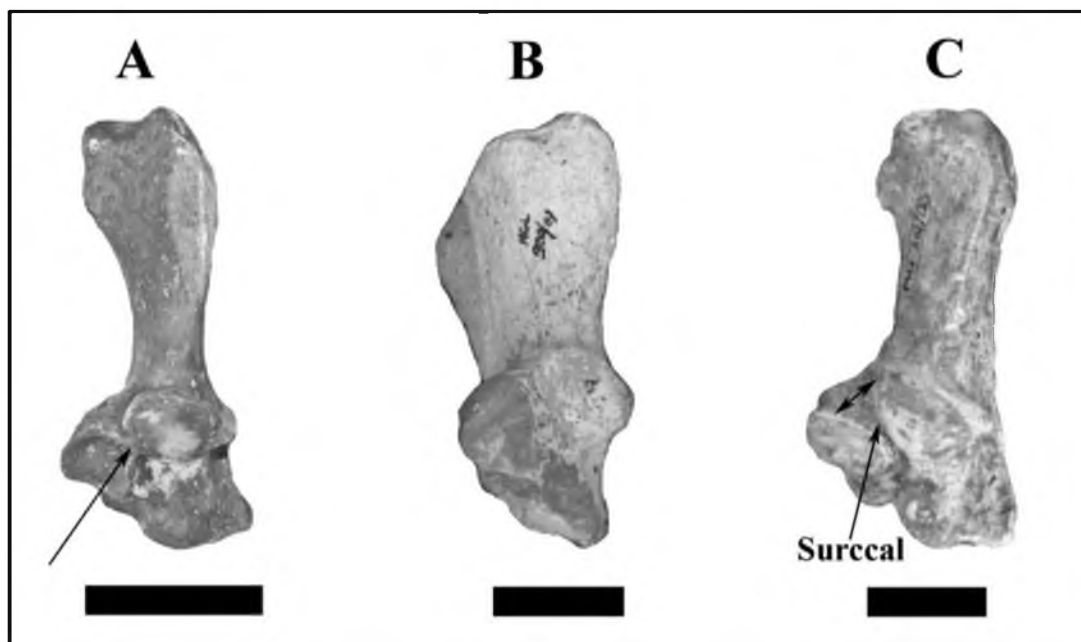


Figura 41. Calcáneos izquierdos en vista anterior: **(A)** *H. floridana* (UF 19075). **(B)** *P. humboldtii* (MCL-900/07). **(C)** *H. paulacoutoi* (holotipo, MCL-501/12). Abreviatura: **Surccal**, surco calcaneal. Escala: 30 mm.

5. FILOGENIA

5.1. Estudios sistemáticos y filogenéticos previos en los cuales se incluyen a los Pamphateriidae

Cómo se mencionara en el capítulo 1, fueron varias las propuestas clasificatorias entre los Cingulata que incluyeron a los Pamphateriidae (AMEGHINO, 1889; CASTELLANOS, 1937; BORDAS, 1939; HOFFSTETTER, 1956, 1958; PATTERSON & PASCUAL, 1968, 1972; PAULA COUTO, 1979, SCILLATO-YANÉ, 1980, 1982; MCKENNA & BELL, 1997). AMEGHINO (1889) posiciona los pampatéridos dentro del grupo mayor, los Dasypoda (*vide* Cap. 1) y los ubica junto con *Peltephilus* en la familia “Chlamydotheridae” (*sic*) (AMEGHINO, 1889; SCILLATO-YANÉ, 1980). Según Ameghino, los pampatéridos serían un grupo con características intermedias entre los Dasypoda y Glyptodontia (*vide* Cap. 1, Fig. 3).

Posteriormente, varios autores, posicionaron los pampatéridos dentro de los Dasypodidae Pamphateriinae (CASTELLANOS, 1927, 1937; SIMPSON, 1945; JAMES 1957; HOFFSTETTER, 1958; ROBERTSON, 1976; PAULA COUTO, 1954, 1979; SCILLATO-YANÉ, 1980, 1982), en tanto que otros siguieron las ideas de Ameghino, considerándolos estrechamente relacionados a los Glyptodontidae (*e.g.*, BORDAS, 1933; PATTERSON, 1968, 1972; PAULA COUTO, 1980; SCILLATO-YANÉ *et al.*, 1995; MCKENNA & BELL, 1997).

ENGELMANN (1985) realiza el primer análisis filogenético para los Cingulata. El autor establece una dicotomía primaria para este grupo. De acuerdo a sus resultados, los pampatéridos se ubican junto con los eutatinos y gliptodóntidos (grupo Glyptodonta) y todos los restantes armadillos en otro grupo que denomina Dasypoda (Fig. 42).

ENGELMANN (1985) reconoce Dasypoda, que está dividido por dos clados principales: Dasypodidae y Euphracta. El clado Dasypodidae está sostenido por las siguientes sinapomorfías: hueso lagrimal expandido anteriormente y de forma triangular, dientes inferiores en número de nueve o menos, proceso ventral del yugal reducido, ausencia de dientes premaxilares, hocico más angosto en su parte anterior, foramen óptico cerrado por la fisura esfenorbital, dientes de corona baja, caparazón alto “globular”, comportamiento de enrollamiento como postura defensiva. El autor manifiesta que los Euphracta constituyen

un grupo morfológicamente uniforme, pero que muchas de sus similitudes probablemente deben ser consideradas primitivas dentro de los Cingulata. Reconoce una única característica común para todo el grupo: presencia de una bula muy robusta.

El otro gran clado que reconoce es Glyptodonta, el cual se caracteriza por la presencia de una isla de dentina compacta más resistente que la dentina que la rodea, mientras que los Dasypoda son agrupados por molariformes de sección oval simple (ENGELMANN, 1985).

ENGELMANN (1985), cuando interpreta las relaciones sostenidas por su cladograma, manifiesta que dentro de los Glyptodonta, los pampatéricos (representados por *Pampatherium*) son el grupo hermano de los Glyptodontoidea [Glyptodontidae + eutatinos (*Proeutatus* y *Eutatus*)], debido las siguientes sinapomorfias, a saber: reducción de la fórmula dentaria (9/9), molariformes alargados, fusión de tres vértebras cervicales y cavidad glenoidea orientada transversalmente. Dentro de esta propuesta, los Eutatini están más cercanamente relacionados a los gliptodontes que a los pampatéricos (*vide* ENGELMAN, 1985).

Dentro de los Glyptodontoidea, los Eutatini (representados por *Proeutatus* y *Eutatus*) constituyen un grupo monofilético, estos están agrupados por tres sinapomorfias: contorno craneal cuadrangular en vista dorsal, hocico elongado y tubular y premaxilar elongado.

ENGELMANN (1985) señala que los gliptodóntidos son únicos por presentar: coraza continua y globular, dentición trilobulada en los dientes más posteriores, surco óseo delimitando el curso del nervio óptico en la pared lateral del cráneo y un rostro muy corto. VIZCAÍNO & BARGO (1998) manifiestan que la inclusión de los Eutatini dentro de los Glyptodonta (junto con los Pampatheriidae y Glyptodontidae) es posible, pero que se deben establecer sinapomorfias menos ambiguas al respecto. Ellos señalan, por ejemplo, que uno de los caracteres que utiliza Engelmann (la rama ascendente mandibular inclinada anteriormente) para vincular los eutatinos con los gliptodóntidos, está presente solo en *Proeutatus*, en tanto que en *Eutatus* la rama ascendente, se inclina hacia atrás.

Del mismo modo, otros dos caracteres utilizados para relacionar más estrechamente a los eutatinos con los gliptodontes están presentes también en los pampatéricos (*e.g.*

elevación del eje craneal en relación al paladar y elevación del cóndilo mandibular con respecto a la hilera dentaria).

El autor de esta Tesis considera que los materiales de pampatéridos utilizados por Engelmann podrían corresponder a *Holmesina* y no a *Pampatherium*, pues los molariformes de *Pampatherium* son trilobulados y con las tres capas de dentina bien definidas, mientras que los molariformes de *Holmesina* son bilobulados y las capas de dentina están apenas indicadas o prácticamente ausente (VIZCAÍNO *et al.*, 1998; VIZCAÍNO, 2009; GÓIS *et al.*, 2012b). En síntesis, los molariformes de los pampatéridos se asemejan mucho más a aquellos de los gliptodóntidos que a los de eutatinos.

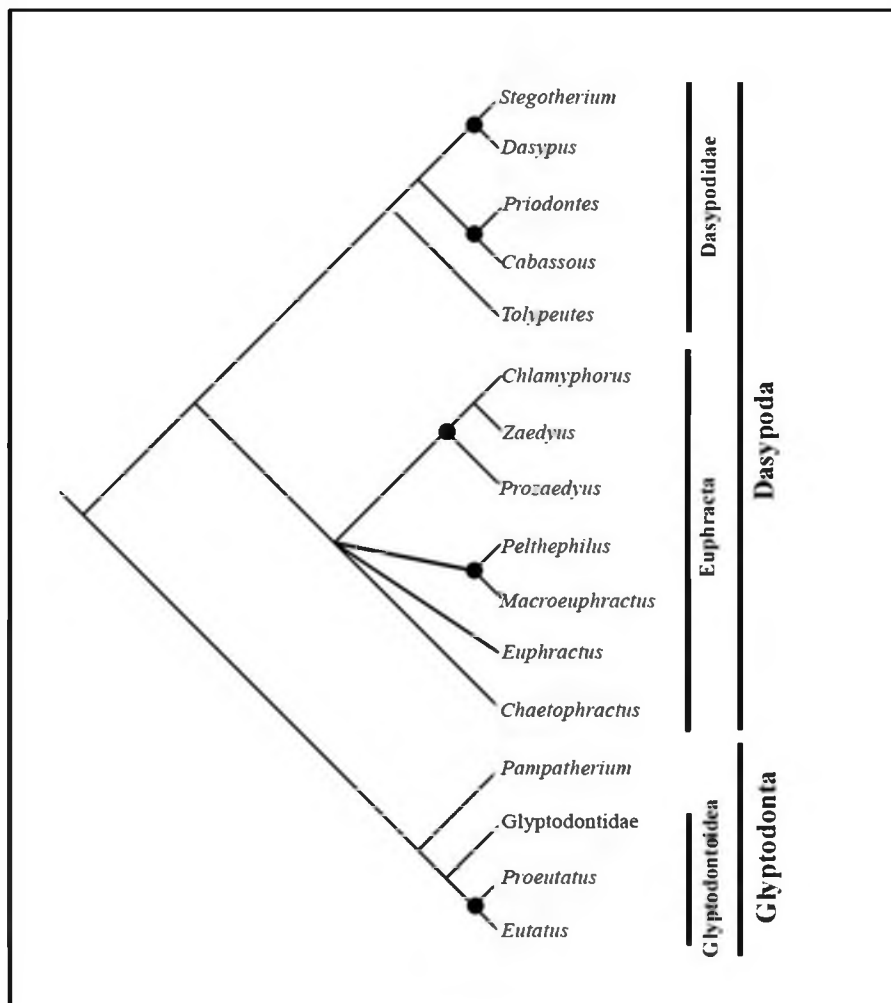


Figura 42. Cladograma propuesto por ENGELMAN (1985). Los círculos negros representan las siguientes tribus: Dasypodini, Priodontini, Chlamyphorini, Peltephilini y Eutatini. Modificado de ENGELMANN (1985).

GAUDIN & WIBLE (2006) realizan un amplio análisis filogenético con 21 taxones, de los cuales dos corresponden a Pilosa (*outgroup*) y 19 son cingulados (*ingroup*) con un total de 163 caracteres cráneo-mandibulares y de los molariformes. Los autores analizaron todos los armadillos vivos, algunos extintos, peltefilidos, pampatéricos y gliptodóntidos, pero todos a nivel genérico. El cladograma que refleja el resultado de este análisis presenta un total de ocho nodos. Los Pampatheriidae están representados por *Vassallia* y junto con *Propalaeohoplophorus* (Propalaeohoplophorinae) forman el clado Glyptodonta ubicándose en el nodo 8 (Fig. 43).

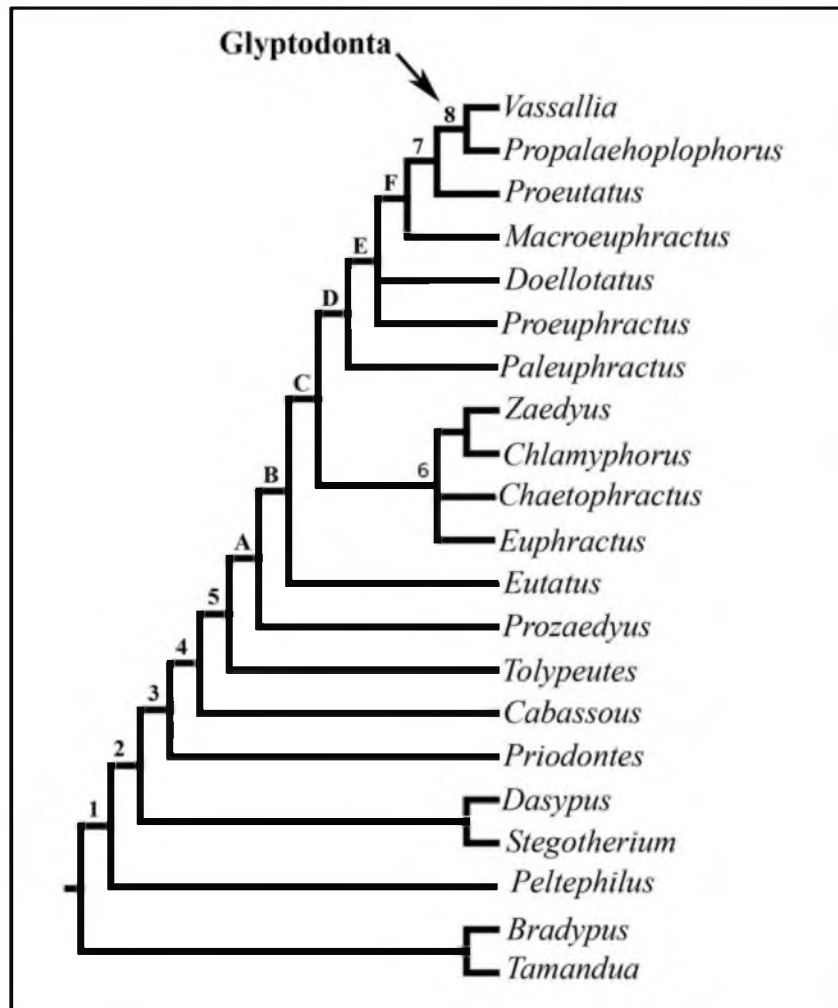


Figura 43. Cladograma propuesto por GAUDIN & WIBLE (2006). La flecha indica el nodo 8, según los autores conforman el grupo Glyptodonta (*Vassallia*+*Propalaeohoplophorus*). Modificado de GAUDIN & WIBLE (2006).

Los autores comentan que este nodo cuenta con 16 sinapomorfias no ambiguas, *e.g.* relación entre la máxima altura de la rama horizontal de la mandíbula y la longitud anteroposterior de la misma (>al 20%), raíz posterior del zigoma direccionado lateralmente, fosa glenoidea transversalmente amplia, petroso y basicráneo separados, entre otras.

ABRANTES & BERGQVIST (2006) realizan un estudio filogenético, en el cual incluyen 30 especies, de las cuales dos corresponden a Glyptodontidae: *Glyptodon clavipes* y *Panochthus tuberculatus* como grupo externo y 28 especies como grupo interno, de las cuales 26 son Dasypodidae y dos son Pamphateriidae (*Pamphaterium paulacoutoi* y *P. humboldtii*) (Fig. 44).

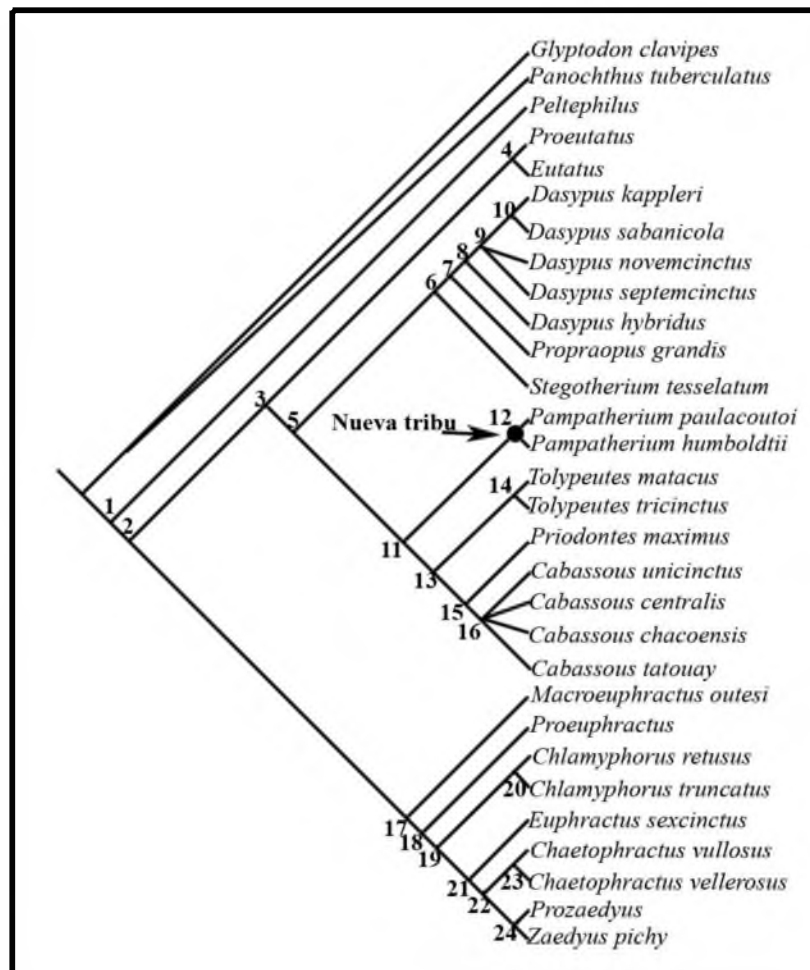


Figura 44. Cladograma propuesto por ABRANTES & BERGQVIST (2006). La flecha indica la posición (clado 12) de los pamfateridos en Tolypeutinae, Dasypodidae. Modificado de ABRANTES & BERGQVIST (2006).

Las autoras evalúan 113 caracteres, correspondientes a caracteres de los osteodermos, cráneo-mandibulares y postcraneos. Como resultado, ABRANTES & BERGQVIST (2006) reconocen 24 clados. *Pampatherium paulacoutoi* y *P. humboldtii* se ubican en el clado 12, dentro de Tolypeutinae (*Tolypeutes*, *Priodontes* y *Cabassous*) y según las autoras constituye una nueva tribu de la subfamilia.

5.2. Análisis Filogenético

Para este análisis se evaluaron 30 taxones de Cingulata como *ingroup* y a *Bradypus* Linné, 1758, como *outgroup*, por ser el taxón hermano más cercano de los Cingulata (ENGELMANN, 1985; DELSUC *et al.*, 2001; MADSEN *et al.*, 2001; GAUDIN & WIBLE, 2006). La elección del grupo externo está fundamenta principalmente bajo los conceptos de BROOKS & WILEY (1988) que proponen el uso del *outgroup* como un estimador del posible origen de los grupos o una forma de establecer la ancestralidad.

El grupo interno está conformado por tres familias, 19 géneros y 30 especies, a saber: a) un Peltephilidae: *Peltephilus* Ameghino, 1887, se trató a nivel genérico, pues no se conocen restos muy completos y asociados; b) siete especies de Dasypodidae, de las cuales dos Dasypodinae: *Dasypus novemcinctus* Linné, 1758 y *Stegotherium tauberi* González & Scillato-Yané, 2008; un Tolypeutinae: *Tolypeutes matacus* Desmarest, 1804; y cuatro Euphractinae, de los cuales dos son Euphractini: *Euphractus sexcinctus* (Linné, 1758) y *Chaetophractus villosus* (Desmarest, 1804) y dos Eutatini: *Eutatus seguini* Gervais, 1867 y *Proeutatus oenophorum* (Ameghino, 1887); d) cuatro especies de Glyptodontidae, de los cuales dos corresponden a Propalaehoplophorinae: *Propalaehoplophorus australis* Ameghino, 1887, y *Eucinepeltus petesatus* Ameghino, 1891; e) un Glyptodontinae: *Glyptodon reticulatus* Owen, 1845; un Panochthinae (Panochthini) *Panochthus tuberculatus* (Owen, 1845) y f) 17 especies de Pampatheriidae, a saber: *Scirrotherium hondaense* Edmund & Theodor, 1997, *S. carinatum* Góis, Scillato-Yané, Carlini & Guilherme (en prensa), *K. paranensis* (Ameghino, 1883), *Vassallia minuta* (Moreno & Mercerat, 1891), *Plaina intermedia* (Ameghino, 1888), *Pl. subintermedia* (Rovereto, 1914), *Pl. brocherense* Castellanos, 1956, *Pampatherium humboldtii* (Lund, 1839), *P. typum*

Gervais & Ameghino, 1880, *Holmesina major* (Lund, 1842), *H. septentrionalis* (Leidy, 1889), *H. occidentalis* (Hoffstetter, 1952), *H. floridana* (Robertson, 1976), *H. paulacoutoi* (Cartelle & Bohórquez, 1985), *H. rondoniensis* Góis, Scillato-Yané, Carlini & Ubilla 2012, Gen. nov., sp. nov. A Góis, González Ruiz, Ciancio & Scillato-Yané (en preparación) y Gen. nov., sp. nov. B Góis, Scillato-Yané, Ciancio, González Ruiz & Soibelzon (en preparación).

Para fines complementarios, o por la imposibilidad de acceder a ciertos materiales, se usaron descripciones y láminas de los siguientes trabajos: GERVAIS (1873), SCOTT (1903-1904), SIMPSON (1930), JAMES (1957), BORDAS (1933, 1939), ROBERTSON (1976), FERIGOLO (1981), PATTERSON *et al.*, (1989), NAPLES (1982) y GAUDIN & WIBLE (2006).

La matriz está constituida por 77 caracteres, de los cuales 22 son binarios y 50 son multiestado. Todos los caracteres fueron trabajados con el mismo peso y tratados como desodernados. Dentro de la matriz, los caracteres no comparables se mencionan con la letra n, los caracteres faltantes con ?

5.3. Descripción, codificación de los caracteres empleados en el análisis filogenético:

Carácter 1: Bandas nucales (KRMPOTIC, 2009; carácter **2**).

Codificación:

- A) De uno a tres bandas nucales: 0.
- B) Cuatro o más bandas nucales: 1.
- C) Sin bandas nucales: 2.

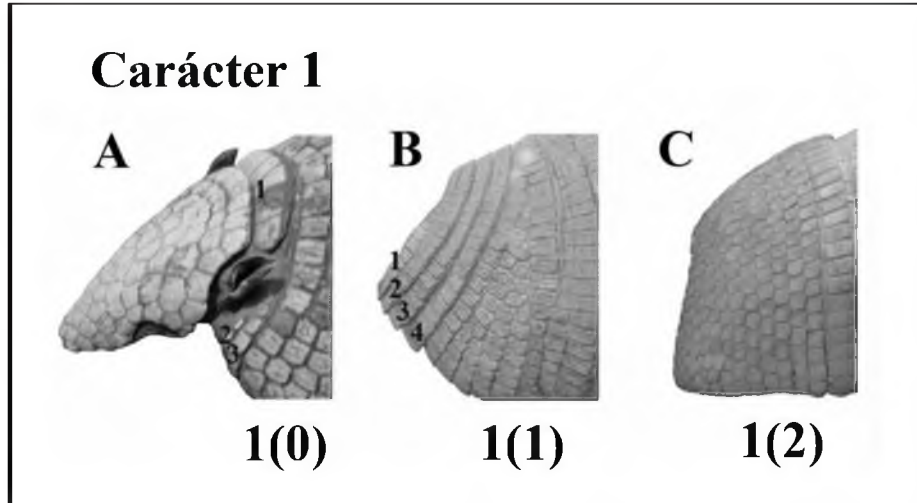


Figura 45. Porción anterior de la coraza: **(A)** *E. sexcinctus*. **(B)** *Eu. seguini*. **(C)** *P. humboldtii*.

Carácter 2: Diferenciación de las regiones de la coraza (CIANCIO, 2010; carácter 2).

Codificación:

- A)** Coraza dorsal conformada por un pseudoescudo escapular rudimentario (hileras marginales transversales), bandas móviles y un escudo pélvico: 0.
- B)** Coraza dorsal conformada por un escudo escapular típico, bandas móviles y un escudo pélvico: 1.
- C)** Coraza dorsal continua: 2.

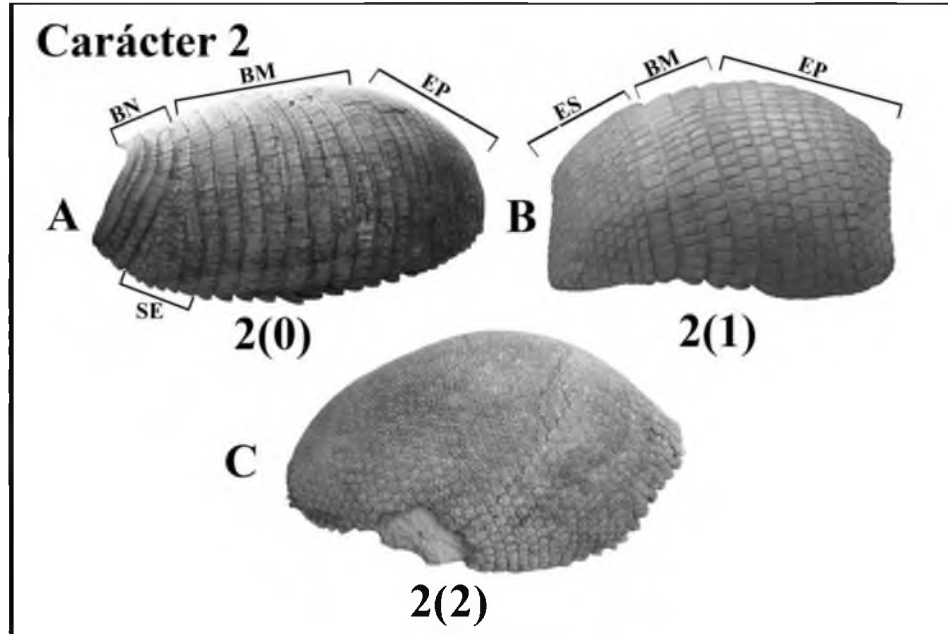


Figura 46. Corazas: (A) *Eu. seguini*. (B) *P. humboldtii*. (C) *G. reticulatus*. (BN) Bandas nucales. (SE) Seudoescudo escapular (BM) Bandas móviles. (EP) Escudo pélvico.

Carácter 3: Número de bandas móviles en coraza dorsal.

Se denomina bandas móviles a los osteodermos imbricados que se localizan generalmente entre los escudos escapular y pélvico. Vale aclarar que este carácter no abarca los osteodermos transversales anteriores y posteriores de los Glyptodontidae que se encuentran solo en los márgenes de la coraza para facilitar su desplazamiento.

Codificación:

- A) Con tres bandas móviles: 0.
- B) Seis o siete bandas móviles: 1.
- C) Ocho o nueve bandas móviles: 2.
- D) Nueve o más bandas móviles: 3.

Carácter 4: Región posterior de la coraza: escudo pélvico.

Codificación:

- a) Escudo pélvico muy grande, proporcionalmente el doble del tamaño del escudo escapular: 0.
- b) Escudos pélvico y escapulares de tamaños similares: 1.

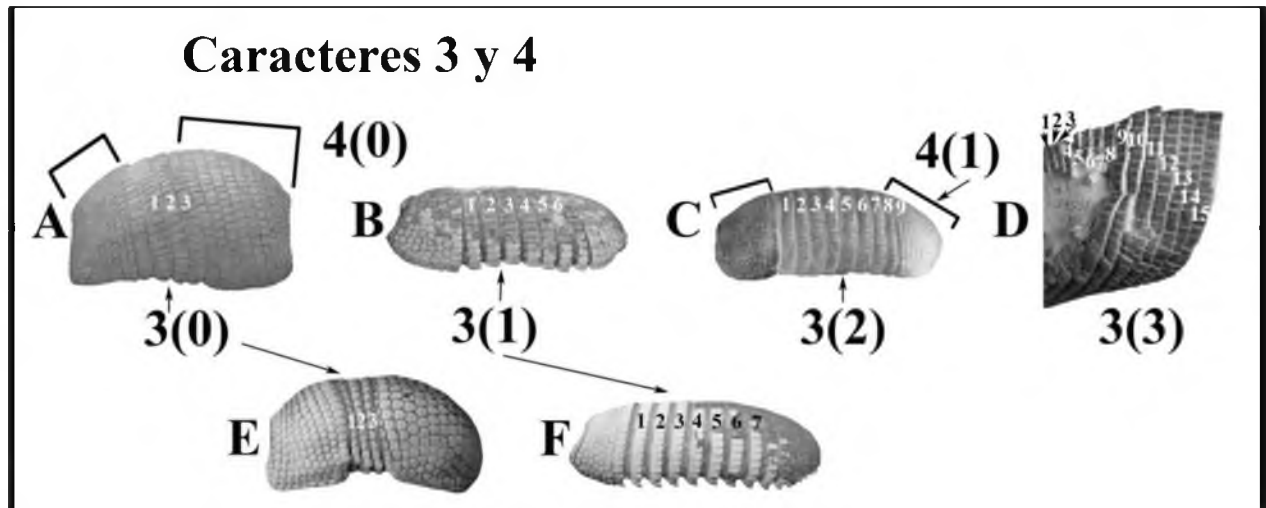


Figura 47. Corazas: (A) *P. humboldtii*. (B) *E. sexcinctus*. (C) *D. novemcinctus*. (D) *St. tauberi*. (E) *T. matacus*. (F) *C. villosus*.

Carácter 5: Márgenes de la coraza dorsal (Tomado de KRMPOTIC, 2009; carácter 4).

Codificación:

- A) Lisos: 0.
- B) Con reborde de osteodermos claramente ornamentados pero no aserrados: 1.
- C) Aserrados: 2.

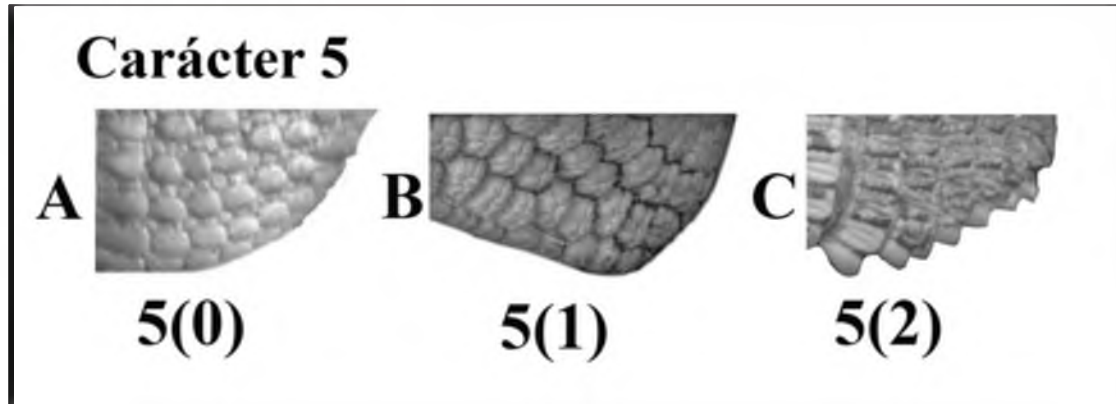


Figura 48. Margen posterior de la coraza: (A) *D. novemcinctus*. (B) *T. matacus*. (C) *C. villosus*.

Carácter 6: Morfología de la coraza.

Codificación:

- a) Baja, alargada, de aspecto subcilíndrico de perfil superior casi recto: 0.
- b) Perfil superior muy convexo denotando una morfología semiesférica: 1.
- c) Más baja, alargada y de perfil superior poco convexo: 2.

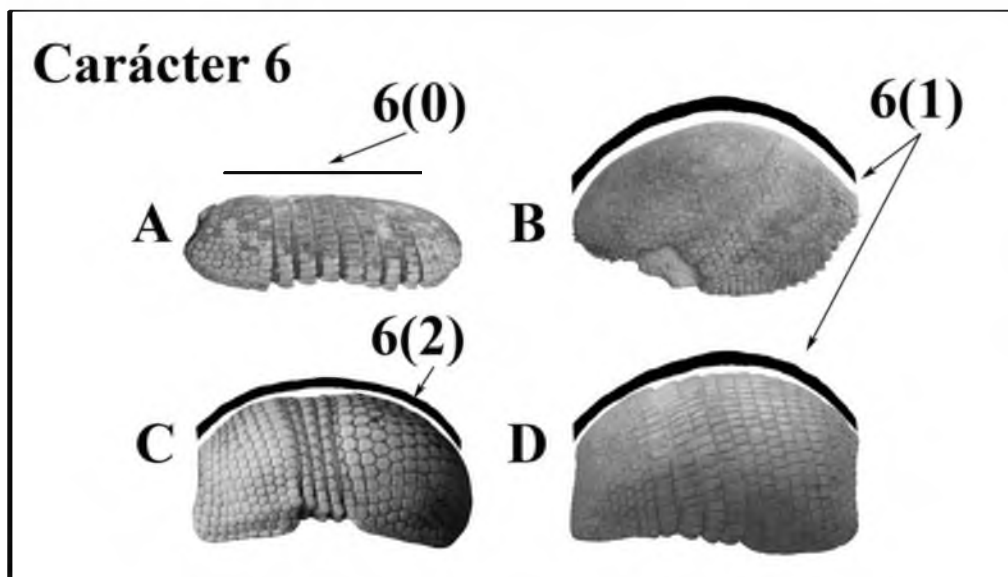


Figura 49. Corazas: (A) *E. sexcinctus*. (B) *G. reticulatus*. (C) *T. matacus* (D) *P. humboldtii*.

Carácter 7: Morfología del sistema pilífero del borde posterior de los osteodermos fijos (CIANCIO, 2010; carácter 10).

Codificación:

- A) Forámenes pequeños y escasos (hasta 5): 0.
- B) Forámenes pequeños y numerosos: 1.
- C) Formando un surco transversal dividido por tabiques rectos en dirección anteroposterior: 2.

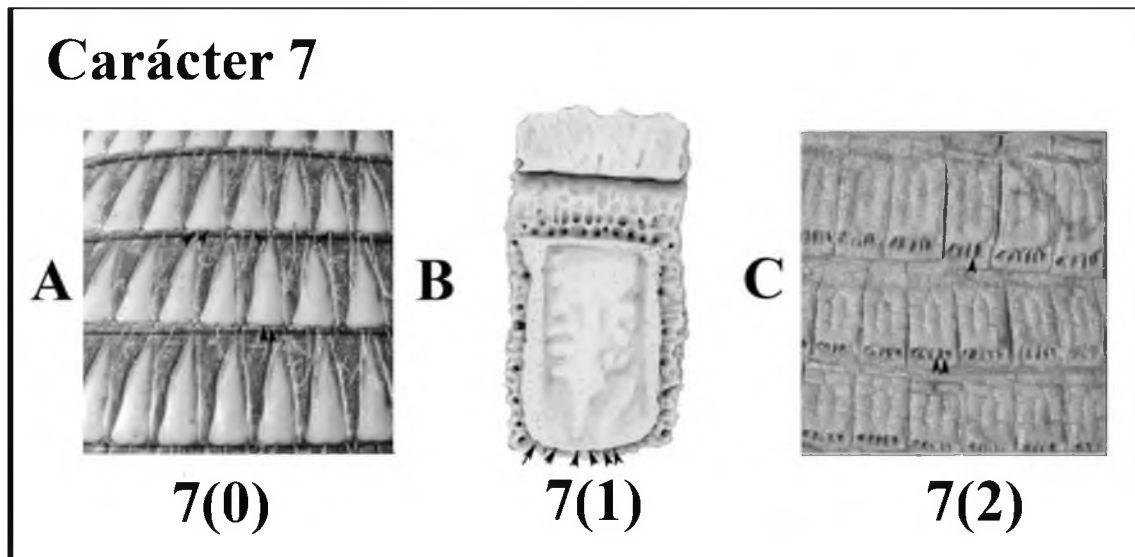


Figura 50. Osteodermos: (A) *D. novemcinctus*. (B) Gen. nov., sp., nov. (C) *Eu. seguini*.

Carácter 8: Presencia de figura central y figuras periféricas.

Codificación:

- A) Presente: 0.
- B) Ausente: 1.

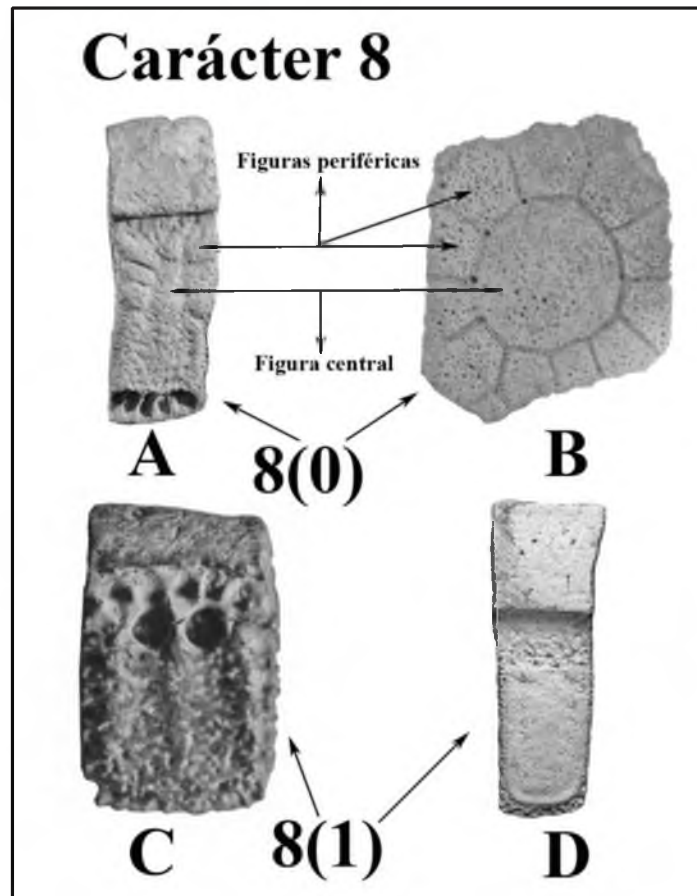


Figura 51. Osteoderms: **(A)** *Eu. seguini*. **(B)** *Pro. australis*. **(C)** *Peltephilus*. **(D)** *P. mexicanum*.

Carácter 9: Textura de la superficie esculpida de los osteoderms.

Codificación:

- A)** Prácticamente lisa, sin o con muy pocas puntuaciones: 0.
- B)** Medianamente rugosa: 1.
- C)** Muy rugosa: 2.

Carácter 10: Presencia de forámenes anteriores grandes en la superficie esculpida.

- A)** Presente: 0.
- B)** Ausente: 1.

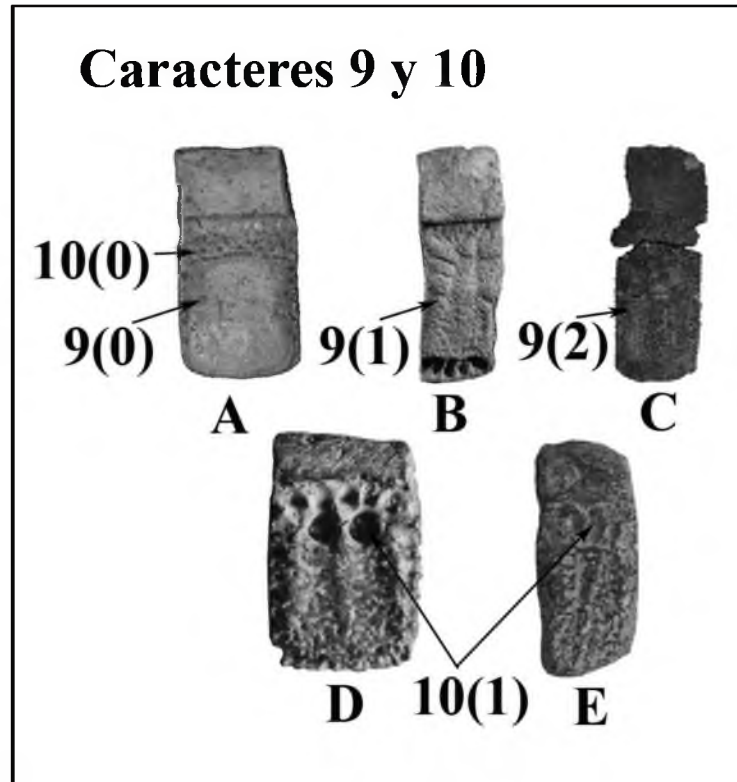


Figura 52. Osteodermos móviles: **(A)** *Pl. intermedia*. **(B)** *Eu. seguini*. **(C)** *H. paulacoutoi*. **(D)** *Peltephilus*. **(E)** *St. tauberi*.

Carácter 11: Tamaño de la porción intermedia con respecto a la superficie articular anterior (*vide* Cap. 2, nomenclatura de los osteodermos; Góis *et al.* 2012b).

Codificación:

- A)** Muy pequeña, menos de la mitad de la longitud total de la superficie articular anterior: 0.
- B)** Grande, la porción intermedia ocupa la mitad de la longitud total de la superficie articular anterior: 1.
- C)** Muy grande, más de la mitad de la longitud total de la superficie articular anterior: 2.

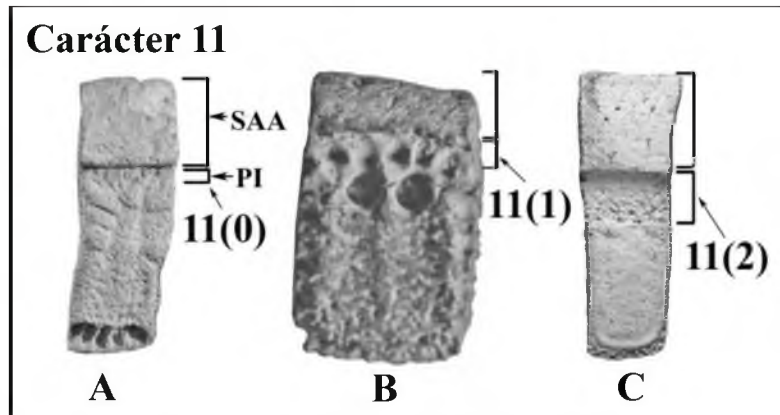


Figura 53. Osteoderms móviles: (A) *Eu. seguini*. (B) *Peltephilus*. (C) *P. mexicanum*. (SAA) Superficie articular anterior. (PI) Porción intermedia.

Carácter 12: Profundidad de la porción intermedia en los móviles o semimóviles del escudo pélvico (*vide* Cap. 2, nomenclatura de los osteoderms; GÓIS *et al.* 2012b).

Codificación:

- A) Superficial: 0.
- B) Poco profunda: 1.
- C) Muy profunda: 2.

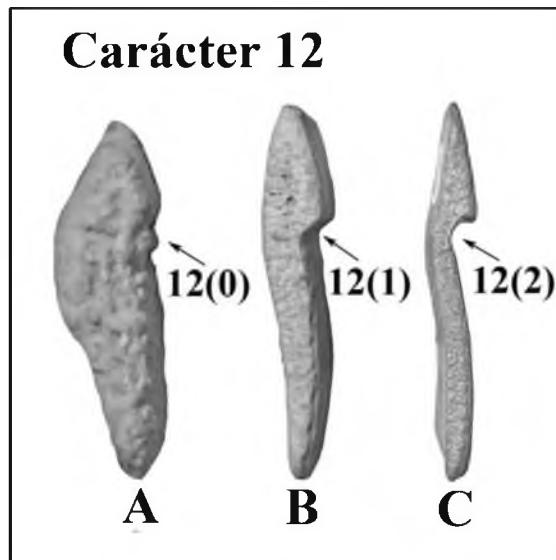


Figura 54. Osteoderms móviles en vista lateral: (A) *Peltephilus*. (B) *Pl. intermedia*. (C) *H. occidentalis*.

Carácter 13: Ancho de los márgenes laterales de los osteodermos fijos.

Codificación:

- A) Muy angostos, hasta 2 mm de ancho: 0.
- B) Angostos, mayor a 2 mm y menor a 3 mm: 1.
- C) Anchos, mayor o igual a 3 mm y menor a 4 mm: 2.
- D) Muy anchos, mayor o igual a 4 mm: 3.

Carácter 14: Elevación marginal.

Codificación:

- A) Aplanada o difusa: 0.
- B) Estrecha y elevada: 1.
- C) Ancha y elevada: 2.

Carácter 15: Depresiones longitudinales de los osteodermos.

Codificación:

- A) Superficiales: 0.
- B) Poco profundas: 1.
- C) Muy profundas: 2.

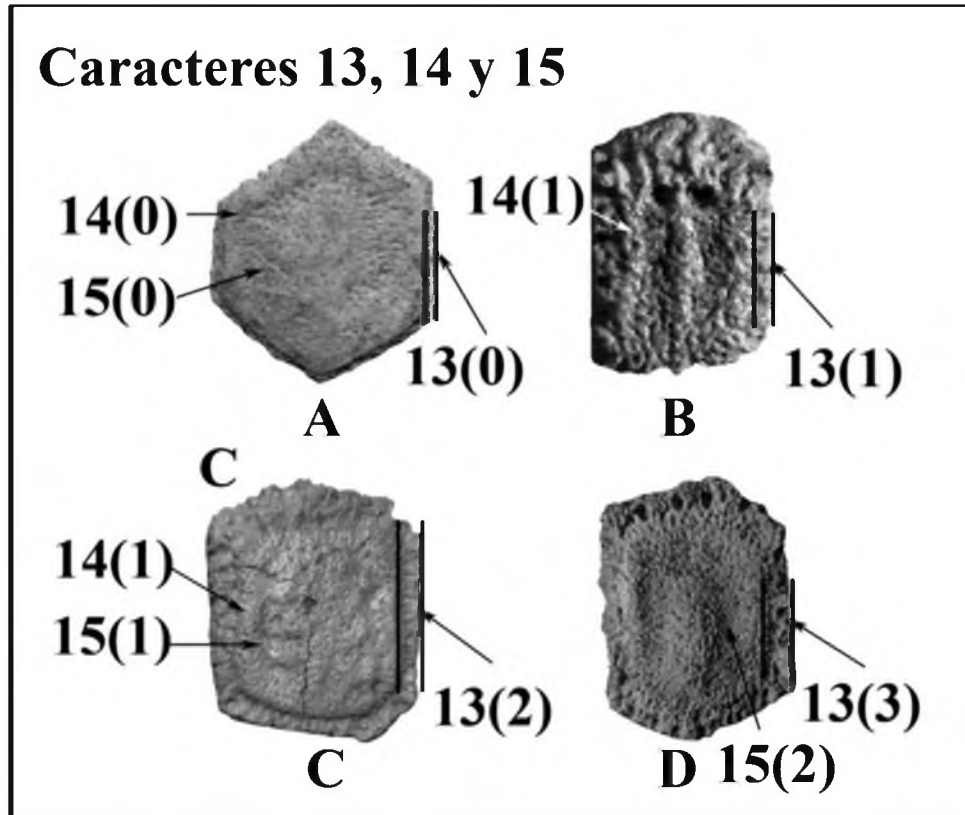


Figura 55. Osteodermos fijos: (A) *Pl. intermedia*. (B) *Peltephilus*. (C) Gen. nov., sp., nov. B. (D) *H. paulacoutoi*.

Carácter 16: Elevación central longitudinal de los osteodermos.

Codificación:

- A) Aplanada: 0.
- B) Carenada: 1.
- C) Carenada y ramificada: 2.
- D) Convexa y redondeada: 3.

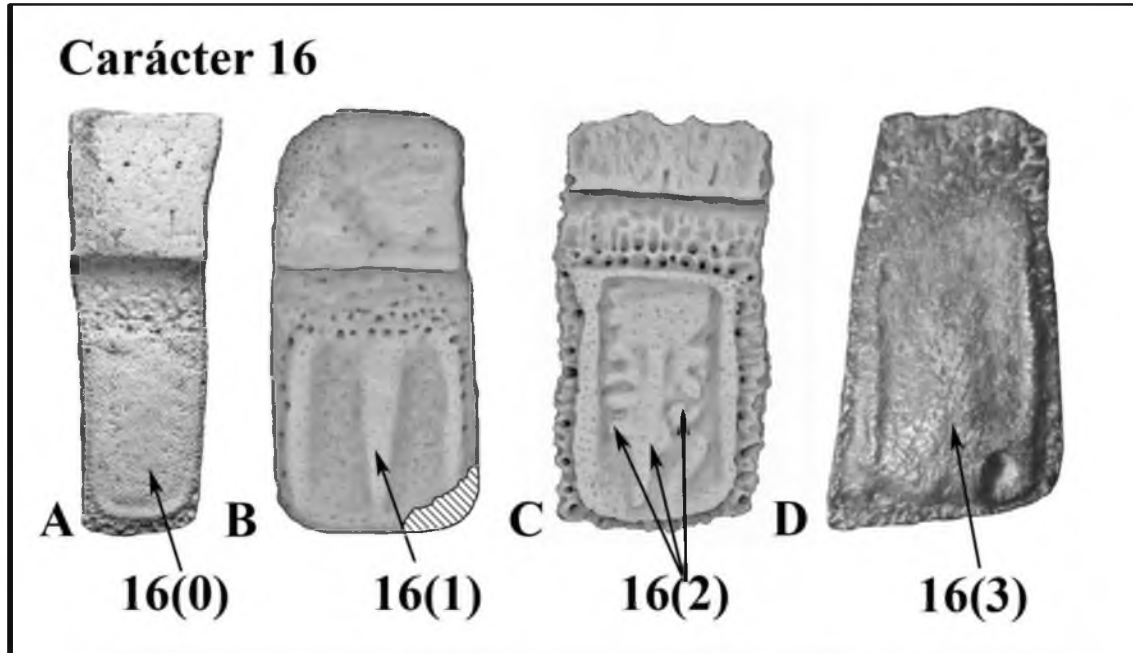


Figura 56. Osteodermos móviles: (A) *P. mexicanum*. (B) *S. carinatum*. (C) Gen. nov., sp., nov. B. (D) *H. paulacoutoi*.

Carácter 17: Borde posterior de los osteodermos de la escotadura caudal.

Codificación:

A) Con el borde posterior bicelado: 0.

B) Sin el borde posterior bicelado: 1.

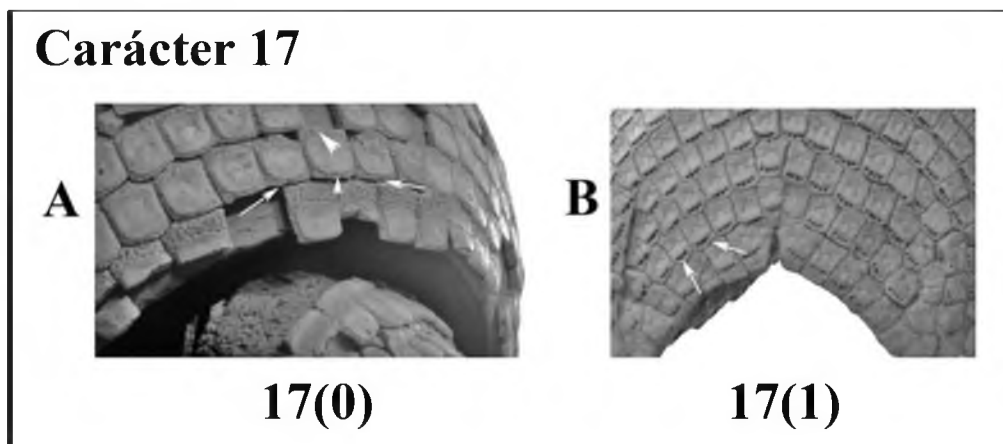


Figura 57. Región posterior de la coraza (escotadura caudal): (A) *P. humboldtii*. (B) *Eutatus seguini*.

Carácter 18: Número de hileras en los anillos caudales del estuche caudal.

Codificación:

- A) Doble hilera en cada anillo: 0.
- B) Una sola hilera en cada anillo: 1.

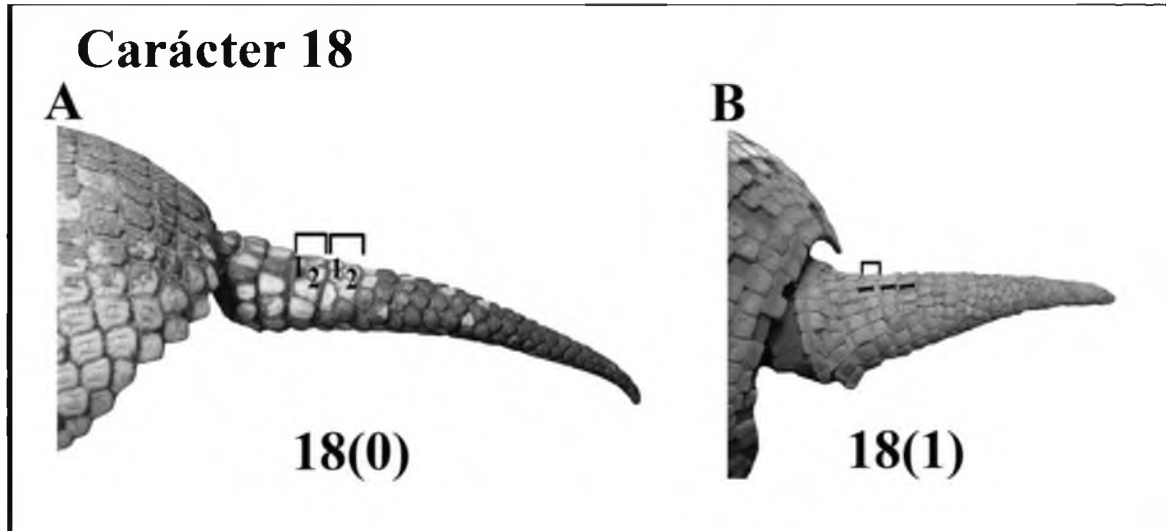


Figura 58. Estuche caudal: (A) *E. sexcinctus*. (B) *P. humboldtii*.

Carácter 19: Número de molariformes superiores (GAUDIN & WIBLE, 2006; carácter 1, *vide* carácter 21).

Codificación:

- A) Cinco molariformes: 0.
- B) Siete molariformes: 1.
- C) Ocho molariformes: 2.
- D) Nueve molariformes: 3.

Carácter 20: Número de molariformes inferiores (GAUDIN & WIBLE, 2006; carácter 2)

Codificación:

- A) cuatro: 0.
- B) Siete: 1.
- C) Ocho: 2.

D) Nueve o diez: 3

E) Solamente nueve: 4.

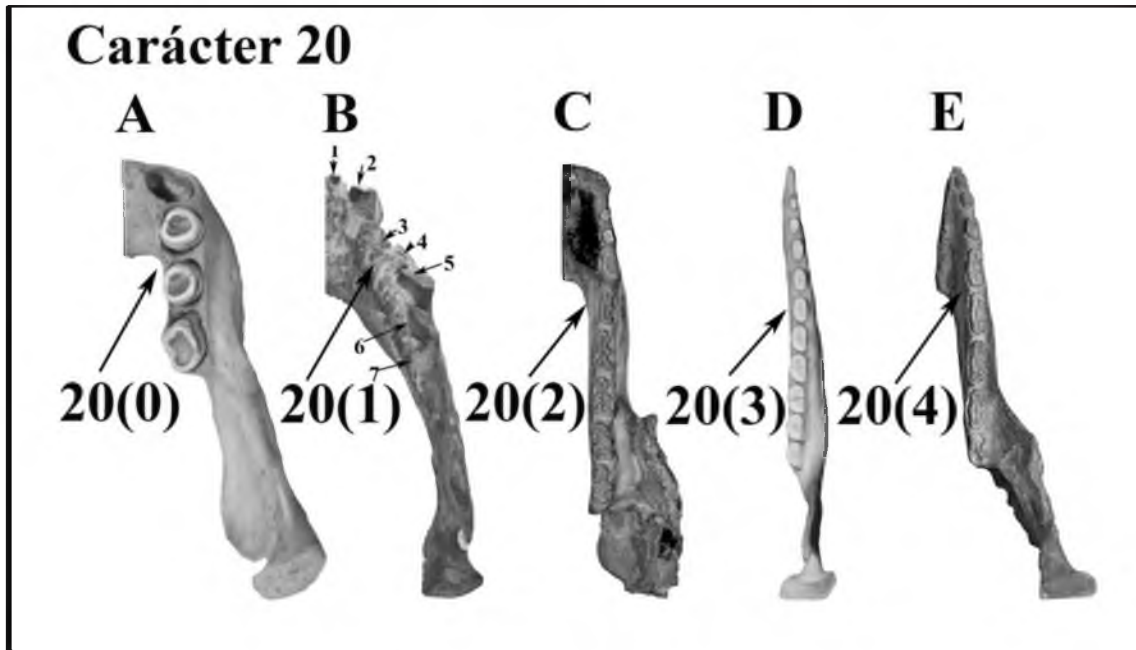


Figura 59. Ramas mandibulares derechas en vista dorsal: (A) *Bradypus*. (B) *Peltephilus*. (C) *Pro. australis*. (D) *C. villosus*. (E) *P. typum*.

Carácter 21: Molariformes en el premaxilar (GAUDIN & WIBLE, 2006; carácter 3).

Codificación:

A) Presentes: 0.

B) Ausentes: 1.

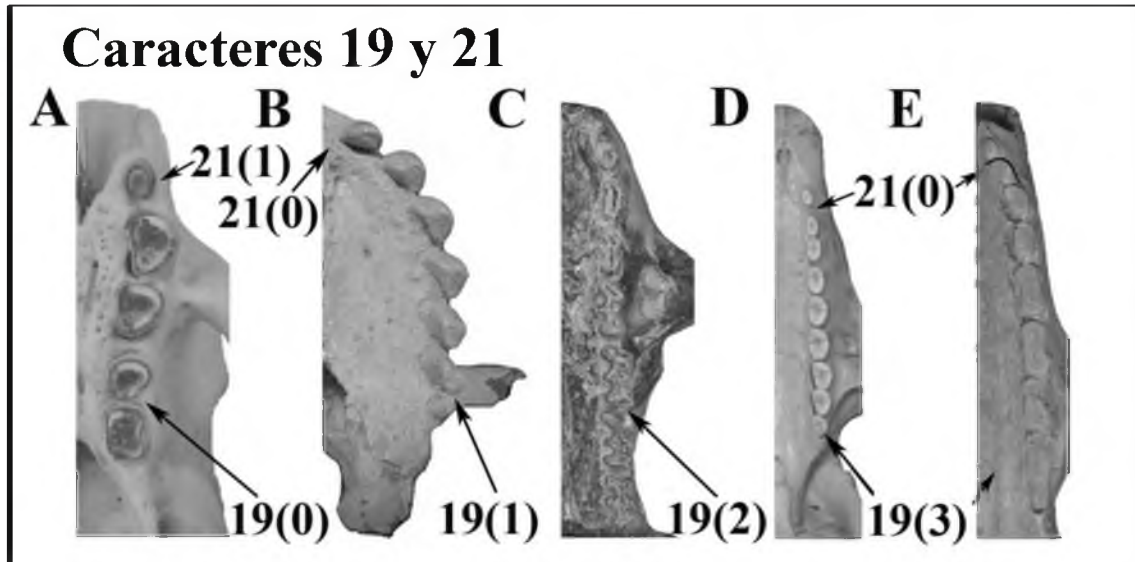


Figura 60. Porción derecha de cráneos: (A) *Bradypus* (B) *Peltephilus*. (C) *Propalaeophlophorus australis*. (D) *Chaetophractus villosus*. (E) *Holmesina occidentalis*.

Carácter 22: Desgaste dentario (Tomado de GAUDIN & WIBLE, 2006; carácter 4).

Codificación:

A) Superficie oclusal biselada anteroposteriormente en todos los molariformes excepto el primero y/o el último: 0.

B) Porción anterior de la hilera dentaria exhibiendo un desgaste biselado y dientes posteriores con desgaste plano: 1.

C) Superficie oclusal con desgaste plano en todos los molariformes: 2.

D) Superficie oclusal de los molariformes con superficie de desgaste posteriormente en los superiores y anteriormente en los inferiores: 3.

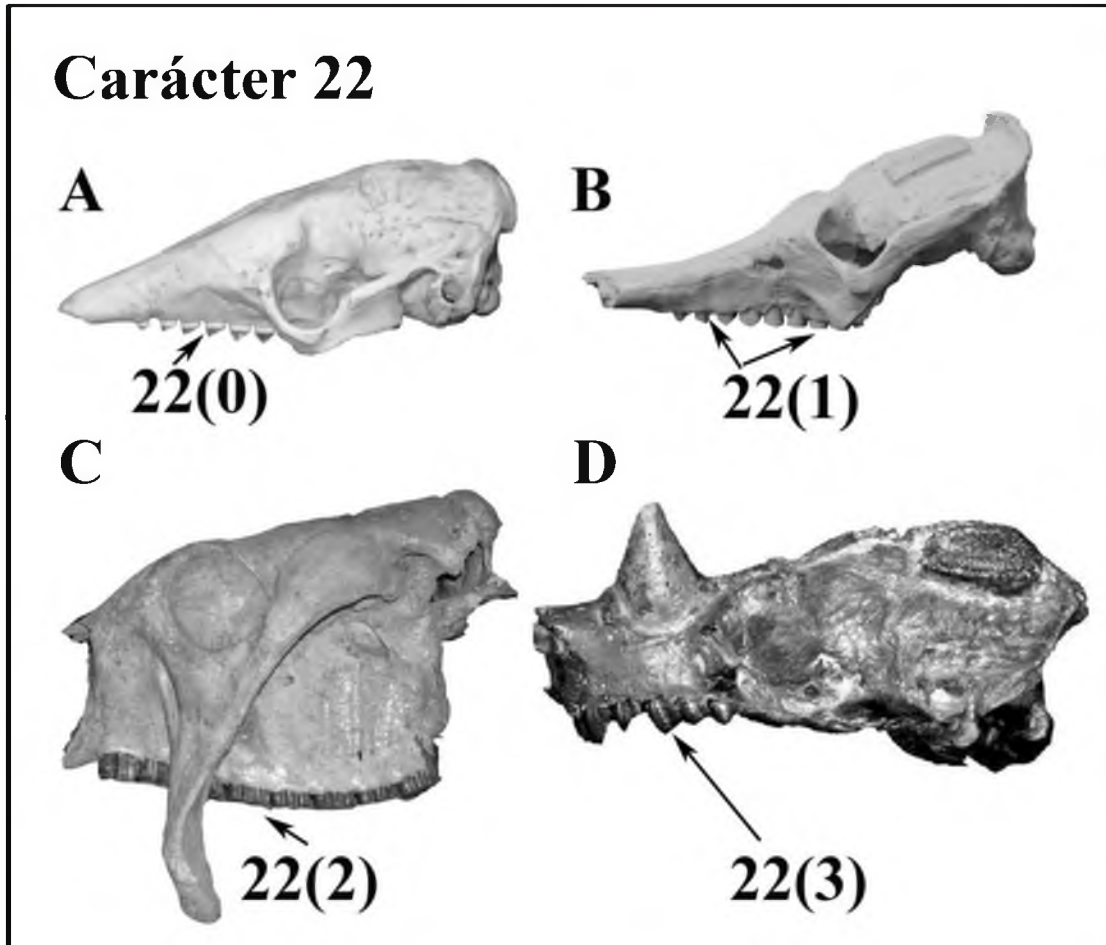


Figura 61. Cráneos en vista lateral izquierda: **(A)** *C. villosus*. **(B)** *Pr. oenophorum*. **(C)** *G. reticulatus*. **(D)** *Peltephilus*.

Carácter 23: Histología de la región central del diente (*vide* FERIGOLO, 1985; GAUDIN & WIBLE, 2006; carácter 5).

Codificación:

- A)** Compuesto de ortodentina modificada: 0.
- B)** Molariformes con una elevación central de osteodentina 1.
- C)** Molariformes con una elevación central y una capa externa de osteodentina: 2.

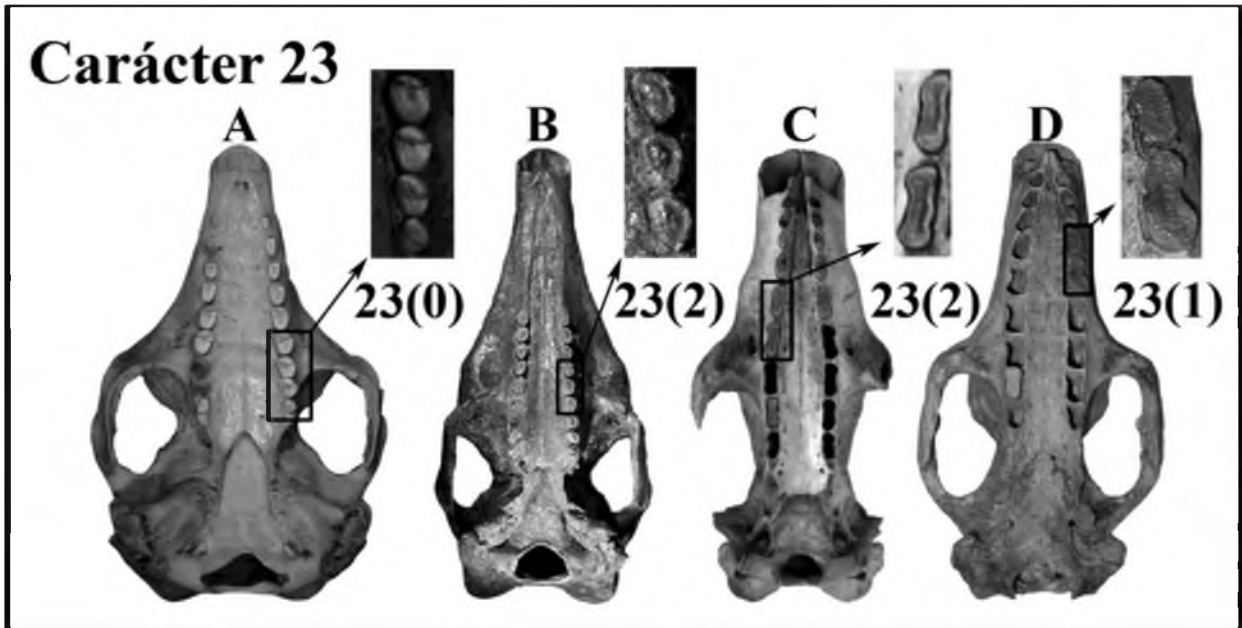


Figura 62. Cráneos en vista ventral: (A) *C. villosus*. (B) *Eu. seguini*. (C) *P. humboldtii*. (D) *H. floridana*.

Carácter 24: Orientación del diámetro del eje antero-posterior de los dientes en relación con el eje anteroposterior de la serie dentaria (GAUDIN & WIBLE, 2006; **carácter 8**).

Codificación:

A) Todos los molariformes con su diámetro máximo anteroposterior orientados paralelamente al eje longitudinal de la serie dentaria: 0.

B) Molariformes posteriores orientados oblicuamente al eje longitudinal de la serie dentaria: 1.

C) Molariformes anteriores en posición oblicua en relación al eje longitudinal de la serie dentaria: 2.

D) Todos los molariformes oblicuos al eje de la serie dentaria divergiendo de la línea media: 3.

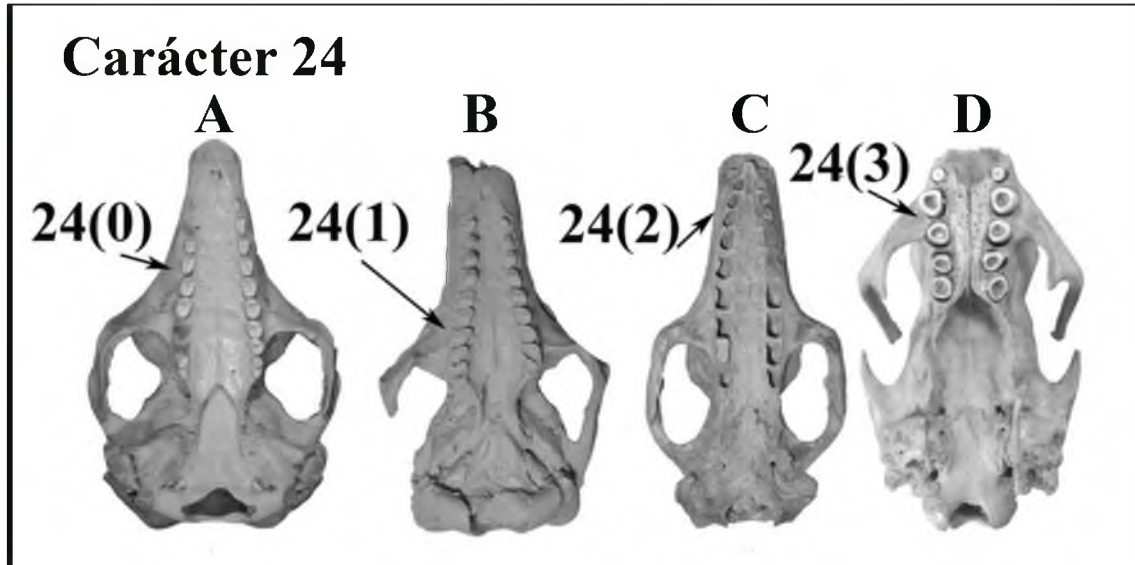


Figura 63. Cráneos en vista ventral: **(A)** *C. villosus*. **(B)** *Pr. oenophorum*. **(C)** *H. floridana*. **(D)** *Bradypus*.

Carácter 25: Forma de los molariformes (GAUDIN & WIBLE, 2006; carácter 9).

Codificación:

- A) Todos los molariformes con sección transversal oval: 0.
- B) Molariformes anteriores de sección transversal oval y los posteriores con aspecto arriñonado: 1.
- C) Los cuatro posteriores bilobulados: 2.
- D) Los cinco posteriores bilobulados: 3.
- E) Los cinco posteriores bilobulados, de los cuales algunos con tercer lóbulo rudimentario: 4.
- F) Los cinco posteriores trilobulados: 5.
- G) Casi todos los molariformes trilobulados: 6.
- H) Molariformes sección triangular y comprimidos lateralmente: 7.
- I) Molariformes anteriores y posteriores pueden ser ligeramente bilobulados con molariformes ovalados intercalados: 8.

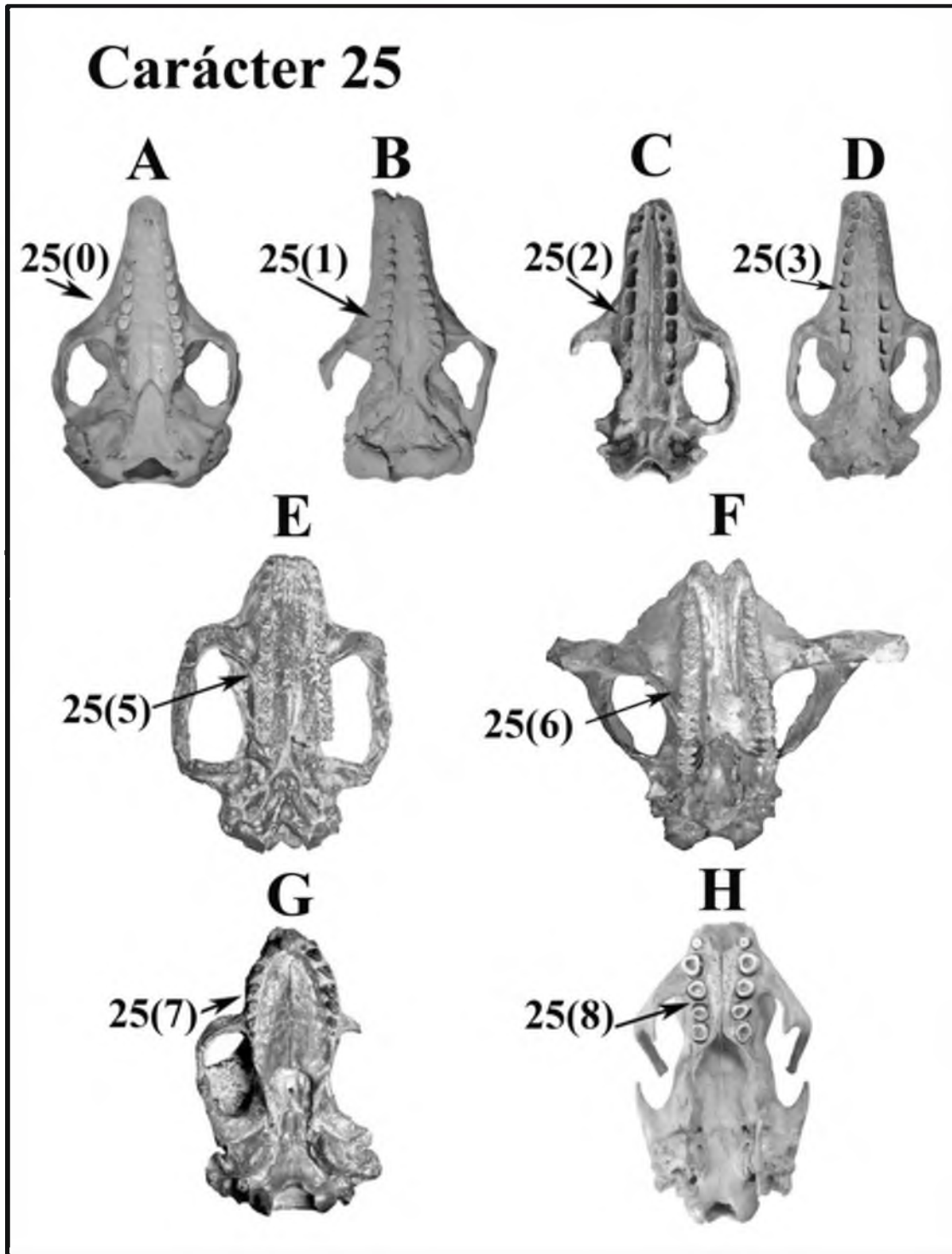


Figura 64. Cráneos en vista ventral: (A) *C. villosus*. (B) *Pr. oenophorum*. (C) *H. rondoniense*. (D) *H. floridana*. (E) *Pro. australis*. (F) *G. reticulatus*. (G) *Peltephilus*. (H) *Bradyus*.

Carácter 26: Disposición de los molariformes anteriores del maxilar (GÓIS *et al.*, 2012a).

Codificación:

- A) Todos los molariformes orientados paralelamente al eje longitudinal de la serie dentaria: 0.
- B) Serie dentaria continua en forma de U: 1.
- C) Primeros molariformes apenas se convergen pero no se imbrican: 2.
- D) Primeros molariformes imbricados entre sí: 3.
- E) Primeros molariformes dirigidos hacia afuera al eje de la serie dentaria: 4.

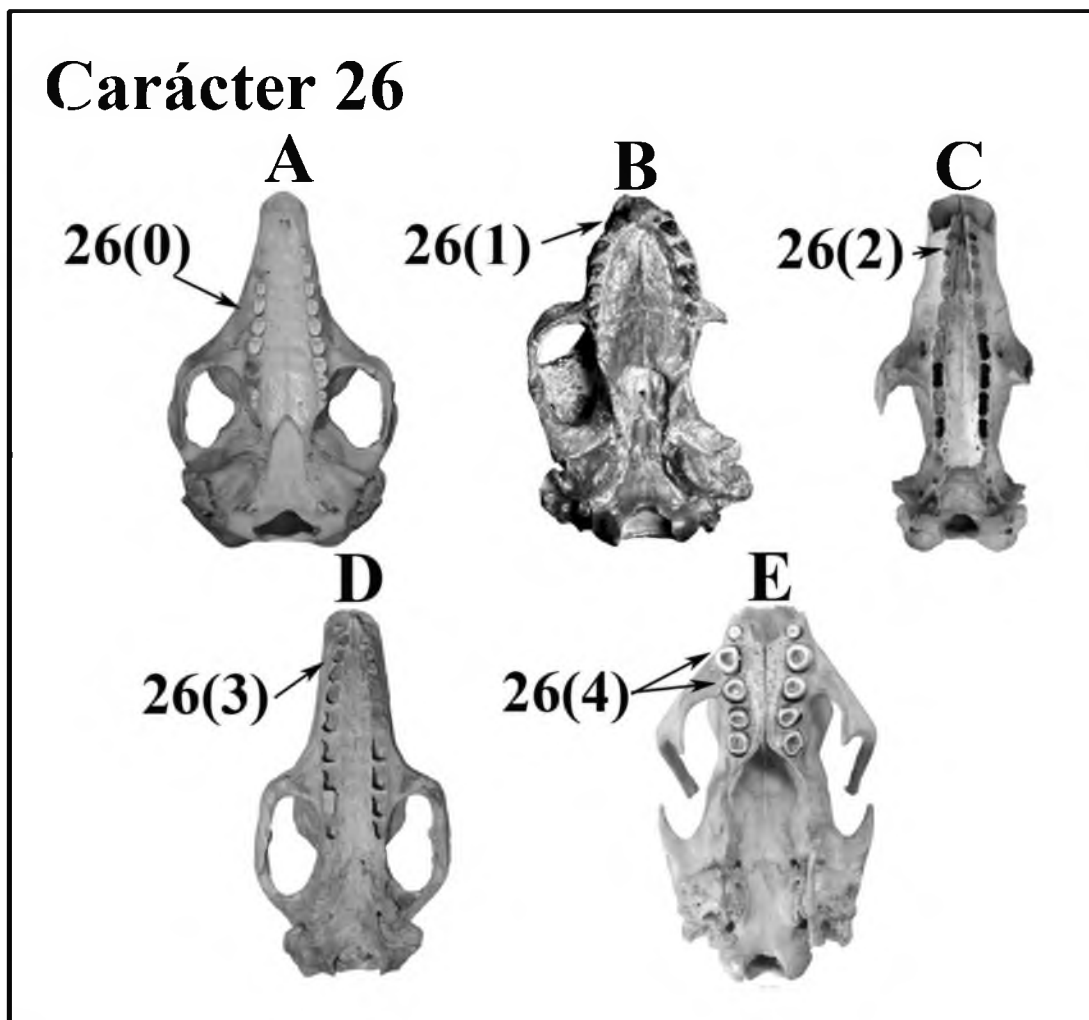


Figura 65. Cráneos en vista ventral: (A) *C. villosus*. (B) *Peltephilus*. (C) *P. humboldtii*. (D) *H. floridana*. (E) *Bradypus*.

Carácter 27: Longitud del rostro por delante del margen orbital anterior (GAUDIN & WIBLE, 2006; **carácter 36**).

Codificación:

- A) Corto, menor que el 40% de la LCM: 0.
- B) Mayor o igual al 40% y menor al 50%: 1.
- C) Mayor o igual al 50% y menor al 60% de la LCM: 2.
- D) Elongado, mayor al 60%: 3.

Carácter 28: Longitud del hueso nasal (GAUDIN & WIBLE, 2006; **carácter 37**).

Codificación:

- A) Corto, menor al 25% de la LCM: 0.
- B) Mayor o igual al 25% y menor al 35% de la LCM: 1.
- C) Mayor al 35% y menor al 40% de la LCM: 2.
- D) Alargado, mayor o igual al 40% de la LCM: 3.

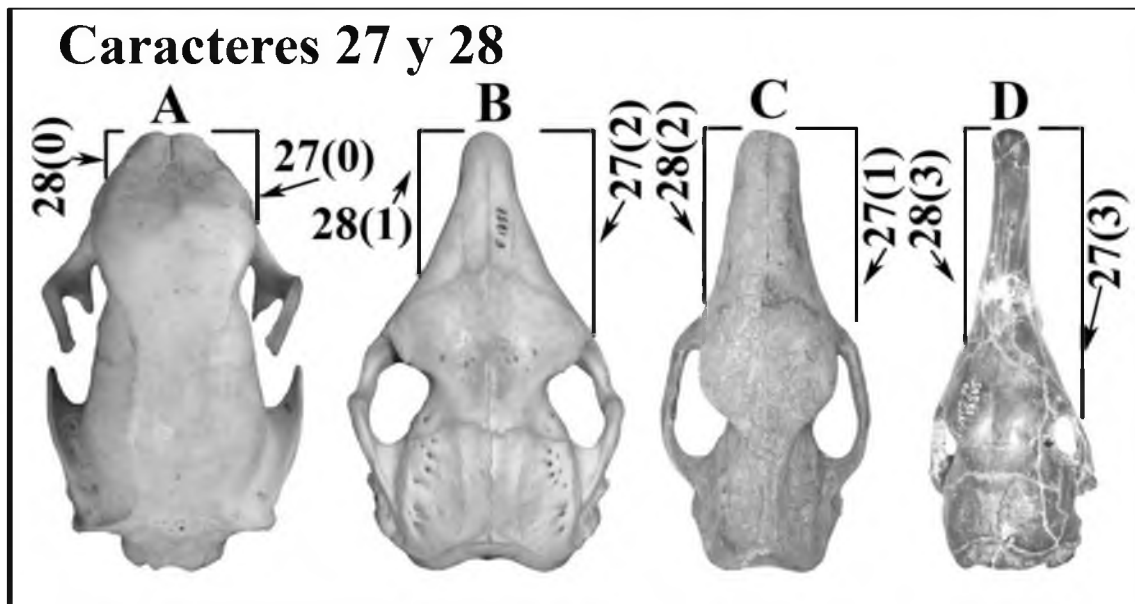


Figura 66. Cráneos en vista dorsal: (A) *Bradypus*. (B) *C. villosus*. (C) *H. floridana*. (D) *St. tauberi*.

Carácter 29: Longitud de la sutura premaxilar-nasal (GAUDIN & WIBLE, 2006; **carácter 38**).

Codificación:

- a) Mayor al 12% de la longitud cóndilo basal del cráneo: 0.
- b) Corta, menor al 10% de la longitud cóndilo basal del cráneo: 1.

Carácter 30: Posición del foramen infraorbitario relativo al proceso cigomático del maxilar (GAUDIN & WIBLE, 2006; **carácter 46**).

Codificación:

- a) Anterior al dicho proceso, no visible en vista ventral: 0.
- b) Lateral, visible en vista ventral: 1.

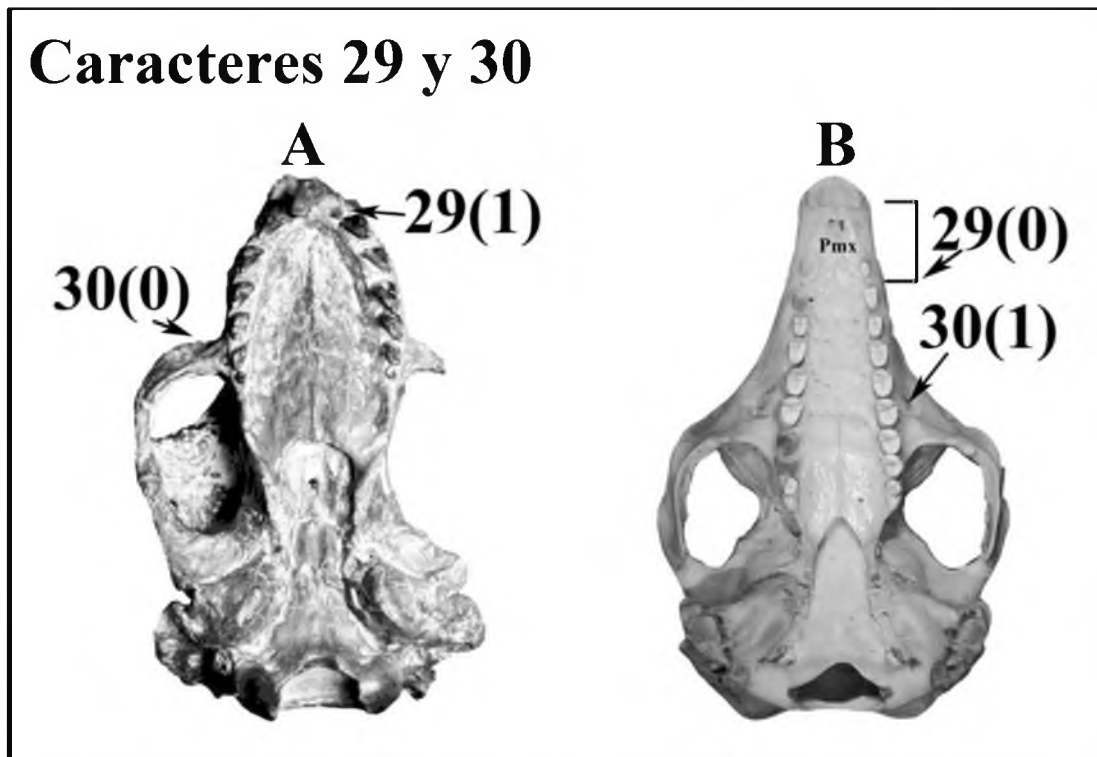


Figura 67. Cráneos en vista ventral: (A) *Peltephilus*. (B) *C. villosus*.

Carácter 31: Longitud de la serie dentaria superior (GAUDIN & WIBLE, 2006; carácter 51).

Codificación:

- A) Corta, menor al 30% de la LCM: 0.
- B) Mayor o igual a 30% y menor al 35% de la LCM: 1.
- C) Mayor o igual al 35% y menor al 40% de la LCM: 2.
- D) Elongada, mayor o igual a 40% de la LCM: 3.

Carácter 32: Porción desdentada del margen alveolar, desde el borde anterior del Mf1 hasta el borde más anterior de las narinas.

Codificación:

- A) Muy alargada, porción desdentada equivalente o mayor que la longitud total de la serie dentaria: 0.
- B) Alargada, porción desdentada menor que la mitad de la serie dentaria: 1.
- C) Corta, porción desdentada equivale al diámetro de hasta dos molariformes: 2.
- D) Muy corta, porción desdentada equivale al diámetro de uno o menos de un molariforme: 3.

Carácter 33: Estrechamiento de la porción anterior del paladar al nivel de los primeros molariformes.

Codificación:

- A) Ancho posterior del paladar es equivalente con el ancho anterior: 0.
- B) Ancho posterior es mayor al 40% y menor que 50% el ancho del paladar anterior: 1.
- C) Ancho posterior igual o mayor que al 50% del ancho del paladar anterior: 2.
- D) Ancho posterior mayor que tres a cuatro veces el ancho del paladar anterior: 3.

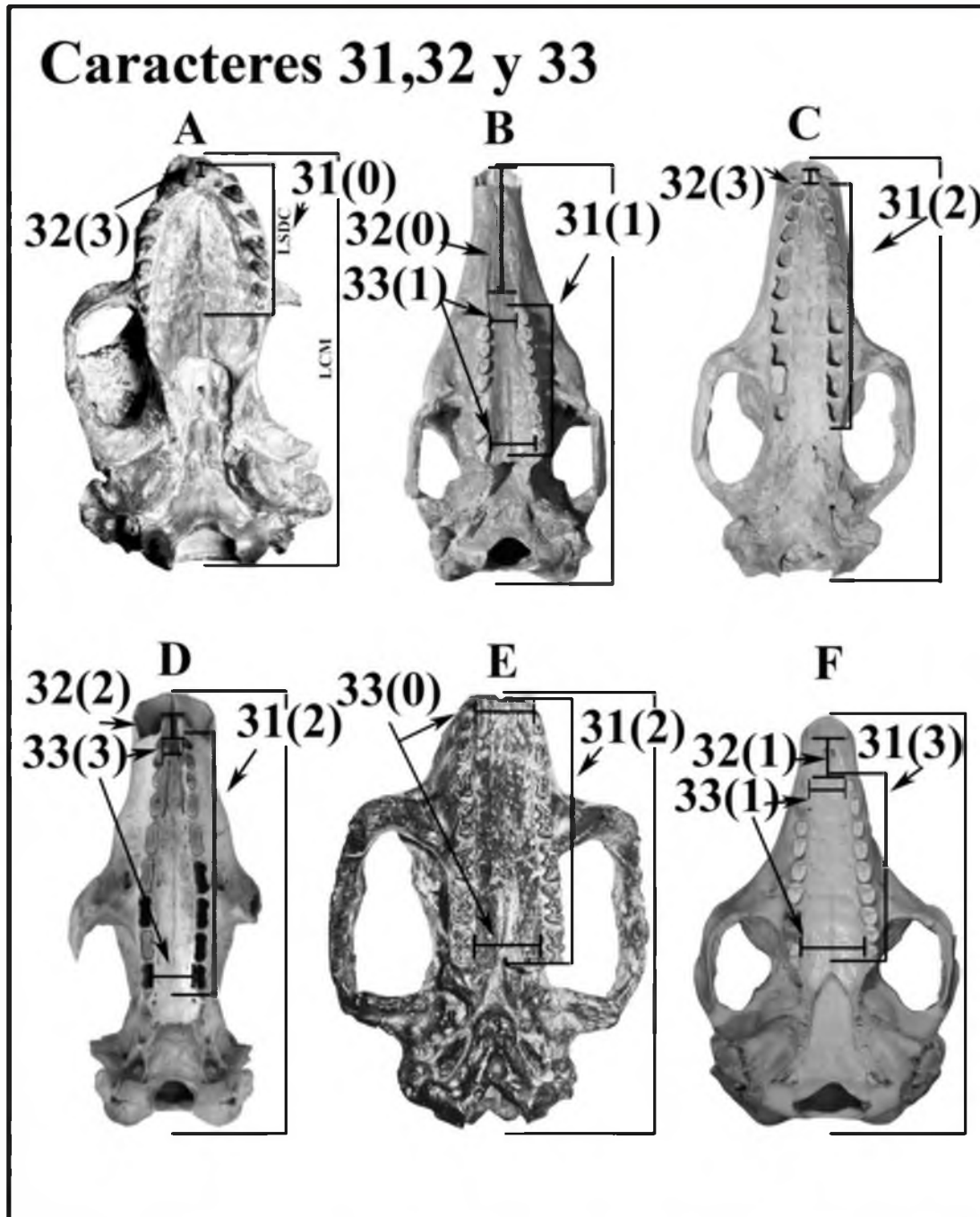


Figura 68. Cráneos en vista ventral: (A) *Peltephilus*. (B) *Eu. seguini*. (C) *Holmesina floridana*. (D) *P. humboldtii*. (E) *Pro. australis*. (F) *C. villosus*.

Carácter 34: Extensión anterior del proceso horizontal del palatino en relación a la raíz posterior del arco cigomático (GAUDIN & WIBLE, 2006; **carácter 56**).

Codificación:

A) Posterior o al mismo nivel del borde posterior de la raíz cigomática: 0.

B) Anterior al borde posterior de la raíz cigomática: 1.

Carácter 35: Extensión posterior del paladar en relación a la serie dentaria (GAUDIN & WIBLE, 2006; **carácter 57**).

Codificación:

A) Paladar extendido posteriormente por detrás de la serie dentaria por menos de un diámetro anteroposterior del diente más grande: 0.

B) Paladar extendido posteriormente por detrás de la serie dentaria por más de un diámetro anteroposterior del diente más grande: 1.

Carácter 36: Exposición pterigoidea sobre el borde posterior del paladar duro (GAUDIN & WIBLE, 2006; **carácter 60**).

Codificación:

A) Ausente: 0.

B) Presente: 1.

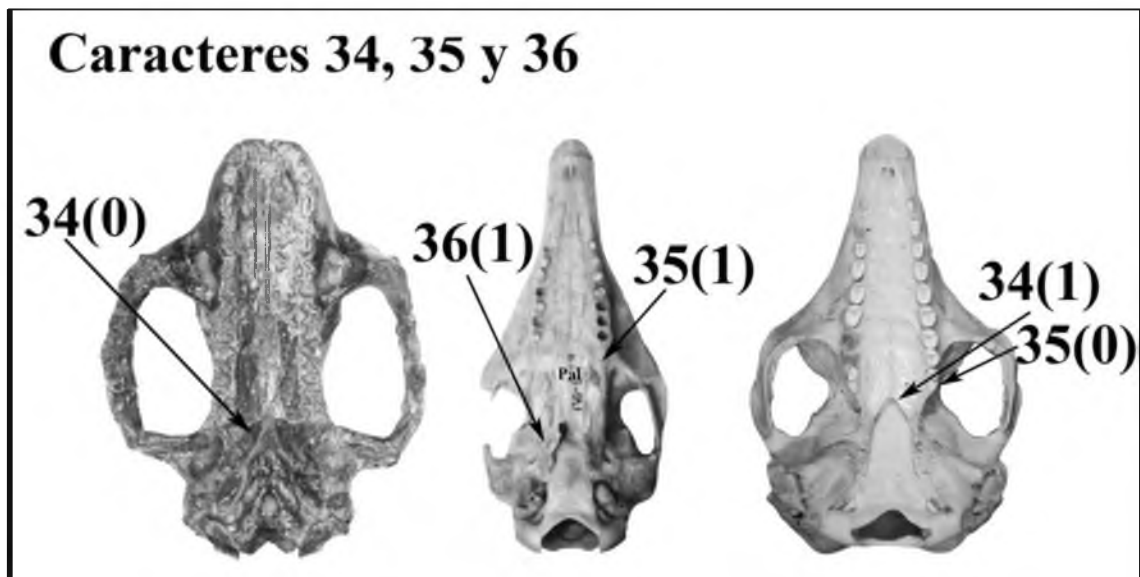


Figura 69. Cráneos en vista ventral: **(A)** *Pro. australis*. **(B)** *D. novemcinctus*. **(C)** *C. villosus*.

Carácter 37: Ancho máximo del cráneo a nivel de los arcos cigomáticos (GAUDIN & WIBLE, 2006; carácter 61).

Codificación:

A) Ancho, mayor al 45% de la LCM: 0.

B) Angosto, menor al 45% de la LCM: 1.

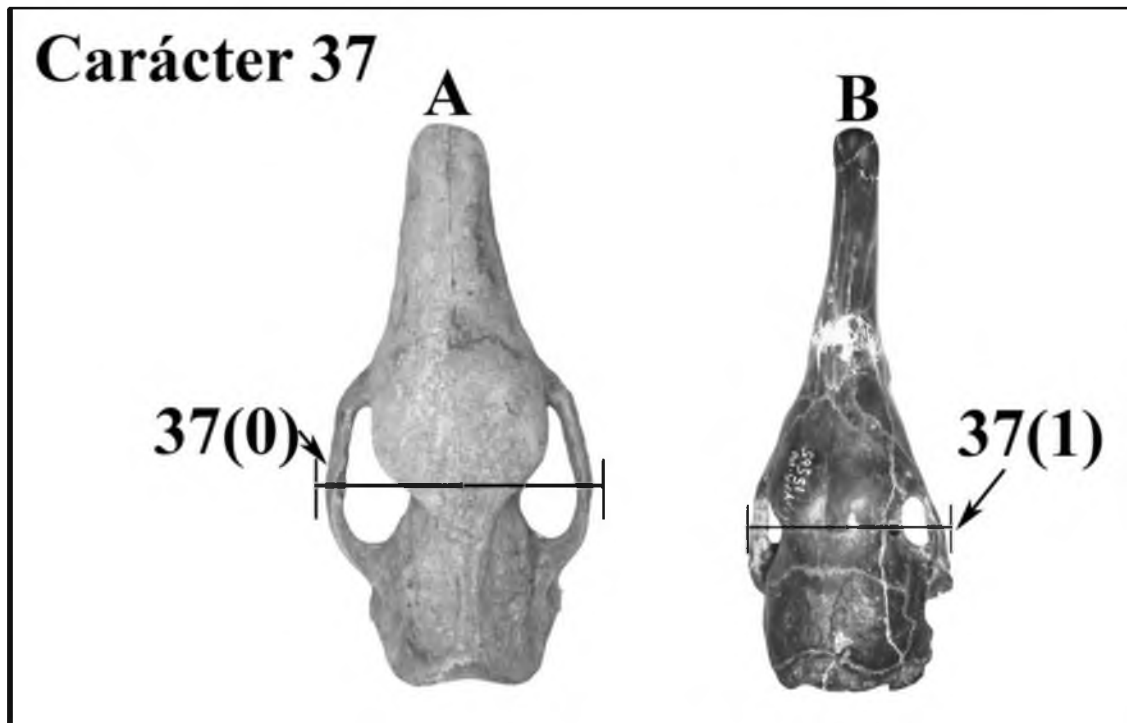


Figura 70. Cráneos en vista dorsal: (A) *H. floridana*. (B) *Stegotherium tauberi*.

Carácter 38: Proceso ventral del arco cigomático (GAUDIN & WIBLE, 2006; carácter 86).

Codificación:

A) Ausente: 0.

B) Muy rudimentario y liso con contorno redondeado: 1.

C) Con una proyección rugosa sobre el arco cigomático en la sutura yugal/maxilar: 2.

D) Presente como un alargado proceso comprimido anteroposteriormente y ubicado en la mitad anterior del yugal: 3.

Carácter 39: Forma de la sutura yugal/escamoso en vista lateral (GAUDIN & WIBLE, 2006; **carácter 89**).

Codificación:

- A) Sutura orientada oblicuamente en relación al eje longitudinal del cráneo: 0.
- B) Sutura horizontal con respecto al eje longitudinal del cráneo, puede tener forma de L con el componente lateral más largo: 1.
- C) Sutura ausente, cigoma incompleto: 2.

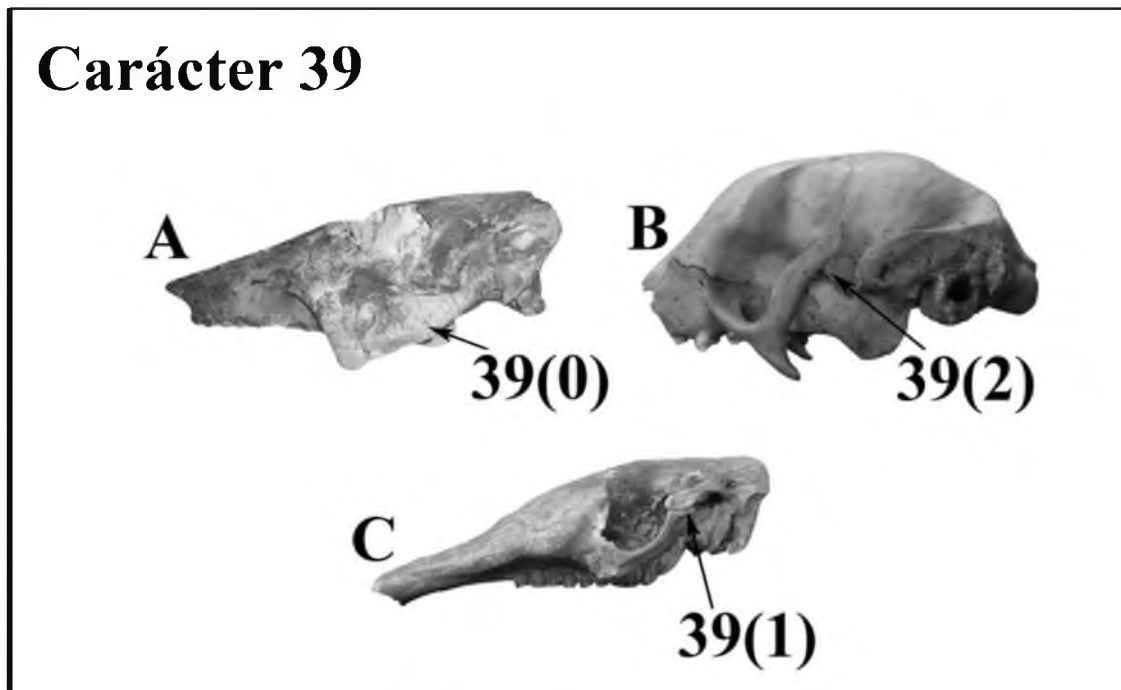


Figura 71. Cráneos en vista lateral izquierda: (A) *H. rondoniensis*. (B) *Bradypus*. (E) *Eu. seguini*

Carácter 40: Desarrollo de la elevación dorsoventral en el arco cigomático.

Codificación:

- A) Poco desarrollo dorsoventral: 0.
- B) Intermedio, la elevación dorsoventral casi equivalente al diámetro anteroposterior del escamoso: 1
- C) Muy desarrollado, la elevación dorsalventral sobrepasa al diámetro anteroposterior del escamoso: 2

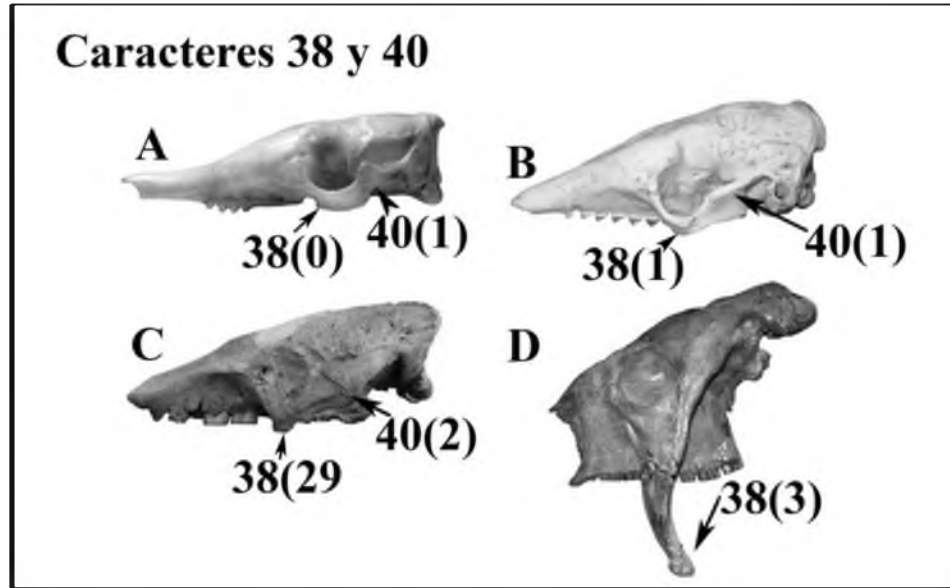


Figura 72. Cráneos en vista lateral izquierda: (A) *Dasyurus novemcinctus*. (B) *Chaetophractus villosus*. (C) *Holmesina paulacoutoi*. (D) *Glyptodon reticulatus*.

Carácter 41: Orientación de la raíz posterior del cigoma (GAUDIN & WIBLE, 2006; carácter 90).

Codificación:

A) Dirigido anteriormente a anterolateralmente: 0.

B) Lateralmente: 1.

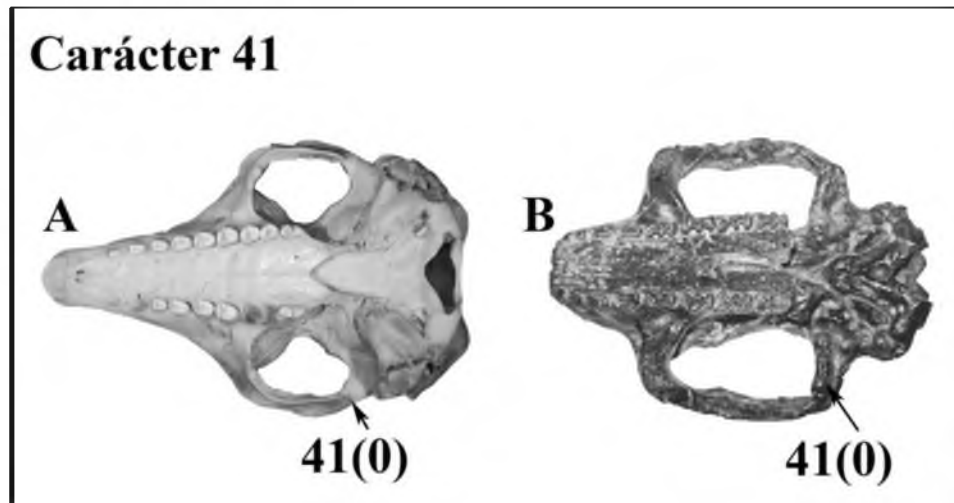


Figura 73. Cráneos en vista ventral: (A) *C. villosus*. (B) *Pro. australis*.

Carácter 42: Forma de los frontales en vista lateral

Codificación:

- A) Prácticamente rectos: 0.
- B) Poco expandidos dorsalmente: 1.
- C) Muy convexos formando una bóveda: 2.

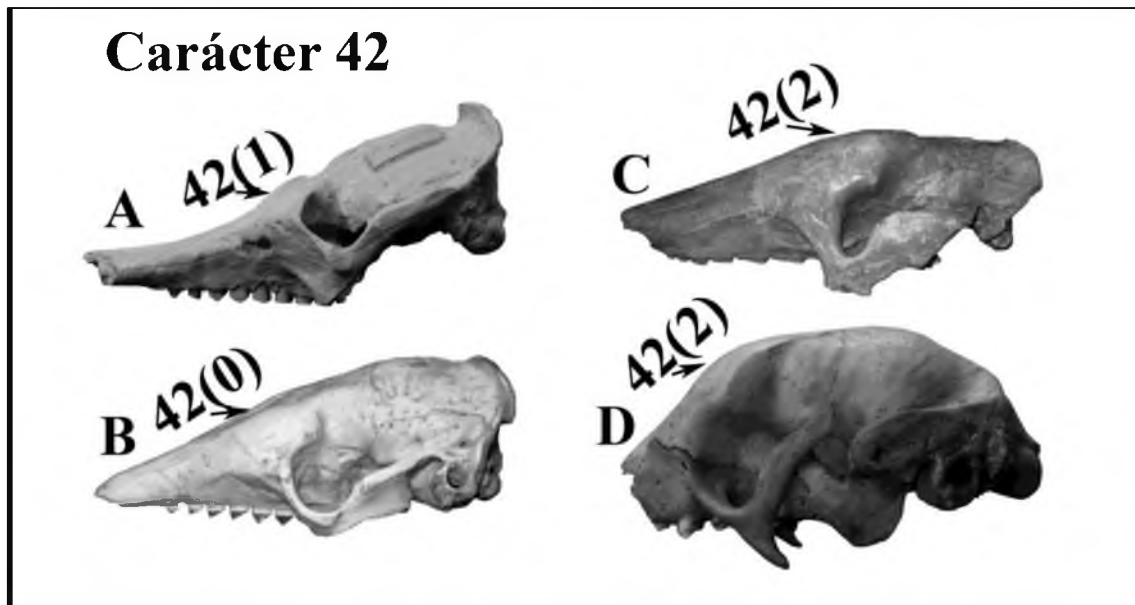


Figura 74. Cráneos en vista lateral izquierda: (A) *C. villosus* (B) *Bradypus*. (C) *H. occidentalis*. (D) *Bradypus*.

Carácter 43: Posición de las líneas del temporal (GAUDIN & WIBLE, 2006; carácter 92).

Codificación:

- A) Reunidas en la línea media dorsal formando una cresta sagital: 0.
- B) Líneas aproximadas a la línea media dorsal, pero no se reúnen en la línea media para formar una cresta sagital: 1.
- C) No se aproximan en la línea media: 2.

Carácter 44: Forámenes vasculares situados en la región posterolateral del frontal (dentro de la fosa temporal).

Codificación:

A) Presentes: 0.

B) Ausentes: 1.

Carácter 45: Número de forámenes para la *rami temporalis* en la fosa temporal del parietal (cerca de la sutura parietal/escamoso).

Codificación:

A) Cinco o menos: 0.

B) Más de cinco: 1.

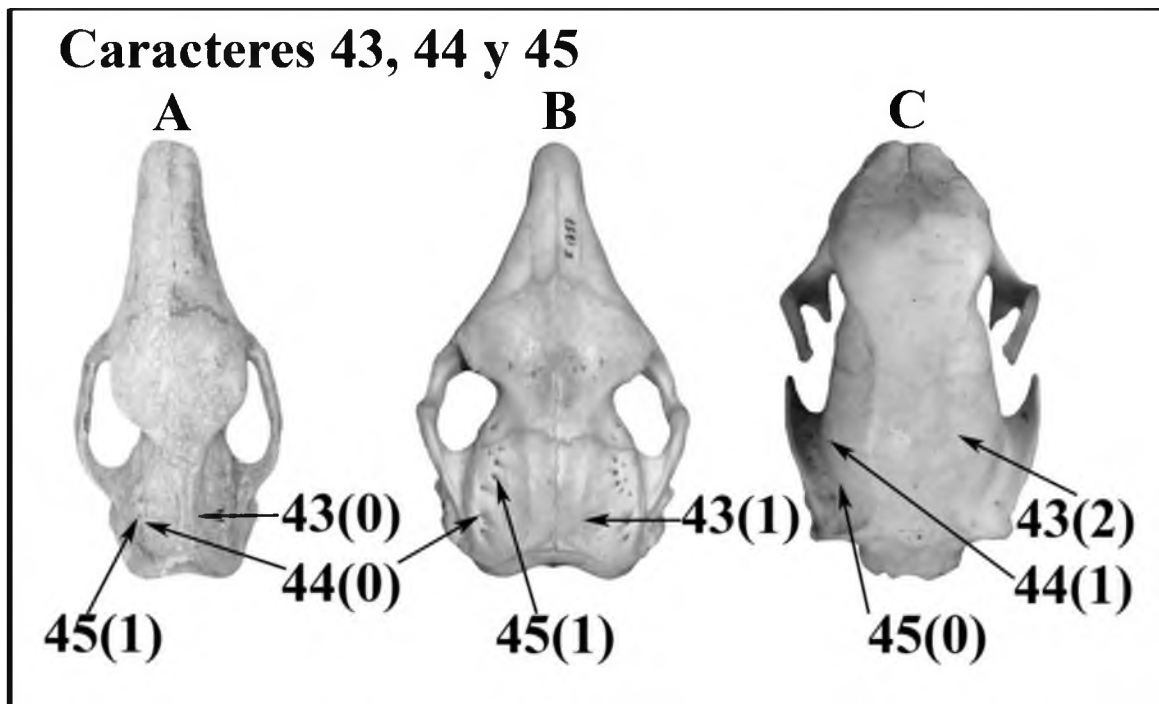


Figura 75. Cráneos en vista dorsal: (A) *H. floridana* (B) *C. villosus*. (C) *Bradypus*.

Carácter 46: Exposición del supraoccipital en el techo del cráneo.

Codificación:

A) Presente: 0.

B) Ausente: 1.

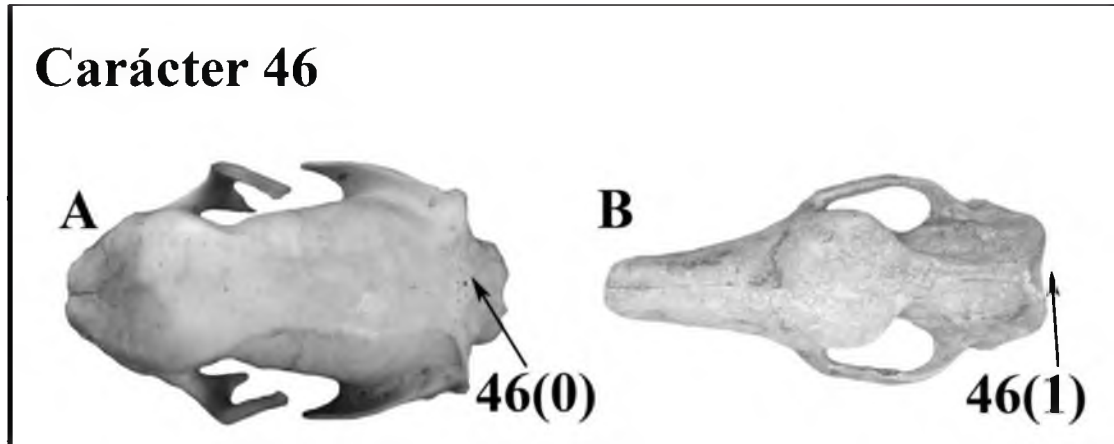


Figura 76. Cráneos en vista dorsal: **(A)** *Bradypus*. **(B)** *H. floridana*.

Carácter 47: Forma de la fosa glenoidea (Tomado de GAUDIN & WIBBLE, 2006; carácter 116).

- A) Cóncava: 0.
- B) Aplanada: 1.
- C) Convexa: 2.

Carácter 48: Ancho máximo de la fosa glenoidea en relación a su longitud anteroposterior (Tomado de GAUDIN & WIBBLE, 2006; carácter 117).

Codificación:

- A) Fosa glenoidea larga y estrecha, relación ancho/largo menor a 1: 0.
- B) Relación ancho/largo igual a 1, menor a 1.5: 1.
- C) Fosa glenoidea amplia y corta, relación ancho/largo mayor a 1.5: 2.

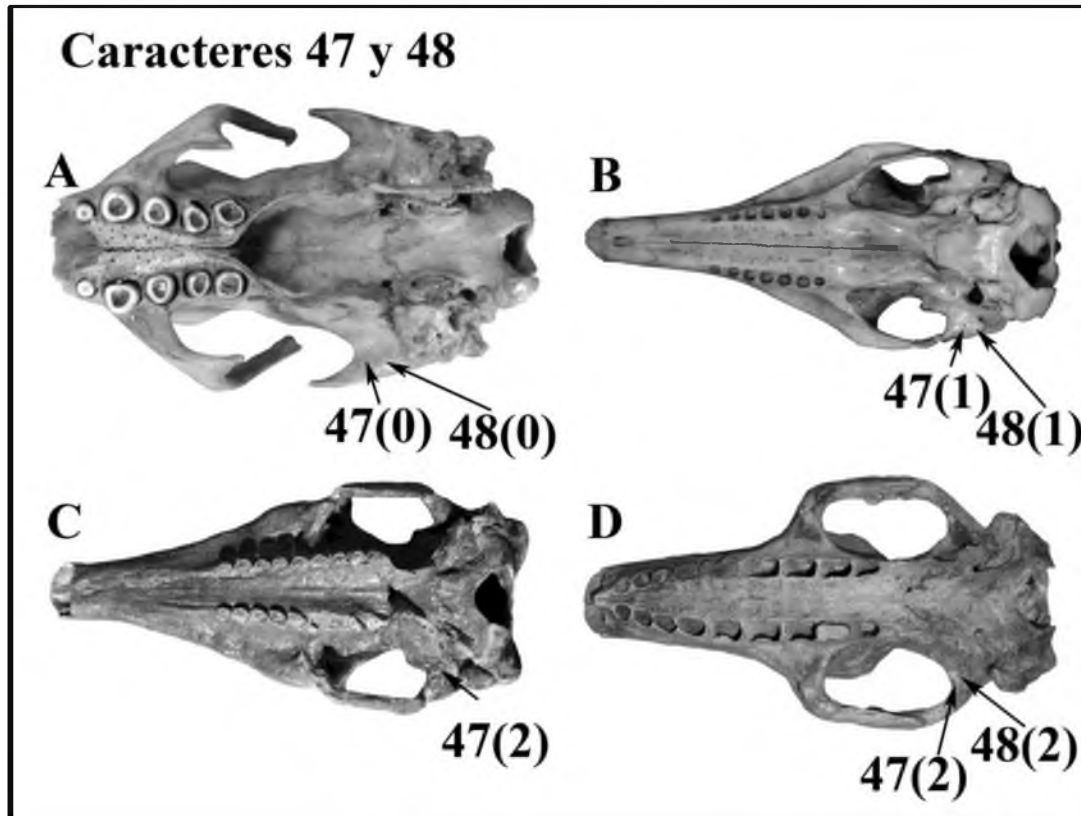


Figura 77. Cráneos en vista ventral: **(A)** *Bradypus*. **(B)** *D. novemcinctus*. **(C)** *Eu. seguini*. **(D)** *H. floridana*.

Carácter 49: Inclinación de la línea media del occipital en vista lateral.

Codificación:

- A) Anterodorsal: 0.
- B) Aproximadamente vertical: 1.
- C) Posterodorsal: 2.

Carácter 50: Superficie lateral del ectotimpánico.

Codificación:

- A) No osificada, meato auditivo externo presente: 0.
- B) Forma un meato auditivo externo incompleto: 1.
- C) Forma un meato auditivo externo completo, tubular y elongado: 2.

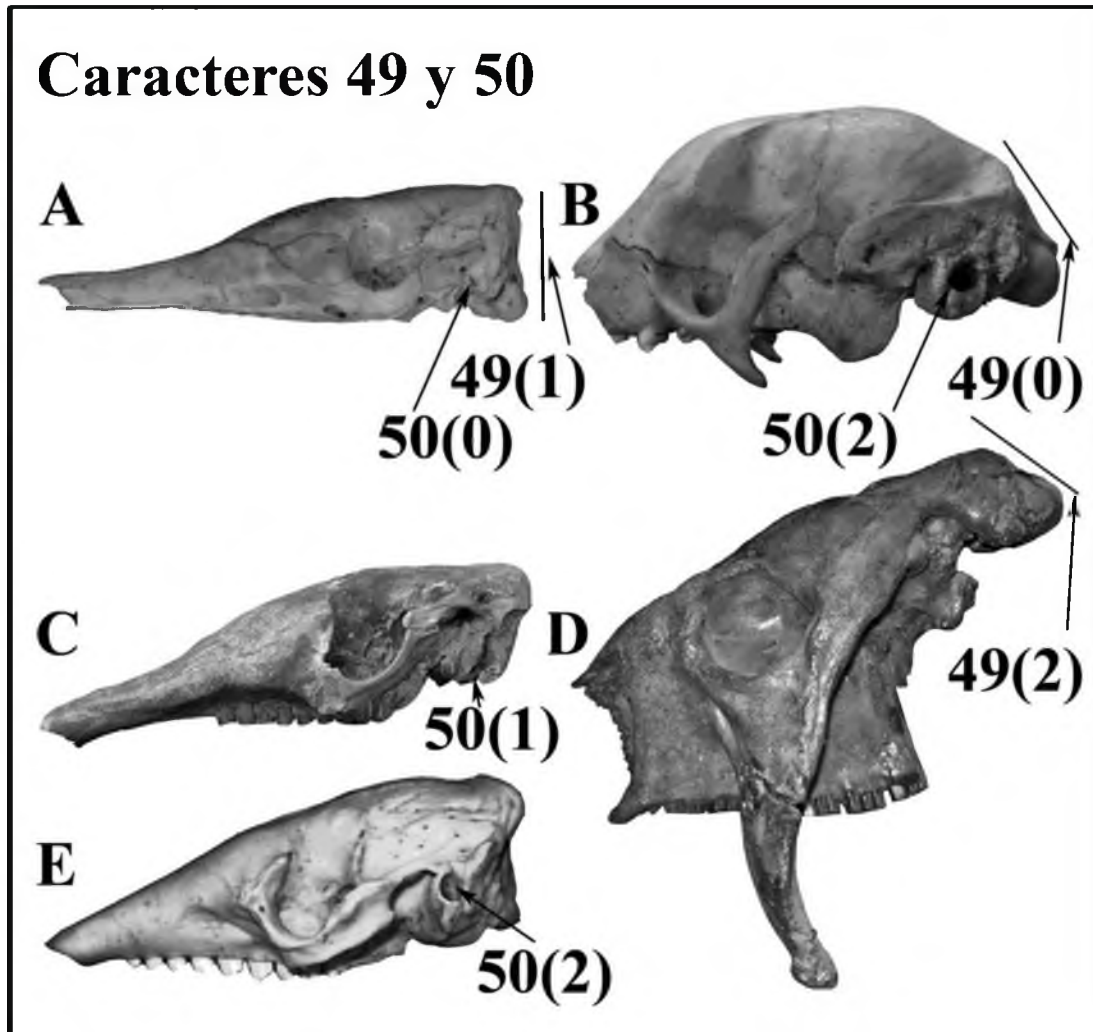


Figura 78. Cráneos en vista lateral izquierda: **(A)** *D. novemcinctus*. **(B)** *Bradypus*. **(C)** *Eu. seguini*. **(D)** *G. reticulatus*. **(E)** *E. sexcinctus*.

Carácter 51: Contacto entre el petroso y el basicráneo.

Codificación:

A) Separados: 0.

B) Unidos: 1.

Carácter 52: Fosas o tubérculos para el *rectus capitis/ longus capitis* sobre el basioccipital.

Codificación:

A) Ausentes: 0.

B) Medianamente desarrollados: 1.

C) Claramente desarrollados: 2.

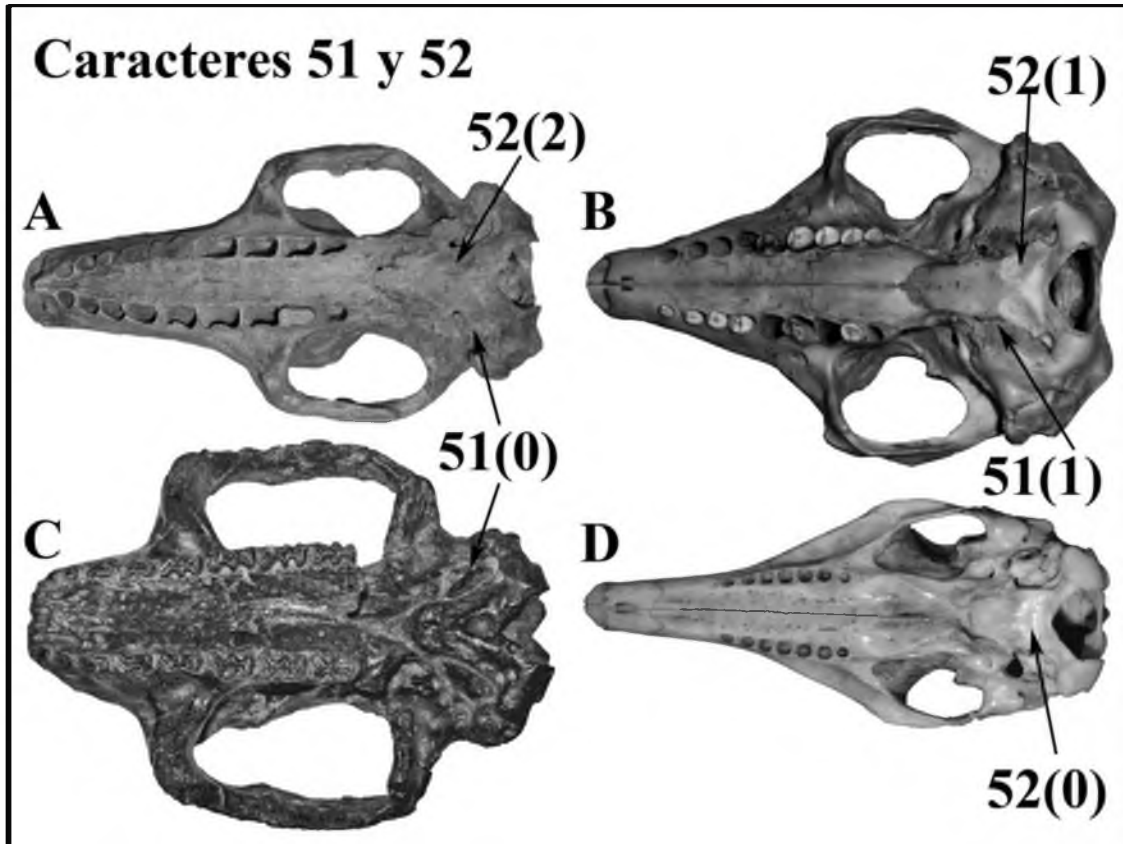


Figura 79. Cráneos en vista ventral: (A) *H. floridana*. (B) *C. villosus*. (C) *Pro. australis*. (D) *D. novemcinctus*.

Carácter 53: Proceso mastoideo.

Codificación:

A) Muy rudimentario: 0.

B) Poco desarrollado: 1.

C) Muy desarrollado: 2.

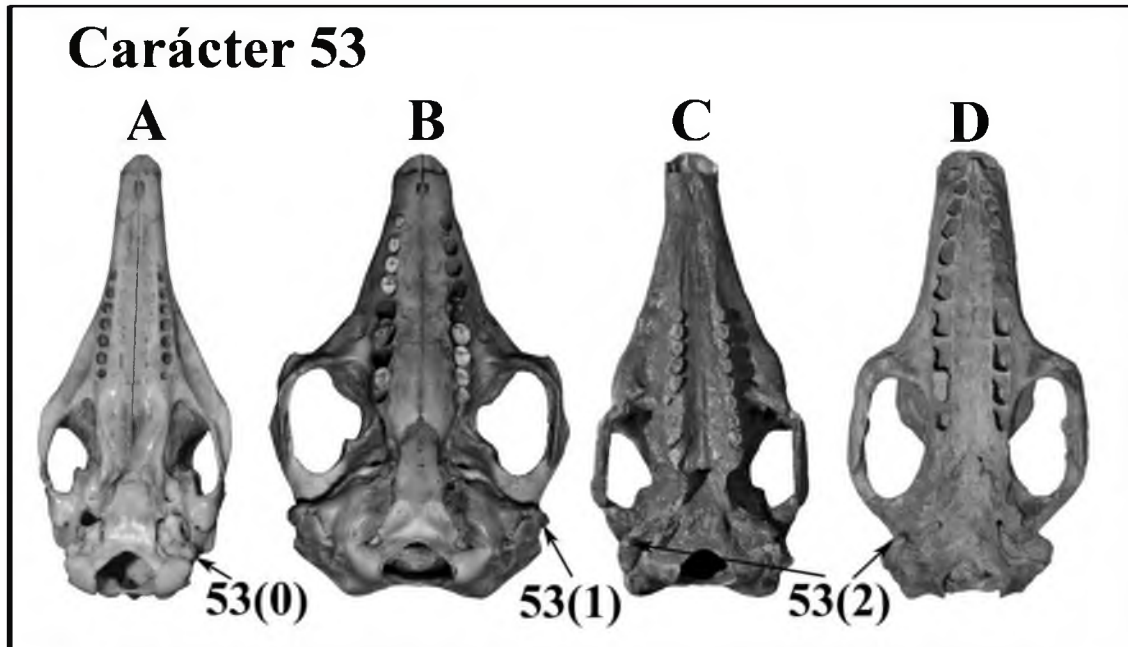


Figura 80. Cráneos en vista ventral: (A) *D. novemcinctus*. (B) *C. villosus*. *H. floridana*. (C) *Eu. seguini*. (D) *H. floridana*.

Carácter 54: Forma del occipucio.

Codificación:

- A) Bajo y ancho: el ancho máximo es igual o mayor a 1.5 veces la altura máxima: 0.
- B) Moderadamente ancho, el ancho máximo es igual o mayor a 1.25 y menor a 1.5 veces a la altura máxima: 1.
- C) La altura máxima es ligeramente equivalente o mayor que el ancho máximo: 2.

Carácter 55: Ancho del foramen *magnum*.

Codificación

- A) Angosto, ancho máximo menor o igual que la mitad del ancho máximo del occipucio: 0.
- B) Amplio, ancho máximo mayor que la mitad del ancho máximo del occipucio: 1.

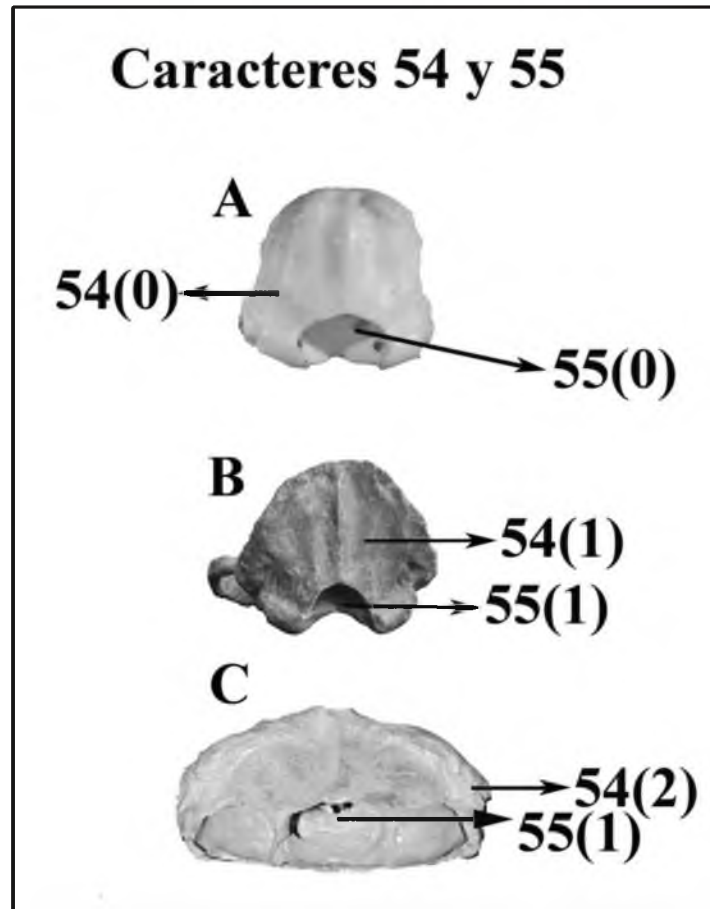


Figura 81. Cráneos en vista posterior: **(A)** *D. novemcinctus*. **(B)** *H. rondoniensis*. **(C)** *G. reticulatus*.

Carácter 56: Longitud de la serie dentaria inferior.

A) Ocupa más de la mitad de la longitud total de la mandíbula: 0.

B) Ocupa menos de la mitad de la longitud total de la mandíbula: 1.

Carácter 57: Relación entre la porción desdentada anterior de la mandíbula con respecto a la longitud total de la serie dentaria (FERNICOLA, 2008; carácter 0)

Codificación:

A) Desdentada mayor al 25%: 0.

B) Menor al 25% y mayor al 10%: 1.

C) Menor al 10%: 2.

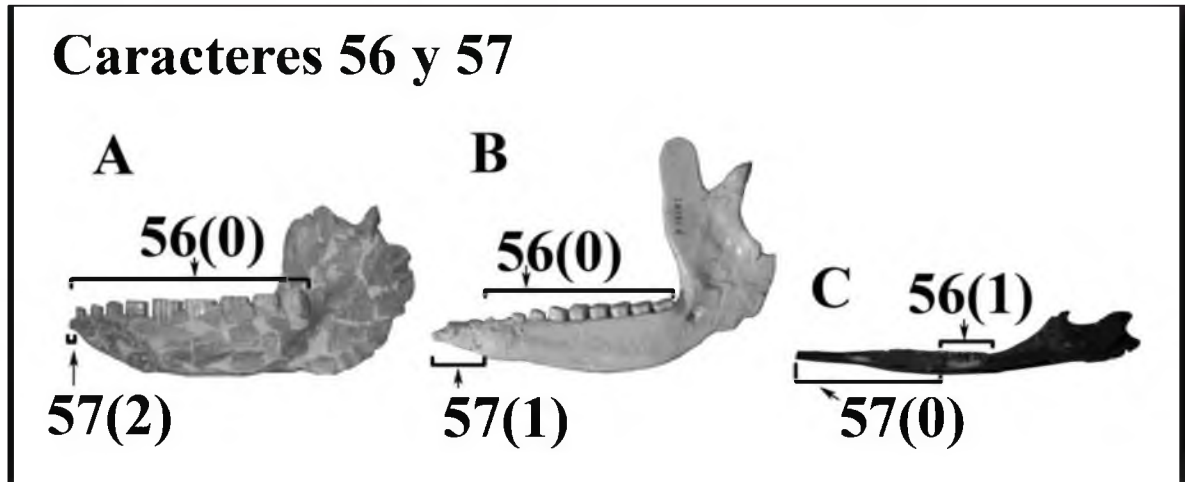


Figura 82. Ramas mandibulares derechas en vista medial: (A) *Holmesina floridana*. (B) *Proeutatus oenophorum*. (C) *Stegotherium tauberi*.

Carácter 58: Límite anterior de la serie dentaria inferior en relación al límite posterior de la sínfisis.

Codificación:

A) Posterior a la sínfisis mandibular: 0.

B) Al menos dos molariformes por delante del límite posterior de la sínfisis mandibular: 1.

C) Hasta cuatro molariformes por delante del límite posterior de la sínfisis mandibular: 2.

D) Más de cuatro molariformes por delante del límite posterior de la sínfisis mandibular: 3.

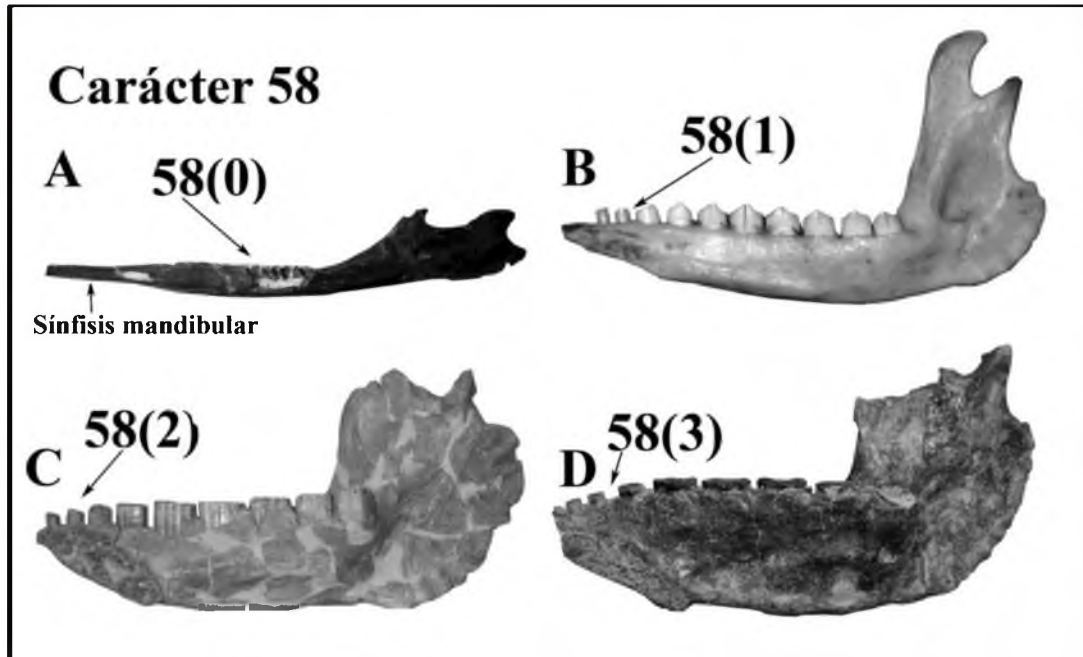


Figura 83. Ramas mandibulares derechas en vista medial: **(A)** *Stegotherium tauberi*. **(B)** *Chaetophractus villosus*. **(C)** *Holmesina floridana*. **(D)** *Pampatherium typum*.

Carácter 59: Altura de la rama horizontal mandibular.

Codificación:

A) Baja, altura máxima de la rama horizontal menor al 10% de la máxima longitud mandibular: 0.

B) Altura moderada, altura máxima de la rama horizontal mayor o igual al 10% y menor al 20% de la máxima longitud mandibular: 1.

C) Alta, altura máxima de la rama horizontal mayor al 20% de la máxima longitud mandibular: 2.

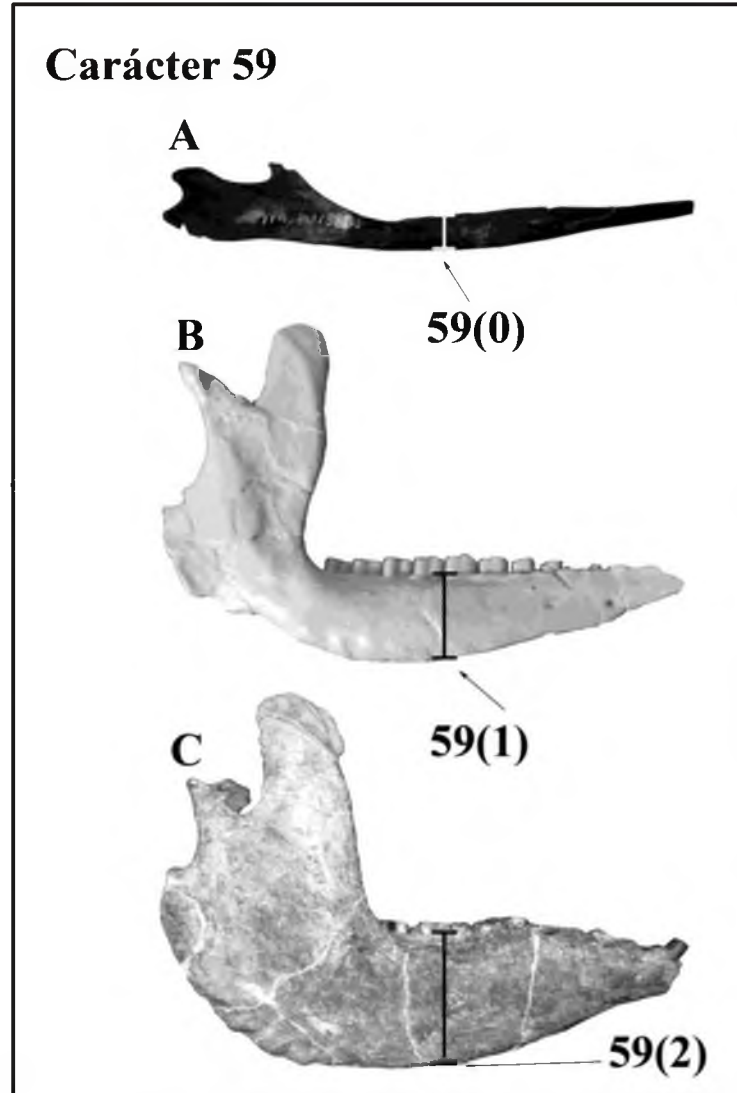


Figura 84. Ramas mandibulares derechas en vista lateral: **(A)** *St. tauberi*. **(B)** *Pr. oenophorum*. **(C)** *Pl. intermedia*.

Carácter 60: Ángulo entre la rama horizontal y la rama ascendente.

Codificación:

A) Ángulo mayor a 90°: 0.

B) Ángulo menor a 90°: 1.

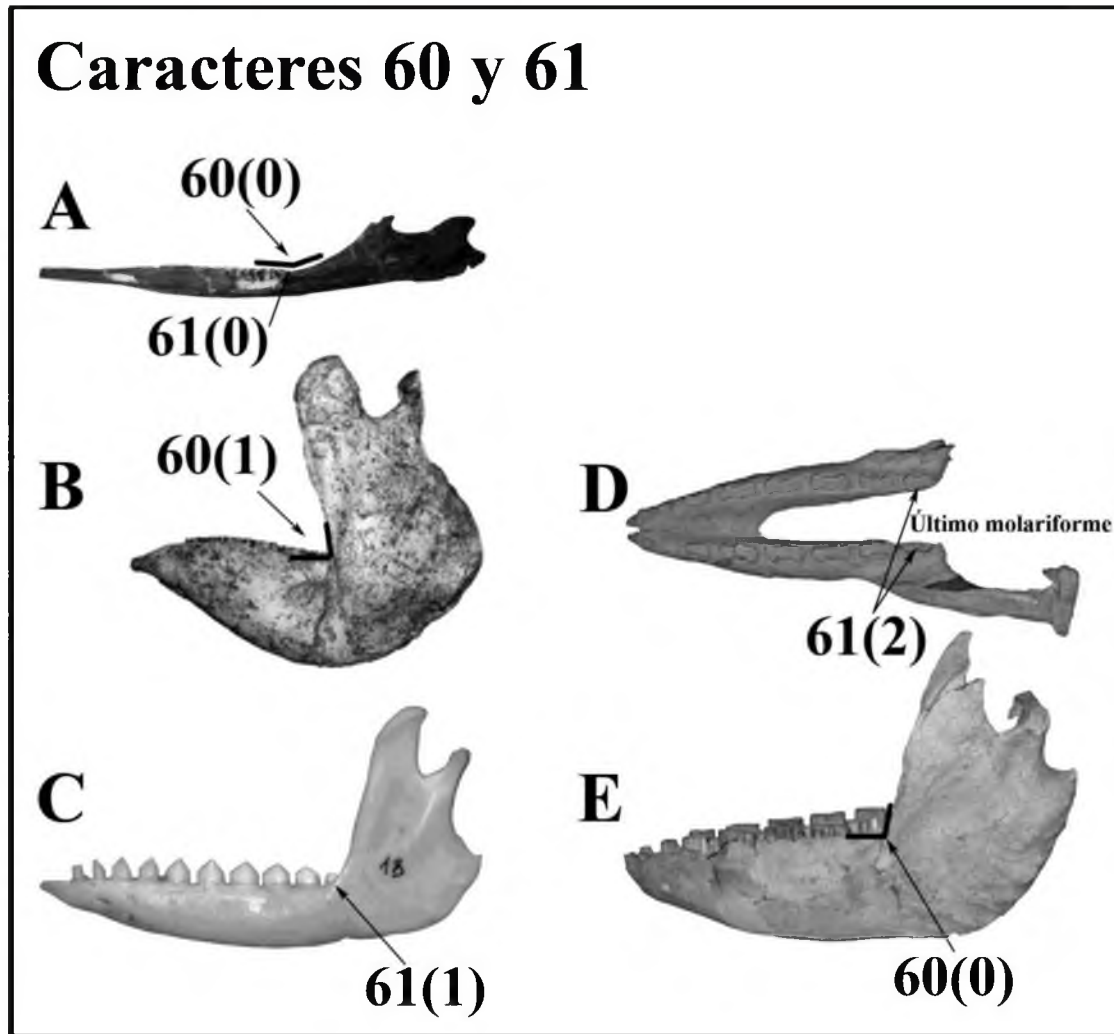


Figura 85. Ramas mandibulares izquierdas (A–C y E) en vista medial y dorsal (D): (A) *St. tauberi*. (B) *Pa. tuberculatus*. (C) *C. villosus*. (D–E) *P. humboldtii*.

Carácter 61: Posición del último molariforme inferior en relación al borde anterior de la rama mandibular ascendente.

Codificación:

- A) Visible, colocado bien anterior a ella: 0.
- B) Parcialmente oculto en vista lateral: 1.
- C) Totalmente oculto en vista lateral: 2.

Carácter 62: Número de molariformes ocultos parcial o totalmente por la rama ascendente (FERNICOLA, 2008; **carácter 2**).

Codificación:

- A) Ninguno: 0.
- B) Uno: 1.
- C) Dos: 2.
- D) Tres: 3.

Carácter 63: Posición relativa entre los procesos coronoideo, condilar y angular de la mandíbula (GAUDIN & WIBBLE, 2006; **carácter 22**).

Codificación:

- A) Cóndilo más cerca del coronoideo que del angular 0.
- B) Los tres casi equidistantes: 1.
- C) Cóndilo más cerca al angular que al coronoideo: 2.

Carácter 64: Elevación del cóndilo mandibular sobre la serie dentaria.

Codificación:

- A) Menor que dos veces la altura de la rama mandibular horizontal, medida a nivel del último molariforme (parte media del alvéolo dentario): 0.
- B) Distancia vertical del cóndilo a la serie dentaria más que dos veces la altura de la rama mandibular horizontal: 1.

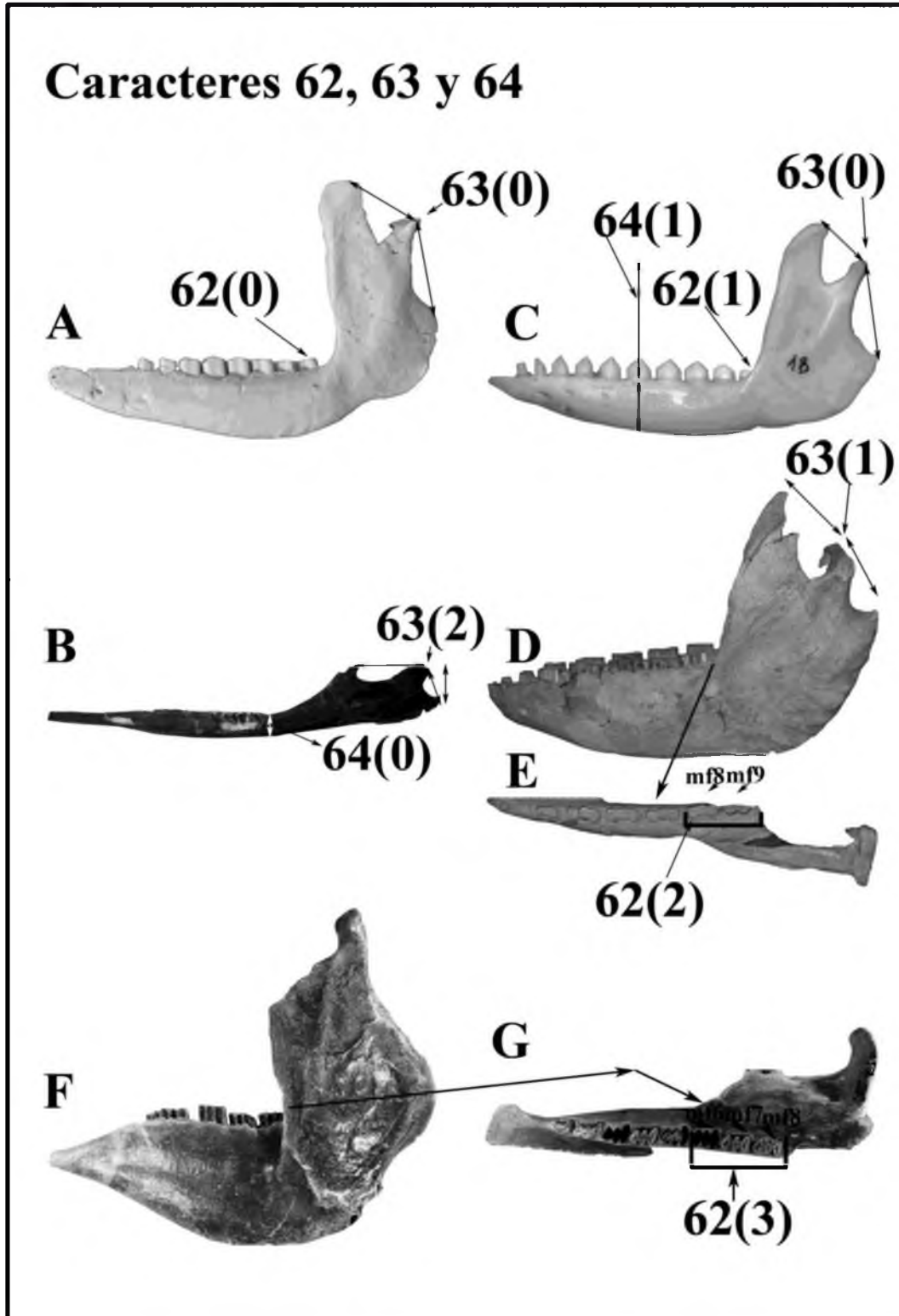


Figura 86. (A) *Pr. oenophorum*. (B) *St. tauberi*. (C) *C. villosus* (D–E) *P. humboldtii*. (F–G) *Pa. tuberculatus*.

Carácter 65: Forma del cóndilo mandibular en vista dorsal.

Codificación:

A) Estrecho, diámetro anteroposterior mayor que una vez y media el diámetro transversal: 0.

B) Amplio, diámetro anteroposterior y transversal casi equivalentes: 1

C) Muy amplio, diámetro transversal mayor que una vez y media el diámetro anteroposterior: 2.

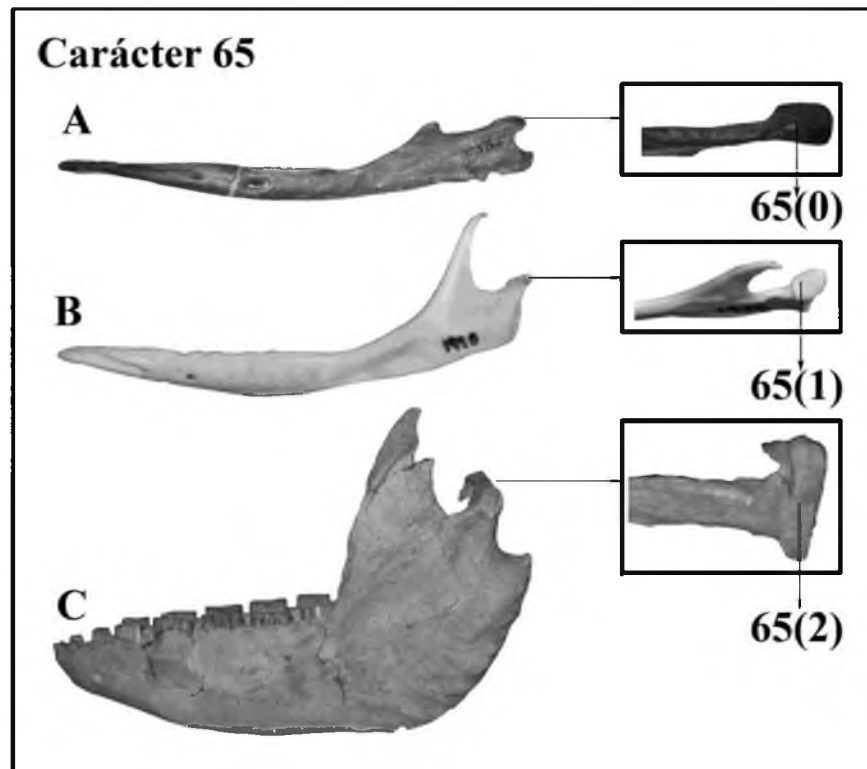


Figura 87. Ramas mandibulares izquierdas en vista lateral: **(A)** *St. tauberi*. **(B)** *D. novemcinctus*. **(C)** *P. humboldtii*.

Carácter 66: Presencia de una fosa en la superficie anterodorsal del cóndilo mandibular. (GAUDIN & WIBBLE, 2006; **carácter 29**)

Codificación:

A) Ausente: 0.

B) Presente: 1.

Carácter 67: Posición del foramen mandibular con respecto al borde dorsal del último alvéolo mandibular.

Codificación:

- A) En línea dorsal: 0.
- B) Ventral: 1

Carácter 68: Distancia entre el foramen mandibular y el borde posterior del último molariforme (FERNICOLA, 2008; **carácter 12**).

Codificación:

- A) Mayor a cuatro molariformes: 0.
- B) Menor a cuatro molariformes y mayor a 1: 1.
- C) Menor a un molariforme: 2.

Carácter 69: Borde ventral del proceso angular.

- A) Ventral al borde inferior de la rama horizontal: 0.
- B) Dorsal al borde inferior de la rama horizontal: 1.
- C) Prácticamente al mismo nivel: 2.

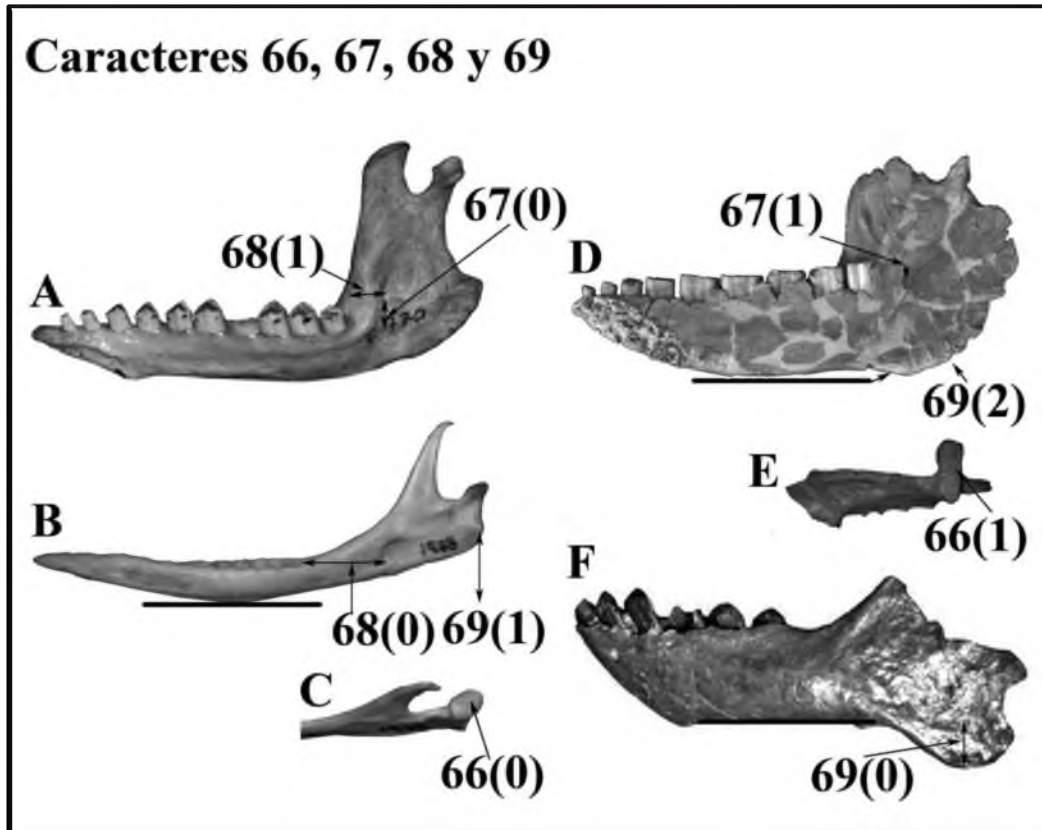


Figura 88. Ramas mandibulares derechas en vista medial: **(A)** *C. villous*. **(B–C)** *D. novemcinctus*. **(D–E)** *H. floridana*. **(F)** *Peltephilus*.

Carácter 70: Proceso angular.

- a) Ausente: 0.
- b) Presente, pero poco desarrollado: 1.
- c) Presente muy desarrollado: 2.

Carácter 71: Rugosidad en la superficie externa de la región angular (FERNICOLA, 2008; **carácter 16**)

Codificación:

- a) Superficie lisa, sin rugosidad aparente: 0.
- b) Medianamente rugosa: 1.
- c) Muy rugoso: 2.

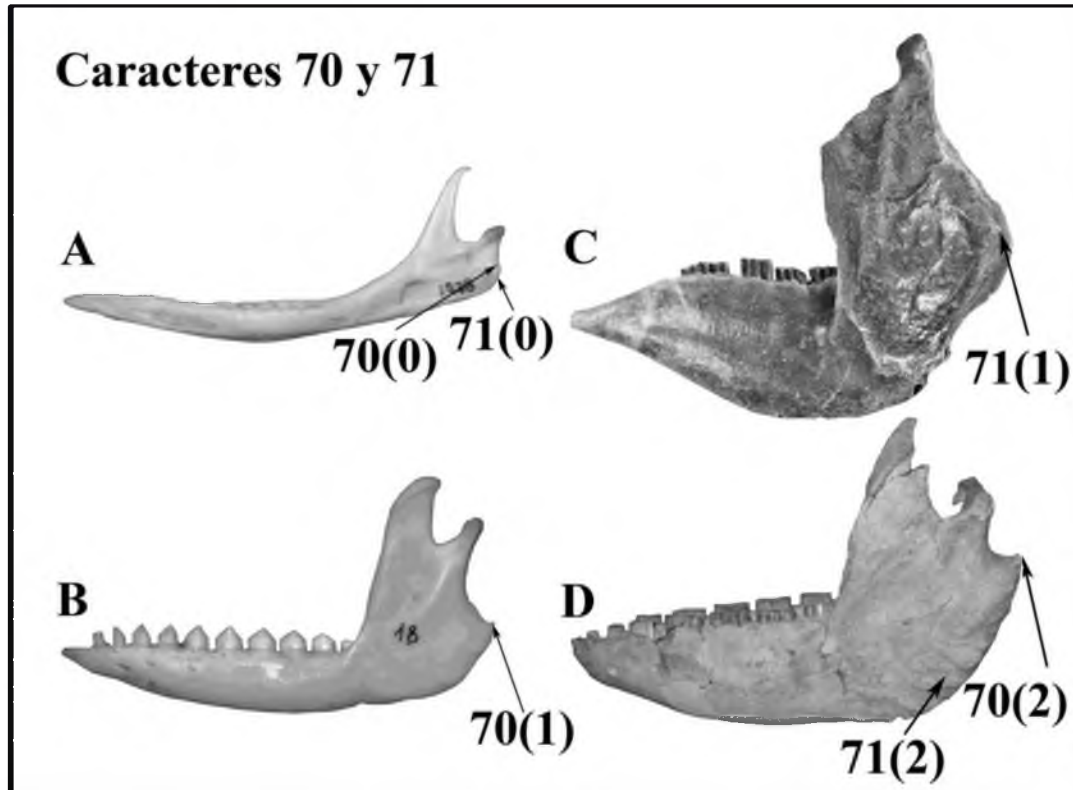


Figura 89. Ramas mandibulares izquierdas en vista lateral: **(A)** *D. novemcinctus*. **(B)** *C. villous*. **(C)** *Pa. tuberculatus*. **(D)** *P. humboldtii*.

Carácter 72: Rugosidad en la superficie interna de la región angular.

- A) Superficie lisa, sin rugosidad aparente: 0.
- B) Medianamente rugosa: 1.
- C) Muy rugoso: 2.

Carácter 73: Tamaño y profundidad del surco milohioideo.

Codificación:

- A) Corto, muy superficial: 0.
- B) Corto, muy profundo: 1.
- C) Largo y muy profundo: 2.

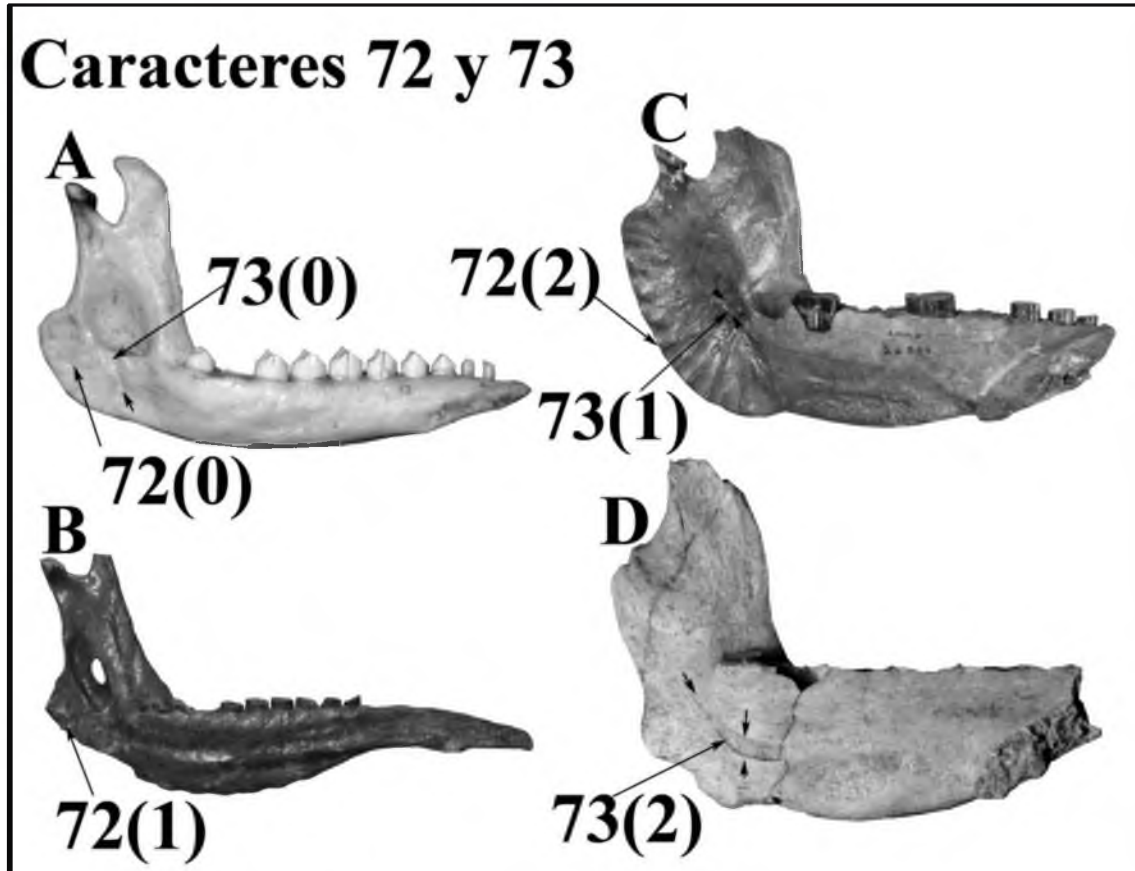


Figura 90. Ramas mandibulares izquierdas en vista medial: **(A)** *C. villous*. **(B)** *Eu. seguini*. **(C)** *H. floridana*. **(D)** *Plaina intermedia*.

Carácter 74: Fosa oleacreana del húmero.

Codificación:

A) Profunda: 0.

B) Superficial: 1.

Carácter 75: Desarrollo de la cresta supinatoria del húmero.

Codificación:

A) Muy desarrollada: 0.

B) Poco desarrollada: 1.

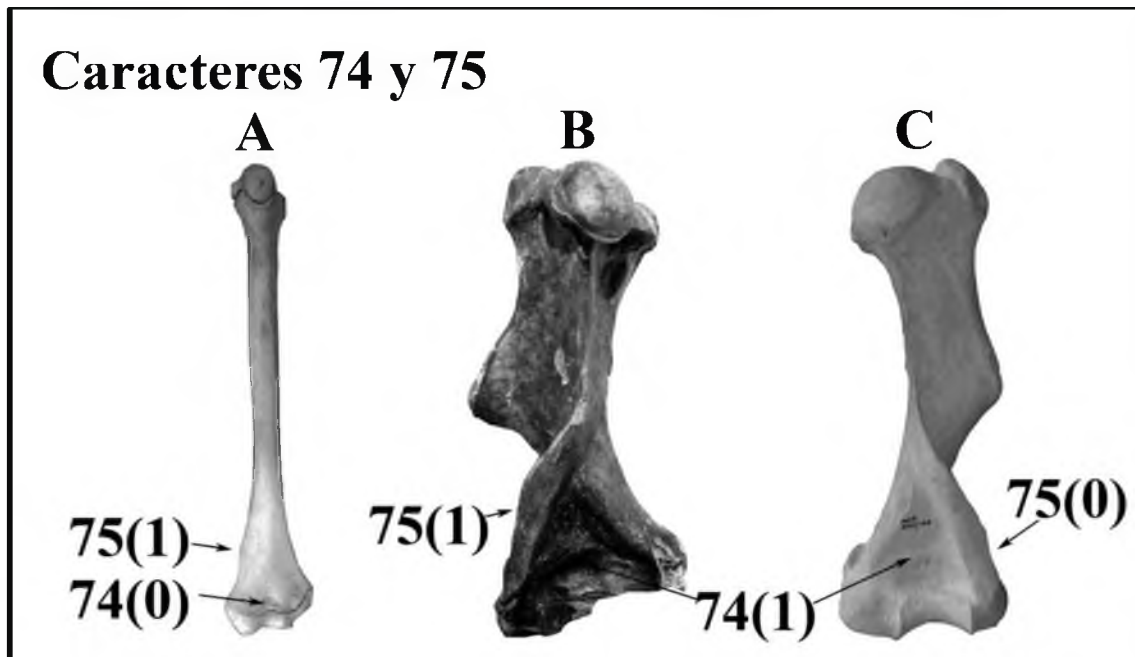


Figura 91. Húmeros izquierdos (A–B) y derecho (B): (A) *Bradypus*. (B) *Eu. seguini*. (C) *P. humboldtii*.

Carácter 76: Altura del trocánter mayor en relación a la cabeza femoral.

Codificación:

A) Alineados o poca diferencia en altura del trocánter mayor en relación la cabeza: 0.

B) Sobrepasa mucho a la cabeza femoral: 1.

Carácter 77: Ubicación del tercer trocánter.

Codificación:

A) Proximal: 0.

B) Distal: 1.

C) Fusionado con la diáfisis: 2.

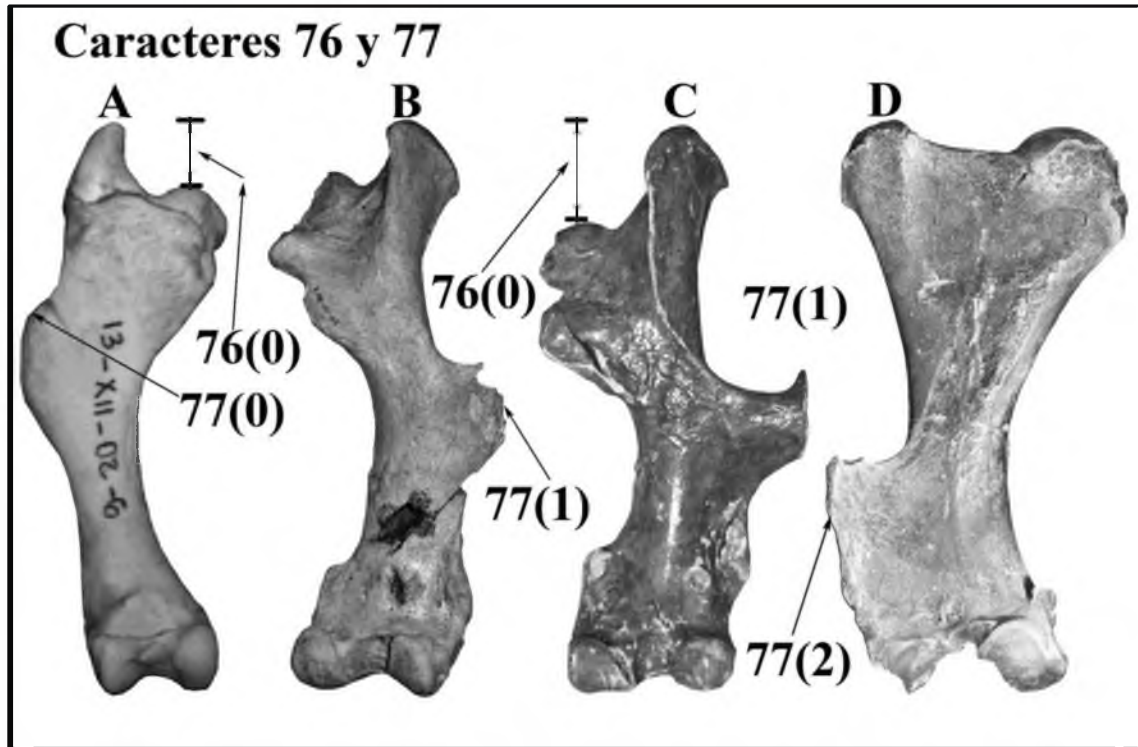


Figura 92. Fémures izquierdos (A–D) y derechos (B–C): (A) *T. matacus*. (B) Gen. nov., sp., nov. B. (C) *Eu. seguini*. (D) *Pa. tuberculatus*.

5.4. Procedimiento

Se utilizó el programa Tree Analysis Using New Technology – TNT, versión 1.1 (GOLOBOFF *et al*, 2008). Para el análisis de la matriz de datos, se realizó una búsqueda exacta bajo pesos iguales, la regla de colapsamiento utilizada fue la de “minimun lenght”.

Debido a que los agrupamientos definidos por las sinapormorfias son una consecuencia del criterio de parsimonia, la polaridad de los caracteres queda determinada una vez establecido el enraizamiento. Así, la polaridad queda establecida a partir del enraizamiento con el grupo externo, *Bradypus*.

5.4.1. Resultados

De este análisis se obtuvo un único árbol de 241 pasos. Con un índice de consistencia (CI) =0.64 y índice de retención (RI) =0.82. El árbol se indica con los nodos resultantes (Fig. 93).

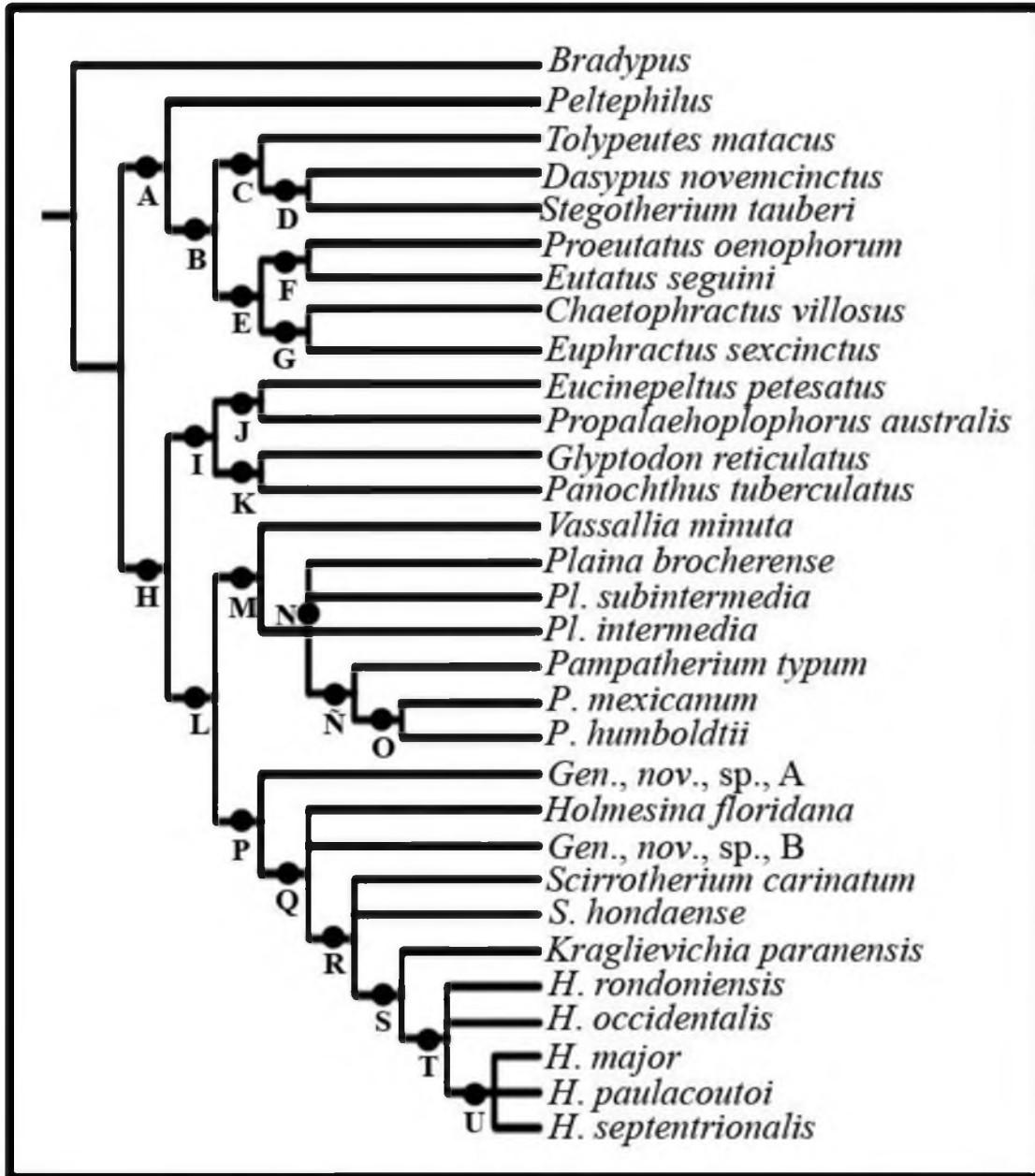


Figura 93. Relaciones filogenéticas de los taxones considerados en el análisis. Los nodos A-U indican las sinapomorfias que sostienen las relaciones de los taxones.

5.4.2. Descripción de los nodos

A continuación se mencionan las sinapomorfias que sostienen cada uno de los clados (A–U). En el caso de las especies de Pampatheriidae se mencionan los caracteres autoapomórficos.

NODO A. Se ubica *Peltephilus* (Peltephilidae) como grupo hermano de los Dasypodidae considerados. Este clado está soportado por cinco sinapomorfias: extensión anterior del proceso horizontal del palatino en relación a la raíz anterior del arco cigomático 34 ([1], anterior al borde posterior de la raíz cigomática); proceso ventral del arco cigomático (38[0], ausente); relación entre la porción desdentada anterior de la mandíbula con respecto a la longitud total de la serie dentaria (57[0], desdentada mayor al 25%); altura de la rama horizontal mandibular (59[1], altura moderada, altura máxima de la rama horizontal mayor o igual al 10% y menor al 20% de la máxima longitud mandibular; y altura alcanzada del trocánter mayor en relación a la cabeza femoral (76[1], sobrepasa mucho a la cabeza femoral).

NODO B. Este clado incluye a los Dasypodidae considerados: *Tolypeutes matacus*, *Dasypus novemcinctus*, *Stegotherium tauberi*, *Proeutatus oenophorum*, *Eutatus seguini*, *Chaetophractus villosus* y *Eupractus sexcinctus*. Este agrupamiento está sostenido por cinco sinapomorfias: tamaño de la porción intermedia con respecto a la superficie articular anterior (11[0], muy pequeña, menos de la mitad de la longitud total de la superficie articular anterior); orientación del diámetro del eje antero-posterior de los dientes en relación con el eje anteroposterior de la serie dentaria (24[0–1], todos los molariformes con su diámetro máximo anteroposterior orientados paralelamente al eje longitudinal de la serie dentaria y los posteriores orientados oblicuamente al eje longitudinal de la serie dentaria, respectivamente); posición del foramen infraorbitario relativo al proceso cigomático del maxilar (30[0–1], no visible en vista lateral y visible lateralmente); porción desdentada del margen alveolar, desde el borde anterior del Mf1 hasta el borde más anterior de las narinas (32[0–1], muy elongada, porción desdentada es equivalente o mayor a la longitud total de la serie dentaria y elongada, porción desdentada menor que la mitad de la serie dentaria) y

posición de las líneas del temporal (43[1], líneas aproximadas a la línea media dorsal, pero no se reúnen en la línea media para formar una cresta sagital).

NODO C. Este clado incluye *T. matacus* (Tolypeutinae) y a los Dasypodinae. Establecido por ocho sinapomorfias: ancho máximo del cráneo a la altura de los arcos cigomáticos (37[1], angosto, menor al 45% de la LCM); forma de la sutura yugal/escamoso en vista lateral (39[0], sutura orientada oblicuamente en relación al eje longitudinal del cráneo); forámenes vasculares situados en la región posterolateral del frontal (44[1], ausente); número de forámenes para la *rami temporalis* en la fosa temporal del parietal (45[0], cinco o menos); ancho del foramen *magnum* (55[1], amplio, ancho máximo mayor que la mitad del ancho máximo del occipicio); altura de la rama horizontal mandibular (59[0], baja, altura máxima de la rama horizontal, menor al 10% de la máxima longitud mandibular); forma del cóndilo mandibular en vista dorsal (65[0–], estrecho, diámetro anteroposterior mayor que una vez y media el diámetro transversal y muy amplio, diámetro anteroposteior y transversal casi equivalentes); y distancia entre el foramen mandibular y el borde posterior del último molariforme: medida en longitudes del último molariforme 68 ([0], mayor a cuatro molariformes).

NODO D. Este clado incluye los Dasypodinae (*D. novemcinctus* y *St. tauberi*), se establece por seis sinapomorfias: longitud del rostro por delante del margen orbital anterior (27[3], alargada, mayor al 60%); porción desdentada del margen alveolar, desde el borde anterior del Mf1 hasta el borde más anterior de las narinas (32[0], muy alargada, porción desdentada equivalente o mayor a la longitud total de la serie dentaria); extensión posterior del paladar en relación a la serie dentaria (35[1], anterior al borde posterior de la raíz cigomática); exposición pterigoidea sobre el borde posterior del paladar duro (36[1], presente); forma de la fosa glenoidea (47[1], plana); y proceso mastoideo (53[0], muy rudimentario).

NODO E. Este clado agrupa los Eupractinae (*Proeutatus oenophorum*, *Eutatus seguini* *Chaetophractus villosus* y *Eupractus sexcintus*). La monofilia de Eupractinae

(considerados en esta Tesis) está sostenida por la presencia de tres sinapomorfias, a saber: número de molariformes inferiores (20[3], nueve o diez); proceso ventral del arco cigomático (38[1], muy rudimentario y liso con contorno redondeado); y ancho máximo de la fosa glenoidea en relación a su longitud anteroposterior (48[1], relación ancho/largo igual a 1, menor a 1.5).

NODO F. Este clado incluye los Eutatini (*Pr. oenophorum* y *E. seguini*). La monofilia de este grupo queda establecida por seis sinapomorfias: diferenciación de las regiones de la coraza (2[0], coraza dorsal formada por un pseudoescudo escapular rudimentario (hileras marginales transversales), bandas móviles y un escudo pélvico); textura de la superficie esculpida de los osteodermos (9[1], medianamente rugosa); histología de la región central del diente (23[2], molariformes con una elevación central y una capa externa de osteodentina); fosas o tubérculos para el *rectus capitis/longus capitis* sobre el basioccipital (52[1], ligeramente desarrollados); rugosidad en la superficie interna de la región angular (72[1], medianamente rugosa); fosa oleacrea del húmero (74[1], superficial).

NODO G. Este clado está representado por *C. villosus* y *E. sexcinctus* (Euphractini). El grupo se establece por la presencia de cinco sinapomorfias: cantidad de bandas móviles en coraza dorsal (3[1], seis hasta siete bandas móviles); molariformes en el premaxilar (21[0], presentes); relación entre la porción desdentada anterior de la mandíbula con respecto a la longitud total de la serie dentaria (57[2], menor al 10%); posición del último molariforme inferior en relación al borde anterior de la rama mandibular ascendente (61[1], parcialmente oculto en vista lateral); y número de molariformes ocultos parcial o totalmente por la rama ascendente (62[1], uno).

NODO H. Este clado agrupa los Glyptodontoidea (Glyptodontidae+Pampatheriidae): *Eu. petesatus*, *Pro. australis*, *G. reticulatus*, *Pa. tuberculatus*, *V. minuta*, *Pl. brocherense*, *Pl. subintermedia*, *Pl. intermedia*, *P. typum*, *P. mexicanum*, *P. humboldtii*, Gen. nov., sp. nov. A, *H. floridana*, Gen. nov., sp. nov. B, *S.*

carinatum, *S. hondaense*, *K. paranensis*, *H. rondoniense*, *H. occidentalis*, *H. major*, *H. septentrionalis* y *H. paulacoutoi*. Este clado se establece por la presencia de trece sinapomorfias: histología de la región central del diente (23[2], molariformes con una elevación central y una capa externa de osteodentina); orientación de la raíz posterior del cigoma (41[1], lateralmente); ancho máximo de la fosa glenoidea en relación a su longitud anteroposterior (48[2], fosa glenoidea amplia y corta, relación ancho/largo mayor a 1.5); contacto entre el petroso y basicráneo (51[0], separados); longitud de la serie dentaria inferior (56[0], ocupa más de la mitad de la longitud total de la mandíbula); ángulo entre la serie dentaria y el borde anterior de la rama ascendente (60[2], ángulo menor o igual a 90°); posición del último molariforme inferior en relación al borde anterior de la rama mandibular ascendente (61[2], totalmente oculto en vista lateral); números de molariformes ocultos parcial o totalmente por la rama ascendente (62[2–3], dos y tres); presencia de una fosa en la superficie anterodorsal del cóndilo mandibular (66[1], presente); distancia entre el foramen mandibular y el borde posterior del último molariforme: medida en longitudes del último molariforme (68[2], menor a un molariforme); rugosidad en la superficie externa de la región angular (71[1–2], medianamente rugosa a muy rugosa); rugosidad en la superficie interna de la región angular (72[2], muy rugoso); y fosa coronoidea del húmero (74[0], profunda).

NODO I. Este nodo abarca los Glyptodontidae (*Eu. petesatus*, *Pro. australis*, *G. reticulatus* y *Pa. tuberculatus*), está sostenido por dos sinapomorfias: diferenciación de las regiones de la coraza (2[3], coraza dorsal continua); y número de molariformes superiores (19[3], ocho).

NODO J. Está representado por los Propalaehoplophorinae (*Eu. petesatus* y *Pro. australis*), se establece por una sinapomorfía: desarrollo de la elevación dorsoventral, en arcada cigomática (40[1], intermedio, la elevación dorsoventral casi equivalente al diámetro anteroposterior del escamoso).

NODO K. Este clado incluye *G. reticulatus* y *Pa. tuberculatus*. Los reúnen siete sinapomorfias: forma de los molariformes (25[6], casi todos trilobulados); porción desdentada del margen alveolar, desde el borde anterior del Mf1 hasta el borde más anterior de las narinas (32[2], alargada, porción desdentada equivale al diámetro de hasta dos molariformes); exposición del supraoccipital en el techo del cráneo (46[0], presente); forma del occipucio (54[2], la altura máxima es ligeramente equivalente o mayor que el ancho máximo); relación entre la porción desdentada anterior de la mandíbula con respecto a la longitud total de la serie dentaria (57[1], menor al 25% y mayor al 10%); número de molariformes ocultos parcial o totalmente por la rama ascendente (62[3], tres); y ubicación del tercer trocánter (77[2], fusionado con la diáfisis).

NODO L. Este clado constituye los Pampatheriidae (*V. minuta*, *Pl. brocherense*, *Pl. subintermedia*, *Pl. intermedia*, *P. typum*, *P. mexicanum*, *P. humboldtii*, Gen. nov., sp. nov. A, *H. floridana*, Gen. nov., sp. nov. B, *S. carinatum*, *S. hondaense*, *K. paranensis*, *H. rondoniensis*, *H. occidentalis*, *H. major*, *H. septentrionalis* y *H. paulacoutoi*). Se establece por la presencia de siete sinapomorfias: osteodermos de la escotadura caudal (17[0], con el borde posterior bicelado); número de hileras en los anillos caudales del estuche caudal (18[1], una sola hilera); molariformes en el premaxilar (21[0], presente); estrechamiento de la porción anterior del paladar al nivel de los primeros molariformes (33[3], muy corta, porción desdentada equivale al diámetro de uno o menos de un molariforme); proceso ventral del arco cigomático (38[2], con una proyección rugosa sobre el arco cigomático en la sutura yugal/maxilar); forma de la sutura yugal/escamoso en vista lateral (39[0], sutura orientada oblicuamente en relación al eje longitudinal del cráneo); y proceso angular (70[2], presente, muy desarrollado).

NODO M. En este nodo se reúnen *V. minuta*, *Pl. brocherense*, *Pl. subintermedia*, *Pl. intermedia*, *P. typum*, *P. mexicanum* y *P. humboldtii*. Está soportado por una sinapomorfia: elevación central longitudinal de los osteodermos (16[0], aplanada). *Vassallia minuta* posee una autapomorfia: forma de los molariformes (25[2], los cuatro posteriores bilobulados) que no es compartida con las demás especies mencionadas.

NODO N. Este clado está conformado por las especies de *Plaina* y *Pampatherium*; se sustenta por la presencia de una única sinapomorfia: elevación marginal (14[0], aplanada o difusa). *Plaina brocherense* posee una autapomorfia: ancho de los márgenes laterales de los osteodermos fijos (13[1], angostos, mayor a 2 mm y menor a 3 mm).

NODO Ñ. *Pampatherium* (*P. typum*, *P. mexicanum* y *P. humboldtii*). La monofilia de *Pampatherium* se sostiene por la presencia de seis sinapomorfias: tamaño de la porción intermedia con respecto la superficie articular anterior (11[2], muy grande, más de la mitad de la longitud total de la superficie articular anterior); depresiones longitudinales de los osteodermos (15[0], superficiales); porción desdentada del margen alveolar, desde el borde anterior del Mf1 hasta el borde más anterior de las narinas (32[2], alargada, porción desdentada equivale al diámetro de hasta dos molariformes); forma de los frontales en vista lateral (42[1], poco expandidos dorsalmente); límite anterior de la serie dentaria inferior en relación al límite posterior de la sínfisis (58[3], más de cuatro molariformes inferiores dorsal en la sínfisis mandibular); y tamaño y profundidad del surco milohioideo (73[1], corta, muy profunda).

NODO O. Este clado está formado por las especies *P. mexicanum* y *P. humboldtii* y se reúnen por la presencia de dos sinapomorfias: textura de la superficie esculpida de los osteodermos (9[1], medianamente rugosa); y ancho de los márgenes laterales de los osteodermos fijos (13[1], angostos, mayor al 2 mm y menor al 3 mm).

NODO P. Este clado queda conformado por los siguientes taxones: Gen. nov., sp. nov. A, Gen. nov., sp. nov. B, las especies de *Scirrotherium*, *K. paranensis* y las especies de *Holmesina*; una sinapomorfia sostiene este nodo: textura de la superficie esculpida de los osteodermos (9[1–2], medianamente rugosa y muy rugosa).

NODO Q. Este clado reúne las especies de *Holmesina*, Gen. nov., sp. nov. B, las especies de *Scirrotherium* y *K. paranensis*. Una sinapomorfia las agrupa: ancho de los márgenes laterales de los osteodermos fijos (13[2–3], anchos 3 mm y menor a 4mm).

Holmesina floridana presenta una autapomorfia: textura de la superficie esculpida de los osteodermos (9[2], muy rugosa), mientras que Gen. nov., sp. nov. B posee dos autapomorfias: tamaño de la porción intermedia con respecto la superficie articular anterior (11[2], muy grande, más de la mitad de la longitud total de la superficie articular anterior); y elevación central longitudinal de los osteodermos (16[2], carenada y ramificada).

NODO R. Este nodo comprende *S. carinatum*, *S. hondaense*, *K. paranensis* y las especies de *Holmesina*, excepto *H. floridana*. El nodo se sostiene en una sinapomorfia: depresiones longitudinales de los osteodermos (15[1–2], poco profundas y muy profundas). *Scirrotherium carinatum* presenta una autapomorfia: elevación central longitudinal de los osteodermos (16[1], carenada). *Scirrotherium hondaense* presenta una autapomorfia: rugosidad en la superficie externa de la región angular (71[2], muy rugosa).

NODO S. Este nodo reúne *K. paranensis* y las especies de *Holmesina*, excepto *H. floridana* (ver Nodo Q); se establece por la presencia de tres sinapomorfias: profundidad de la porción intermedia en los móviles o semimóviles del escudo pélvico (12[2], muy profunda); elevación marginal (14[2], ancha y elevada); y elevación central longitudinal de los osteodermos (16[1–2], carenada, convexa y redondeada). *Kraglievichia paranensis* se caracteriza por la presencia de tres autapomorfias: ancho de los márgenes laterales de los osteodermos fijos (13[0–3], muy angostos hasta 2 mm de ancho y muy anchos mayor o igual a 4 mm); histología de la región central del diente (23[1–2], molariformes con una elevación central de osteodentina y con una elevación central y una capa externa de osteodentina); y forma de los frontales en vista lateral (42[1–2], poco expandidos dorsalmente y muy convexos formando una bóveda).

NODO T. Reúne *H. rondoniensis*, *H. occidentalis*, *H. major*, *H. septentrionalis* y *H. paulacoutoi*; este clado se establece por la presencia de tres sinapomorfias: textura de la superficie esculpida de los osteodermos (9[2], muy rugosa); tamaño de la porción intermedia con respecto la superficie articular anterior (11[1], grande, la mitad de la longitud total de la superficie articular anterior); y forma de los molariformes (25[2–4], los

cuatro posteriores bilobulados y los cinco posteriores bilobulados con uno u otro pseudotrilobulados). *Holmesina rondoniensis* presenta dos autapomorfias: proceso ventral del arco cigomático (38[0], ausente); y desarrollo de la elevación dorsoventral de la arcada cigomática (40[1], intermedio, la elevación dorsoventral casi equivalente al diámetro anteroposterior del escamoso).

NODO U. El último nodo reúne *H. major*, *H. paulacoutoi* y *H. septentrionalis*. Este clado presenta dos sinapomorfias: ancho de los márgenes laterales de los osteodermos fijos (13[3], muy anchos mayor o igual a 4 mm); y forma de los molariformes (25[4], los cinco posteriores bilobulados con uno u otro molariforme con tercer lóbulo rudimentario). *Holmesina septentrionalis* posee una autapomorfia: elevación central longitudinal de los osteodermos (16[1], carenada).

5.5. Discusión

Varios de los últimos análisis filogenéticos que han incluido géneros de Pamphathiidae, los han incluido básicamente como grupo externo de análisis (CROFT, 2007; FERNICOLA, 2008; FERNICOLA & PORPINO, 2012). No obstante, existen otras propuestas que los incluyen como grupo interno (*vide* ENGELMANN, 1985; WIBLE & GAUDIN, 2006; ABRANTES & BERGQVIST, 2006). Del resultado del análisis filogenético aquí presentado, se desprende claramente que los Pamphathiidae son un grupo monofilético y están relacionados con los Glyptodontidae, conformando el clado Glyptodontoidea. Además, se soporta la monofilia de Dasypodidae, siendo *Peltephilus* el grupo hermano de Dasypodidae, ubicándose *Peltephilus* y Dasypodidae en un clado mayor, los Dasypodoidea (*sensu* MCKENNA & BELL, 1997).

Parte de los resultados que aquí se obtienen son similares a aquellos de ENGELMANN (1985), ABRANTES & BERGQVIST (2006) y GAUDIN & WIBLE (2006). Por ejemplo la reunión de los géneros *Dasypus* y *Stegotherium* y la monofilia de los Euphractini actuales. Además, pero a diferencia de los resultados obtenidos por ABRANTES & BERGQVIST (2006), ENGELMANN (1985) y GAUDIN & WIBLE (2006), en esta Tesis se

obtiene por resultado la exclusión de *Proeutatus* y *Eutatus* como el grupo hermano de los Glyptodontoidea.

La familia Pamphathiidae queda definida por siete sinapomorfias, de las cuales cinco son exclusivas. La primera consiste en que los osteodermos de la escotadura caudal presentan un borde bicelado. Esta característica sugiere una evidente movilidad en la región más posterior del escudo pélvico. Una de las corazas más completas que permitió identificar esta particularidad morfológica es el espécimen MCL 900 (referido a *Pamphathium humboldtii*); el escudo pélvico de este espécimen presenta once hileras de osteodermos fijos; de las cuales, las tres últimas presentan el borde posterior de cada osteodermo articulando con el siguiente. La hipótesis de la movilidad en la región más posterior del escudo pélvico tiene un fuerte sustento, pues fueron encontrados varios osteodermos aislados de región de la escotadura de distintas especies en los que se verifica imbricación.

La segunda sinapomorfia restringida a los pamphatíridos, se verifica en el número de hileras de osteodermos en los anillos del estuche caudal, dado que los pamphatíridos presentan una única hilera por anillo, en tanto los Dasypodidae y los Glyptodontidae presentan una doble hilera de osteodermos por anillo. Una explicación plausible para esta particularidad es suponer que el área de los osteodermos de una de las hileras (en dasypódidos y glyptodóntidos) aumentó considerablemente, en tanto que el área de los osteodermos de la otra se redujo hasta desaparecer en los pamphatíridos.

La tercera sinapomorfia es la presencia del primer molariforme superior inserto en el premaxilar. Este carácter se presenta como una homoplasia dado que también se presenta en otros clados: los Euphractini (Dasypodidae) y *Peltephilus*.

La cuarta sinapomorfia corresponde al estrechamiento de la porción anterior del paladar al nivel de los primeros molariformes. Una convergencia anterior de los molariformes se hace más manifiesta y consecuentemente el ancho paladar en la porción anterior es menor que el ancho a nivel de los últimos molariformes.

La quinta sinapomorfia está relacionada con el desarrollo del proceso ventral del arco cigomático que está vinculado con una mayor o menor inserción del músculo masetero. Esta apófisis descendente está muy desarrollada desde las formas basales de

gliptodóntidos, los Propalaeohophorinae, y son más largos y ensanchados en los taxones más derivados. Este carácter se presenta de forma intermedia en los Pampatheriidae, mucho menos prominente que en los Glyptodontidae, pero mucho más desarrollado que en cualquier especie de Dasypodidae o Peltephilidae.

La sexta sinapomorfia también es un resultado homoplásico, en donde se verifica la forma de la sutura yugal/escamoso, en vista lateral con una orientación oblicua en relación al eje longitudinal del cráneo. Este carácter es compartido con Dasypodinae y Tolypeutinae.

La última sinapomorfia es la presencia del proceso angular desarrollado. El proceso angular está vinculado con el desarrollo relativo de los músculos elevadores de la mandíbula (HIIMAE, 2000), juntamente con el proceso coronoideo.

Vassallia, *Plaina* y *Pampatherium* comparten una única sinapomorfia: la elevación central longitudinal de los osteodermos es aplanada. Los tres géneros mencionados presentan en la superficie expuesta una elevación central poco delimitada. SCILLATO-YANÉ (1982: 67) comenta que *Vassallia* podría ser el antecesor estructural de *Pampatherium*. Esta propuesta fue confirmada mediante resultados del estudio del aparato masticatorio (VIZCAÍNO *et al.*, 1998, DE IULIIS *et al.*, 2000). Posteriormente, SCILLATO-YANÉ *et al.* (2005) mencionan que la elevación central longitudinal aplanada es un carácter derivado, una sinapomorfia de *Vassallia–Pampatherium*, sin que los autores hayan utilizado un enfoque cladístico. Muy posiblemente, y de acuerdo con SCILLATO-YANÉ (1980), se deduce que a partir de una elevación central longitudinal más estrecha (carenada) dicha estructura se ensancha posteriormente y queda casi imperceptible. En esta Tesis, se confirma las propuestas mencionadas (*i.e.* la relación *Vassallia–Pampatherium*), pero con una nueva interpretación, *Vassallia* es el grupo hermano del clado *Plaina–Pampatherium*.

La separación de *Vassallia minuta* de *Plaina* y *Pampatherium* se debe a que los molariformes posteriores (mf5–mf9) de *V. minuta* son bilobulados, tal como se observan las especies de *Holmesina*; en cambio en *Plaina* y *Pampatherium* son trilobulados y con dos capas de osteodentina diferenciadas. *Holmesina* (con molariformes bilobulados) presenta la osteodentina muy débil, estando mejor adaptada al consumo de vegetales más blandos (VIZCAÍNO *et al.*, 1998, DE IULIIS *et al.*, 2000). La superficie oclusal de los molariformes de *V. minuta* está rota, por lo tanto es necesario conocer nuevos materiales

para corroborar la presencia de osteodentina débil. No obstante, es probable que *V. minuta* haya tenido requerimientos alimenticios similares a los de *Holmesina* y diferentes de aquellos de *Plaina* y *Pampatherium*.

La relación entre *Pl. brocherense*, *Pl. subintermedia* y *Pl. intermedia* queda irresuelta dado que para *Pl. brocherense* y *Pl. subintermedia* solo se conocen osteodermos, en particular la última especie está representada solo por tres osteodermos. La falta de materiales comparación genera un alto número de entradas faltantes en la matriz, lo cual afecta el grado de resolución del análisis (*vide* KEARNEY & CLARK, 2003). *Plaina brocherense* presenta una autopomorfia; los márgenes laterales de los osteodermos fijos son más anchos que en *Pl. subintermedia* y *Pl. intermedia*.

El clado *Pampatherium* se encuentra bien soportado, dado que cuenta con seis sinapomorfias.

1) Los osteodermos cuentan con una porción intermedia muy larga abarcando más de la mitad del largo total de la superficie articular anterior. Probablemente, el desarrollo de la porción intermedia en su largo es resultado de una porción posterior menor; contrariamente a lo que ocurre en *Holmesina* en la cual los osteodermos presentan una porción posterior mayor y la porción intermedia es más corta.

2) Los osteodermos de *Pampatherium* presentan una ornamentación desde muy simple a medianamente elaborada con respecto a los demás taxones de la familia. En la superficie esculpida se verifica depresiones longitudinales muy superficiales. Esta particularidad está relacionada, evidentemente con una elevación central longitudinal aplanada o difusa.

3) Otra característica importante de *Pampatherium* es que la parte más anterior de la serie dentaria se caracteriza por presentar una porción desdentada mayor equivalente al diámetro de dos molariformes. Hasta el momento no hay estudios morfofuncionales que interpreten esa característica morfológica en el género, pero sí en los Glyptodontidae. Estos resultados podrían servir para intentar aclarar las diferencias entre el clado *Pampatherium* con los demás grupos. VIZCAÍNO *et al.* (2011) evalúan algunas especies de Glyptodontidae; en su trabajo, los autores utilizan el método RMW (*relative muzzle width index*) que permite separar nichos ecológicos de diferentes grupos. Los resultados propuestos por

VIZCAÍNO *et al.* (2011) revelan que los propaleoploforinos, que presenta un hocico relativamente menor (porción desdentada menor), se alimentaban de forma más selectiva en hábitats moderadamente cerrados, mientras que las formas más grandes, representados por *G. reticulatus* y *Pa. tuberculatus*, se alimentaban al bulto en ambientes relativamente más abiertos. Haciendo un cotejo con estos resultados *Pampatherium* con un hocico mayor estaría mejor adaptado a una vegetación abrasiva típicas de áreas abiertas.

4) Los frontales de *Pampatherium* (*P. typum* y *P. humboldtii*) son mucho más aplanados que en otros taxones (*e.g. Holmesina*).

5) El alargamiento de los frontales.

6) A nivel de la sínfisis mandibular están insertos más de cuatro molariformes; en cambio, en otras especies solamente cuatro, la mandíbula de *Pampatherium* alcanzó un máximo desarrollo en tamaño y robustez, en estos la sínfisis es más larga y se extiende hacia abajo.

A nivel del otro gran clado Gen. nov., sp. nov. A, se establece una sinapomorfia: la textura de los osteodermos es medianamente rugosa. La rugosidad (puntuaciones en la superficie expuesta) se relaciona con una mayor o menor adherencia de la escama córnea al osteodermo (WOLF, 2007). Otra hipótesis que se puede plantear es que en Gen. nov., sp. nov. A, la elevación central longitudinal (es la más carenada respecto a otras especies de Pampatheriidae) podría servir como una superficie de contacto para compensar una superficie menos rugosa. Cabe destacar que este taxón es, hasta el momento, el pampatérico más antiguo (Mustersense, Eoceno tardío, Patagonia); anteriormente los registros estaban limitados al Mioceno medio de Colombia (EDMUND & THEODOR, 1997). Probablemente la ornamentación más marcada de esta especie sea un carácter plesiomórfico, suponiendo que la elevación central longitudinal más ancha y aplanada es posterior a la carenada. Nuevos elementos de juicio van a permitir concretar y establecer la relaciones de Gen. nov., sp. nov. A con las demás especies.

Otro clado no resuelto es la reunión de *Holmesina floridana* + Gen. nov., sp. nov B y se agrupan solamente por la presencia de una única sinapomorfia. En ambas especies los márgenes laterales y varían en su ancho entre 3 mm y menor a 4 mm. *Holmesina floridana* se establece por presentar una autopomorfia correspondiente a la gran rugosidad de los

osteodermos. La ubicación de *H. floridana* en este clado resulta en que el clado *Holmesina* es polifilético. Posiblemente, esta especie pertenezca a otro género.

Gen. nov., sp. nov. B presenta dos autopomorfias: la porción intermedia de los osteodermos móviles y semimóviles son muy grandes en relación a la superficie articular anterior (*vide supra*, la explicación de este estado en *Pampatherium*); y la elevación central longitudinal es carenada y ramificada, dado que la superficie expuesta del osteodermo es poco rugosa, la elevación central longitudinal que también es carenada, pero poco delimitada debido a depresiones longitudinales poco profundas. En consecuencia, las proyecciones laterales de la elevación central longitudinal aumenta notablemente la superficie de adherencia de la escama córnea.

El clado *Scirrotherium* (*S. hondaense* y *S. carinatum*) está definido por una única sinapomorfia: las depresiones longitudinales de los osteodermos son muy profundas, en particular en *S. carinatum*. Como fuera mencionado, las depresiones longitudinales y elevaciones centrales longitudinales sirven como una superficie de contacto para reforzar la fijación de la escama córnea. *Scirrotherium carinatum* presenta un automopomorfia: elevación central longitudinal muy carenada. *Scirrotherium hondaense* presenta en la región angular una superficie rugosa, esta especie se conocen varios materiales, pero muchos se encuentran en un estado muy fragmentario, lo que dificulta en gran parte la codificación de caracteres.

El clado *Kraglievichia–Holmesina* (excepto *H. floridana*) se sostiene a base de tres sinapomorfias. Estas sinapomorfias corresponden a la morfología de la superficie expuesta de los osteodermos. La primera sinapomorfia corresponde a las porciones intermedias (móviles o semimóviles del escudo pélvico) muy profundas. En los osteodermos con la porción intermedia larga (*Pampatherium*) se verifica una superficie menos profunda, en cambio porciones intermedias más pequeñas muestran un desnivel mayor.

La segunda sinapomorfia se refiere al ancho y convexidad de la elevación marginal, esto se debe principalmente al desarrollo de las depresiones longitudinales (una a cada lado) que delimitan esta superficie que puede estar a la misma altura de la elevación central longitudinal o más baja.

La última sinapomorfia está relacionada con la forma de la elevación central longitudinal, redondeada y convexa, más delimitada que en *Holmesina*. De la misma forma que las depresiones longitudinales (profundas) delimitan la elevación marginal lateralmente, da la forma característica de la elevación central longitudinal. Las respuestas adaptativas de estas adaptaciones, como ya fuera mencionado, es una mayor adherencia de escamas córneas.

EDMUND (1985b) ya había anticipado un cierto parentesco entre *Kraglievichia* y *Holmesina*, debido a semejanzas ornamentales de los osteodermos. SCILLATO-YANÉ *et al.* (2005) proponen que *Holmesina* evoluciona en América de Norte resultado de la inmigración de un pampatérico sudamericano (*Kraglievichia?* [sic]). El resultado del análisis aquí propuesto refuerza en parte esta teoría, dado que *H. floridana* se aparta del clado *Kraglievichia*–*Holmesina*.

Kraglievichia paranensis presenta tres autopomorfias. La primera autopomorfia corresponde a que los márgenes laterales son muy estrechos. Una posible explicación para esta extrema reducción de los márgenes sería que toda la región central que está delimitada lateralmente por la elevación marginal se ensanchó notablemente hacia los lados. La segunda autopomorfia comprende la histología de los molariformes, donde se verifica la presencia de dos capas (axial y externa) distintas de osteodentina. Es sabido que esta adaptación en *Plaina* y *Pampatherium* está relacionada a una dieta de vegetales más duros o abrasivos. La última autopomorfia se relaciona con la convexidad de los frontales. *Kraglievichia* cf. *paranensis* presenta frontales muy rectos en relación a los demás Pampatheriidae. DE IULIIS & EDMUND (2002) mencionan que esta particularidad en esta especie está vinculada con el desarrollo de los parietales, muy largos.

El último gran clado reúne las especies pleistocenas de *Holmesina*. Este grupo queda establecido por la presencia de tres sinapomorfias, de las cuales dos corresponden a características de los osteodermos. Los osteodermos de *Holmesina* son muy rugosos, principalmente en *H. paulacoutoi*, en la cual resulta una escama córnea muy adherida al osteodermo. La segunda sinapomorfia es una homoplasia con las especies de *Pampatherium*; el tamaño de la porción intermedia con respecto a la superficie articular anterior. La última sinapomorfia corresponde a la forma de los molariformes generalmente

bilobulados con ciertas particularidades de acuerdo con la especie evaluada. En *H. rondoniensis* y *H. occidentalis* los molariformes presentan lóbulos más definidos (en forma de 8) en tanto que *H. major*, *H. paulacoutoi* y *H. septentrionalis* presentan en uno u otro molariforme un tercer lóbulo rudimentario.

En este análisis se confirma una mayor proximidad de *H. rondoniensis* con *H. occidentalis*, inicialmente propuesta por GÓIS *et al.* (2012b: 223). Los autores comentan: “De todas las especies comparadas sólo *Holmesina occidentalis* se asemeja en rasgos generales a la nueva especie, pero se distingue de ella no sólo por su tamaño, sino por su morfología propia. Es probable que la similitud entre ambas especies esté relacionada con su proximidad temporal y geográfica de diferenciación, ya que restos de *H. occidentalis* están registrados en Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela, y *H. rondoniensis* sp. nov. está registrado más al sur de la Amazonia, en Brasil”.

Holmesina rondoniensis presenta dos autopomorfias: arcada cigomática sin la típica elevación dorsoventral y sin el proceso infraorbitario, caracteres que sugieren una menor acción muscular del masetero. En consecuencia, es factible suponer que *H. rondoniensis*, menos robusta que en cualquier otra especie del género, es una especie adaptada al consumo de vegetales más blandos.

El último clado incluye *H. major*, *H. paulacoutoi* y *H. septentrionalis* y quedan establecidas por la presencia de dos sinapomorfias. La primera sinapomorfia corresponde a máxima anchura de los márgenes laterales en los osteodermos fijos. En estas especies, los márgenes son muy anchos. De acuerdo con lo inferido anteriormente para *K. paranensis*; márgenes laterales muy estrechos está relacionado con el desarrollo de la elevación marginal, en cambio en estas especie la elevación marginal es menos ancha. Dentro de este clado, *H. septentrionalis* se destaca en un particular, la elevación central longitudinal es carenada.

6. CONCLUSIONES

6.1. Nomenclaturales

El análisis nomenclatural efectuado en el marco de esta Tesis indica que, en cuanto al nombre *Pampatherium* (= *Chlamydothierum* Lund, 1839 [LUND, 1839: 69; *non* BRONN, 1838: 1258; o *Chlamytherium* in ÖRSTED, 1839, *lapsus pro* LUND, 1839: 69]), los autores y fecha correctos son GERVAIS & AMEGHINO (1880) y no AMEGHINO (1875) o AMEGHINO (1891), sugerida por algunos autores (*vide* Cáp. 1:6–8).

6.2. Taxonómicas

En primera instancia, se excluye *Machlydothierum* Ameghino, 1902 (*in partim* *Yuruatherium*) de la familia Pampatheriidae. Por el momento, el autor de esta Tesis Doctoral asume la misma postura que MCKENNA & BELL (1997) y considera *Machlydothierum* como un Cingulata *incertae sedis*. Asimismo, otros tres taxones que fueron interpretados como Pampatheriidae, se consideran como no pertenecientes a la familia, a saber: 1) *Chlamydothierum?* *extremum* Ameghino, 1886; 2) *Chlamydothierum?* *australe* Ameghino, 1887; y 3) *Pampatherium?* *pygmaeum* Ameghino, 1891. La primera especie corresponde a un Milodontidae indeterminado. La segunda se constituyó con material de dos taxones distintos. El material tipo de la especie fue un osteodermo cefálico (sintipo, MLP 69-IX-5-14) y una porción de rama mandibular (sintipo, MLP[-]); el osteodermo cefálico pertenece a un Propalaeohoplophorinae, muy posiblemente a *Eucinepeltus*; la rama mandibular, a Proeutatus. La tercera especie está vinculada a los Eutatini, probablemente con *Proeutatus*.

Previamente a esta contribución, se reconocían 15 especies de pampatéridos, de las cuales 14 resultaron válidas, a saber:

- 1) *Scirrotherium hondaense* Edmund, 1997.
- 2) *Kraglievichia paranensis* (Ameghino, 1883).
- 3) *Vassallia minuta* (Moreno & Mercerat, 1891).
- 4) *Plaina intermedia* (Ameghino, 1888).
- 5) *Pl. subintermedia* (Rovereto, 1914).
- 6) *Pl. brocherense* Castellanos, 1956.
- 7) *Pampatherium humboldtii* (Lund, 1839).

- 8) *P. typum* Gervais & Ameghino, 1880.
- 9) *P. mexicanum* Edmund, 1996.
- 10) *Holmesina major* (Lund, 1842).
- 11) *H. septentrionalis* (Leidy, 1889).
- 12) *H. occidentalis* (Hoffstetter, 1952).
- 13) **H. floridana* (Robertson, 1976) (*vide infra*).
- 14) *H. paulacoutoi* (Cartelle & Bohórquez, 1985).

En esta Tesis, no se considera válida la especie *V. maxima* Castellanos, 1946, que pasa ser un sinónimo junior de *Pl. intermedia*. El autor opina que la especie *H. floridanus* corresponde a un género nuevo. Además, se reconocieron cuatro nuevas especies.

15) *S. carinatum* Góis, Scillato-Yané, Carlini & Guilherme, 2012.

16) *H. rondoniensis* Góis, Scillato-Yané, Carlini & Ubilla, 2012.

16) Gen. nov., sp. nov. A Góis, González Ruiz, Ciancio & Scillato-Yané (en desarrollo).

17) Gen. nov., sp. nov. B Góis, Scillato-Yané, Ciancio, González Ruiz & Soibelzon (en desarrollo).

6.3. Morfológicas

6.3.1. Morfología de los osteodermos y coraza

Los Pamphateriidae poseen varias características morfológicas compartidas con los Dasypodidae, Peltephilidae y Glyptodontidae. Las regiones de la coraza (escudete cefálico, coraza dorsal [escudo escapular, región intermedia móvil y escudo pélvico] y estuche caudal) se asemejan a aquellas de la mayoría de los Dasypodidae.

Curiosamente, los pamphaterídeos tuvieron una extrema reducción en el número de bandas móviles (solamente tres), a semejanza de *Tolypeutes*.

Una de los principales rasgos de los osteodermos de la referida familia es una simplificación ornamental, es decir la ausencia de figuras periféricas y surcos central y radiales. Por lo expuesto, GÓIS *et al.*, (2012c) y SCILLATO-YANÉ (en prensa) proponen una nueva nomenclatura con nombres adecuados conceptualmente. Así, los nombres tradicionales referidos para los Dasypodidae y Glyptodontidae no son equivalentes con

las estructuras presentadas por los Pampatheriidae (*vide* Cáp. 2: 28–30). En tal sentido, GONZÁLEZ RUIZ *et al.*, (enviado) proponen que es posible aplicar los mismos términos de la nueva nomenclatura de los pampatéridos a otros cingulados, como los Peltephilidae Ameghino, 1894.

6.3.2. Cráneo-dentarios

Los cráneos de los Pampatheriidae son muy peculiares y guardan una similitud general con aquellos de los Euphractini, pero la dentición resulta más próxima a la de los Glyptodontidae. El cráneo de los Pampatheriidae es proporcionalmente más largo que el de los euphractinos, pero más robusto. La mandíbula es sumamente robusta, sobre todo en las formas pleistocenas (*e.g. Pampatherium*), con un amplia región angular muy rugosa interna y externamente y una rama ascendente muy alta.

6.3.3. Postcráneo

Los huesos apendiculares presentan características compartidas con los Dasypodidae y Glyptodontidae. En los miembros anteriores, especialmente en las manos, la morfología se acerca más a la de un dasipódido. Esta similitud con los dasipódidos no implica necesariamente el hábito cavador propio de los armadillos, pues en los pampatéridos el húmero no presenta una cresta supinatoria tan desarrolladas con en estos últimos. Por poseer los miembros posteriores más robustos que los anteriores y los pies con las falanges ungueales semejantes entre sí, cortas y deprimidas, los pampatéridos se asemejan más a los gliptodóntidos.

6.3.4. Filogenéticas

En lo que respecta a las relaciones externas, se reconoce la monofilia de los Dasypodoidea (Dasypodidae+Peltephilidae). Las conclusiones de este trabajo dan cuenta de distintos aspectos sobre la sistemática y evolución de los pampatéridos. Por un lado se corrobora la monofilia del grupo, en el cual se incluyeron todos los taxones formalmente reconocidos y algunos nuevos. Aparecen como relacionados con los Glyptodontidae, conformando el clado Glyptodontoidea. Este clado se establece por la presencia de trece sinapomorfias. Los Pampatheriidae quedan establecidos por siete sinapomorfias, de las cuales cinco son exclusivas.

6.3.5. Perspectivas futuras

El tema de Tesis Doctoral del postulante “Análisis morfológico y afinidades de los Pamphathiidae (Mammalia, Xenarthra)” ha incluido una revisión sistemática y evolutiva de todos los Pamphathiidae y un cotejo con otros cingulados. No obstante, el estudio de la anatomía y sistemática de los Pamphathiidae continúa siendo un campo de investigación de gran interés. En primer lugar, son necesarias exploraciones y explotaciones de yacimientos paleontológicos que pueden proveer novedosos materiales. Asimismo, sería deseable poder alcanzar (por medio de lo recién mencionado) un conocimiento de los pamphatíridos paleógenos y neógenos comparable al que poseemos de los cuaternarios. Por otra parte, el estudio de la paleobiogeografía del grupo es una temática que prácticamente aun no ha sido abordada. También los estudios paleoclimáticos y paleoambientales en general basados en los pamphatíridos ofrecen un vasto campo futuro, según se deduce de los pocos trabajos existentes (VIZCAÍNO *et al.*, 1998; SCILLATO-YANÉ *et al.*, 2005).

Otro campo que se abre actualmente es el de la paleohistología. Hay actualmente solo tres trabajos sobre paleohistología de los osteodermos de los pamphatíridos (HILL, 2006; WOLF, 2007; WOLF *et al.*, 2011), y los tres fueron realizados en Estados Unidos de América y con formas norteamericanas; consecuentemente, son enormes las posibilidades que se abren en América del Sur en este sentido. El estudio comparado de la paleohistología de los osteodermos posibilitará propuestas filogenéticas que podrán confrontarse con las ya adelantadas.

7. Bibliografía

ABRANTES, E.A.L. & BERGQVIST, L.P. 2006. Propuesta filogenética para los Dasypodidae (Mammalia: Cingulata). En: *Paleontologia de Vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas*, GALLO, V., BRITO, P.M., SILVA, H.M.A. & FIGUEIREDO, F.J., eds, Rio de Janeiro, Interciencia, 1: 261–274.

AGUILAR, D.H. & LAURITO, C.A. 2009. El armadillo gigante (Mammalia, Xenarthra, Pamphathiidae) del río Tomayate, Blancano tardío–Irvingtoniano, El Salvador, América Central. *Revista Geológica de América Central*, 41: 25–36.

ANDREIS, R.R. 1977. Geología del área de Cañadón Hondo, Departamento de Escalante, Provincia de Chubut, República Argentina. *Obra de Centenario del Museo de La Plata*, 4: 77–102.

AMEGHINO, F. 1883. Sobre una colección de mamíferos fósiles del piso mesopotámico de la formación patagónica recogidos por el Prof. Pedro Scalabrini. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 5: 101–116.

AMEGHINO, F. 1885. Nuevos restos de mamíferos fósiles Oligocenos recogidos por el Profesor Pedro Scalabrini y pertenecientes al Museo Provincial de la ciudad de Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 8: 5–207.

AMEGHINO, F. 1886. Contribuciones al conocimiento de los mamíferos fósiles de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 9: 5–228.

AMEGHINO, F. 1887. *Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de Patagonia austral*. Buenos Aires, 26 pp.

AMEGHINO, F. 1888. *Lista de las especies de mamíferos fósiles del Mioceno superior de Monte Hermoso hasta ahora conocidas*. Buenos Aires, 21 pp.

AMEGHINO, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 6: 1–1027.

AMEGHINO, F. 1891a. Caracteres diagnósticos de cincuenta especies nuevas de mamíferos fósiles argentinos. *Revista Argentina de Historia Natural*, 1: 129–167.

AMEGHINO, F. 1891b. Mamíferos y aves fósiles argentinas. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural*, 1: 240–259.

AMEGHINO, F. 1895. Sur les édentés fossiles de l' Argentine: Examen critique, révision et correction de l' ouvrage de R. LYDEKKER: "The extinct edentates of

Argentina". *Revista del Jardín Zoológico de Buenos Aires*, 3: 97–192. Obra incompleta, ver Ameghino (1920).

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: 405–521.

AMEGHINO, F. 1902. Notices préliminaires sur des Mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 17: 5–70.

AMRINE-MADSEN, H., KLOEPFLI, K.P., WAYNE, R.K. & SPRINGER, M.S. 2003. A new phylogenomic marker, apolipoprotein B, provides compelling evidence for eutherian relationships. *Molecular Phylogenetic Evolution*, 28: 225–240.

ANAYA, F. & MACFADDEN, B.J. 1995. Pliocene mammals from Inchasí Bolivia: the endemic fauna just before the Great American Interchange. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 43: 87–140.

BARGO, M.S., MENEGAZ, A., PRADO, J.L., SALEMME, M.C., TAMBUSI, C.P. & TONNI, E.P. 1986. Mamíferos y bioestratigrafía. Una nueva Fauna Local de la Unidad Mamífero Lujanense (Pleistoceno tardío) de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana*, 23: 229–232.

BASKIN, J.A. & THOMAS, R.G. 2007. South Texas and the Great American Interchange. *Gulf Coast Association of Geological Societies Transactions*, 57: 37–45.

BERGQVIST, L.P., ABRANTES, E.A.L. & AVILLA, L.S. 2004. The Xenarthra (Mammalia) of São José de Itaboraí Basin (upper Paleocene, Itaboraian), Río de Janeiro, Brazil. *Geodiversitas*, 26: 323–337.

BONALUMI, A., MARTINO, R., BALDO, E., ZARCO, J., SFRAGULLA, J., CARIGNANO, C., KRAEMER, P., ESCAYOLA, M., TAUBER, A., CABANILLAS, A., JURI, E. & TORRES, B. 1999. Hoja Geológica 3166-IV, Villa Dolores. Provincias de Córdoba, La Rioja y San Luis. *Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino*, Buenos Aires, 123 pp.

BONDESIO, P., LAZA, J.H., SCILLATO-YANE, G.J., TONNI, E.P. & VUCETICH, M.G. 1980. Estado actual del conocimiento de los vertebrados de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno temprano) de la provincia de Buenos Aires. *II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología*. Actas, 3: 101–127.

BORDAS, A.F. 1939. Craniometría y región auditiva de “*Chlamytherium typum*” Ameghino. *Physis (Revista de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales)* 14: 447–460.

BOSSI G.E., Ovejero, R. & Strecker, M. 1987. Correlación entre los perfiles del Terciario superior en la Puerta de Corral Quemado-Hualfin y de Entre Ríos (Chiquimil). Provincia de Catamarca, Argentina. En: *X Congreso Geológico Argentino*, San Miguel de Tucumán. Resúmenes, 2: 117–120.

BOSSI, G.E., MURUAGA, C.M., SANAGUA, J.G., HERNANDO, A. & AHUMADA, A. 1993. Geología y estratigrafía de la cuenca Neógena Santa María-Hualfin (Departamentos Santa María y Belén, Provincia de Catamarca). En: *Congreso XXII Geológico Argentino*, Mendoza, Argentina. Resúmenes, 2: 156–165.

BOSSI, G.E. & MURUAGA, C. 2009. Estratigrafía e inversión tectónica del 'rift' neógeno en el Campo del Arenal, Catamarca, NO Argentina. *Andean Geology*, 36: 311–341.

BRANDONI, D. & SCILLATO-YANÉ, G.J. 2007. Los Megatheriinae (Xenarthra, Tardigrada) del Terciario de Entre Ríos, Argentina: aspectos taxonómicos y sistemáticos. *Ameghiniana*, 44: 427–434.

BRANDONI, D. 2010. On the systematic of *Ortotherium* (Xenarthra, Tardigrada, Megalonychidae) from the “Conglomerado osífero” (Late Miocene) of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30: 975–980.

BRAVARD, A. 1858. *Monografía de los terrenos marinos Terciarios de las cercanías del Paraná*. Imprenta del Congreso de la Nación (Versión facsimilar). Buenos Aires, 1995, 1–107.

BRONN, M. 1838. *Lethea Geognostica*, 2: 545–1350.

CAHN, A.R. 1922. *Chlamytherium septentrionalis*, a new fossil edentate to the fauna of Texas. *Journal of Mammalogy*, 3: 22–24.

CAMIN, J.H. & SOKAL, R.R. 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution*, 19: 311–326.

CARLINI, A.A. & SCILLATO-YANÉ, G.J. 1993. Origin and evolution of the “Glyptodontoids”. *Journal of Vertebrate Palaeontology* 3 (supplement 13), 28A.

CARLINI, A.A. & SCILLATO-YANÉ, G.J. 1996. *Chorobates recens* (Xenarthra, Dasypodidae) y un análisis de la filogenia de los Euphractini. *Revista Museo La Plata*, 9: 225–238.

CARLINI, A.A. & SCILLATO-YANÉ, G.J. 1999. Evolution of Quaternary Xenarthrans (Mammalia) of Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 149–175.

CARLINI, A.A. & TONNI, E.P. 2000. *Mamíferos Fósiles del Paraguay*. Cooperación Técnica Paraguayo-Alemana, Proyecto Sistema Ambiental del Chaco, Proyecto Sistema Ambiental Región Oriental, Buenos Aires, 108 pp.

CARLINI, A.A., SCILLATO-YANE, G.J., GOIN, F.J. & PRADERIO, F. 2002a. Los Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Eoceno. 1) El registro en Paso del Sapo, NO de Chubut (Argentina): exclusivamente Astegotheriini. *1º Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*. Santiago, Chile. Resúmenes, p. 23.

CARLINI, A.A., SCILLATO-YANE, G.J., MADDEN, R.H., CIANCIO, M.R. & SOIBELZON, E. 2002c. Los Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Eoceno. 3) Las especies del Casamayorensis de la Barranca Sur del lago Colhué Huapí, S de Chubut (Argentina): el establecimiento de los Euphractinae. *1º Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*. Santiago, Chile. Resúmenes, p. 24–25.

CARLINI, A.A., SOIBELZON, E. & CIANCIO, M.R. 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*. Santiago, Chile. Resúmenes, p. 24.

CARLINI, A.A., CIANCIO, M.R. & SCILLATO-YANE, G.J. 2005. Los Xenarthra de Gran Barranca, más de 20 Ma de historia. *XVI Congreso Geológico Argentino*. La Plata, Argentina. Resúmenes, p. 419–424.

CARLINI, A.A., ZURITA, A.E. & MIÑO-BOLINI, A.R. 2008. Reseña paleobiogeográfica de los Xenarthra (Mammalia) del Pleistoceno tardío de la región Mesopotámica (Argentina). En: *Temas de la biodiversidad del litoral fluvial argentino III*, ed., Aceñolaza, F.G. INSUGEO, Serie Correlación Geológica, Tucumán, 17: 259–270.

CARLINI, A.A., CIANCIO, M.R., FLYNN, J.J., SCILLATO, G.J. & WYSS, A.R. 2009. The phylogenetic and biostratigraphic significance of new armadillos (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae, Euphractinae) from the Tinguirirican (early Oligocene) of Chile. *Journal of Systematic Paleontology*, 7: 489–503.

CARLINI, A.A., CIANCIO, M.R. & SCILLATO-YANÉ, G.J. 2010. Middle Eocene-early Miocene Dasypodidae (Xenarthra) of southern South America, successive faunas in

Gran Barranca; biostratigraphy and paleoecology. En: The paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia, MADDEN, R.H., CARLINI, A.A. & VUCETICH, M.G., eds, Cambridge University Press, p. 106–129.

CARLINI, A.A. & ZURITA, A.E. 2010. An introduction to cingulate evolution and their evolutionary history during the Great American Biotic Interchange: Biogeographical clues from Venezuela. En: *Urumaco & Venezuelan Paleontology*, SÁNCHEZ-VILLAGRA, M.R., ANGUILERA O.A. & CARLINI A.A., eds., Indiana University Press, p. 233–255.

CARTELLE, C. CÂMARA, B.G. & PRADO, P.I.L. 1991. Estudo comparativo dos esqueletos da mão e pé de *Pampatherium humboldtii* (Lund, 1839) y *Holmesina paulacoutoi* (Cartelle & Bohórquez, 1985) Edentata, Pampatheriinae. *Anais do XI congresso Brasileiro de Paleontologia* (11, 1989). *Anais*, Curitiba, Brasil UFPR, p. 621–634.

CARTELLE, C. 1992. *Edentata e Megamamíferos herbívoros da Toca dos ossos, Orolândia, Bahia, Brasil*. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Minas Gerais. 600pp.

CARTELLE, C. 1999. Pleistocene mammals of the Cerrado and Caatinga of Brazil. En: *Mammals of the Neotropics*, EISENBERG, J.F. & REDFORD, K.H., eds, The University of Chicago Press, p. 27–46.

CARTELLE, C. & BOHÓRQUEZ, G.A. 1985. *Pampatherium paulacoutoi*, uma nova espécie de tatu gigante da Bahia, Brasil (Edentata, Dasypodidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 2: 229–254.

CASTELLANOS, A. 1927. Breve notas sobre los Clamidoterios. *Publicación del Centro Estudiantes de Ingeniería de Rosario*, p. 1–8.

CASTELLANOS, A. 1931. "La librería del *Glyptodon*" de Ameghino. *Cultura, Órgano de la Biblioteca Popular Bernardino Rivadavia* 3: 4–9.

CASTELLANOS, A. 1932. Nuevos géneros de gliptodontes en relación con su filogenia. *Physis*, 11: 92–100.

CASTELLANOS, A. 1937. Anotaciones sobre la línea filogenética de los Clamiterios. *Publicación Instituto Fisiografía y Geología*, Universidad Nacional Litoral, Rosario Argentina, 8: 1–35.

CASTELLANOS, A. 1942a. A propósito de los géneros *Plohophorus*, *Nopachthus* y *Panochthus* (3a. parte). *Publicación Instituto Fisiografía y Geología*, Universidad Nacional Litoral, Rosario Argentina, 11: 413–592.

CASTELLANOS, A. 1942b. Los sedimentos prepampeanos del Valle del Nono (Sierra de Córdoba) Argentina. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología de la Universidad Nacional del Litoral*, 13: 5–62.

CASTELLANOS, A. 1944. Paleontología estratigráfica de los sedimentos neógenos de la provincia de Córdoba. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología de la Universidad Nacional del Litoral*, 23: 5–47.

CASTELLANOS, A. 1946. Una nueva especie de Clamiterio *Vassalia maxima* n. sp. *Publicación Instituto Fisiografía y Geología*, Universidad Nacional Litoral, Rosario Argentina, 26: 1–47.

CASTELLANOS, A. 1951. Un nuevo género de Esclerocaliptino (“*Isolinia*”) descubierto en el araucaniano del Valle de Los Reartes (Sierras de Córdoba). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 6: 95–100.

CASTELLANOS A. 1956a. Rasgos geomorfológicos del valle de Los Reartes (Sierra de Córdoba). *GAEA*, 10: 21-56.

CASTELLANOS, A. 1956b. Nota preliminar sobre nuevos restos de mamíferos fósiles en el Brocherense del Valle de los Reartes (Provincia de Córdoba, Argentina). *XX Congreso Geológico Internacional*, México, p. 217–233.

CASTELLANOS, A. 1957. Nuevos géneros de Clamiterio y de ciervo y una nueva especie de *Plohophorus*. *Ameghiniana*, 3: 5–8.

CASTELLANOS, A. 1958. Nota preliminar sobre nuevos restos de mamíferos fósiles en el Brocherense del Valle de Los Reartes (provincia de Córdoba, Argentina). *Congreso Geológico Internacional (1956) México*, 217–233.

CASTELLANOS, A. 1959. Trascendencia de la obra de Florentino Ameghino. *Revista de la Facultad de Ciencias Naturales de Salta*, 1: 35–56.

CHIMENTO, N.R. & AGNOLIN, F.L. 2011. Mamíferos del pleistoceno superior de Santiago del Estero (Argentina) y sus afinidades paleobiogeográficas. *Papeis Avulsos de Zoologia*, 51: 83–100.

CIANCIO, M.R., KRMPOTIC, C.M., SOIBELZON, E. & URRUTIA, J.J. 2006. Los Dasypodoidea (Mammalia, Xenarthra) de la Formación Lomas de las Tapias, San Juan, Argentina. Implicancias paleobiogeográficas. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 43: 4R.

CIANCIO, M.R., CARLINI, A.A., CAMPBELL, K.E. & SCILLATO-YANÉ. 2012. New Paleogene cingulates (Mammalia, Xenarthra) from Santa Rosa, Perú and their importance in the context of South American fauna. *Journal of Systematic Paleontology*, 1–15.

CIONE, A.L. & TONNI, E.P. 1995. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico Superior de la región pampeana. En: *Evolución biológica de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el mediterráneo occidental.*. ALBERDI, M.T., LEONE G. & TONNI E.P., eds, Madrid, Monografías, 12: 49–74.

CIONE, A.L. & TONNI, E.P. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of upper-most Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 12: 23–51.

CIONE, A.L., TONNI, E.P., BOND, M.; CARLINI, A.A., PARDIÑAS, U.F.J., SCILLATO- YANÉ, G.J., VERZI, D. & VUCETICH, M.G. 1999. Occurrence charts of Pleistocene mammals in the Pampean area, eastern Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, Special Volume 12, Quaternary vertebrate paleontology in South America, TONNI, E.P. & CIONE, A.L., eds., p. 53–73.

CIONE, A.L., AZPELIGUETA, M., BOND, M., CARLINI, A.A., CASCIOTTA, J.R., COZZUOL, M.A., DE LA FUENTE, M., GASPARINI, Z., GOIN, F.J., NORIEGA, J.I., SCILLATO-YANÉ, G.J., SOIBELZON, L., TONNI, E.P., VERZI, D. & VUCETICH, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina. En: *El Neógeno de Argentina*, ACEÑOLAZA, F.G. & HERBST, R., eds, INSUGEO, Serie Correlación Geológica, Tucumán, 14: 191–237.

CIONE, A.L. & TONNI, E.P. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico Superior de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Relatorio del XVI Congreso Geológico Argentino* (La Plata, 2005), “Geología y recursos minerales de la Provincia de Buenos Aires”, DE BARRIO, R.E., ETCHEVERRY R.O., CABALLÉ M.F. & LLAMBÍAS, E., eds., p. 183-200.

COPE, E.D. 1889. The edentata of North America. *American Natural History*, 23: 657–664.

COZZUOL, M.A., 1993. *Mamíferos Acuáticos del Mioceno Tardío de Argentina. Sistemática, Evolución y Biogeografía*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 148 pp.

- COZZUOL, M.A. 2006. The Acre vertebrate fauna: age, diversity, and geography. *Journal of South American Earth Sciences*, 21: 185–203.
- CROFT, D.A., FLYNN, J.J. & WYSS, A.R. 2007. A new basal Glyptodontoid and other Xenarthra of the early Miocene Chucal Fauna, Northern Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27: 781–797.
- CUVIER, G. 1796. Notice sur le squelette d'une très grande espèce de quadrupède inconnue jusqu'à présent trouvé au Paraguay et déposé au cabinet d'histoire naturelle de Madrid. *Magasin Encyclopédique: ou Journal des Sciences, des Lettres et des Arts*, 1: 303–310.
- CUVIER, G. 1798. *Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux* Baudoin, Paris.
- DALQUEST, W.W. & CARPENTER, R.M. 1988. Early Pleistocene (Irvingtonian) mammals from the Seymour Formation, Knox and Baylor Counties, Texas, exclusive of Camelidae. *Occasional Papers of the Museum Texas Tech University*, Texas, 124 pp.
- DE ALBA, E. 1953. Geología del alto Paraná, en relación con los trabajos de derrocamiento entre Ituzaingó y Posadas. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 8: 129–161.
- DE IULIIS, G., BARGO, S.M. & VIZCAÍNO, S.F. 2000. Variation in skull morphology and mastication in the fossil giant armadillos *Pampatherium* spp. And allied genera (Mammalia: Xenarthra: Pampatheriidae), with comments on their systematics and distribution. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20: 743–754.
- DOERING, A. 1882. Informe oficial de la comisión científica agregada al estado mayor general de la expedición al Río Negro, 3: 299–530.
- DE JONG, W.W., ZWEERS, A., JOYSEY, K.A., GLEAVES, J.T. & BOULTER, D. 1985. Protein sequence analysis applied to Xenarthran and Pholidote phylogeny. En: Montgomery, G.G. (ed.). *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*. Smithsonian Institution Press. 65–76.
- DELSUC, F., CATZEFLIS, F.M., STANHOPE, M.J. & DOUZERY E.J.P. 2001. The evolution of armadillos, anteaters and sloths depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: implications for the status of the enigmatic fossil *Eurotamandua*. *Proceedings of the Royal Society of London series B*, 268: 1605–1615.
- DELSUC, F., SCALLY, M., MADSEN, O., STANHOPE, M.J., DE JONG, W.W., CATZEFLIS, F.M., SPRINGER, M.S. & DOUZERY, E.J.P. 2002. Molecular phylogeny of the

living xenarthrans and the impact of character and taxon sampling on the placental tree rooting. *Molecular Biology and Evolution*, 10: 1656–1671.

DELSUC, F., STANHOPE, M.J. Y DOUZERY, E.J.P. 2003. Molecular systematic of armadillos (Xenarthra, Dasypodidae): contribution of maximum likelihood and Bayesian analyses of the mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28: 261–275.

DING, S. 1979. A new edentate from the Paleocene of Guandong. *Vertebrata Palasiatica*, 17: 57–64.

DOZO, M.T., MONTI, A., BOUZA, P., VUCETICH, M.G., VUCETICH, M.G., CIONE, A.L., TONNI, E.P. & SCILLATO-YANÉ, G.J. 2002. Geología y vertebrados continentales en cercanías de Punta Delgada (Neógeno de Península Valdés, Chubut, Argentina). En: *XV Congreso Geológico Argentino*, CABALERI, N., CINGOLANI, C.A., LINARES, E., LÓPEZ DE LUCHI, M.G., OSTERA, H.A. & PANARELLO, H.O., eds., Resúmenes 1: 536–541.

DOZO, M.T., BOUZA, P., MONTI, A., PALAZZESI, L., BARREDA, V., MASSAFERRO, G., SCASSO, A.R. & TAMBUSI, C.P. 2010. Late Miocene continental biota in Northeastern Patagonia (Península Valdés, Chubut, Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 297: 100–109.

EDMUND, A.G. 1985. The armor of fossil giant armadillos (Pampatheriidae, Xenarthra, Mammalia). *Pearce-Sellards Series, Texas Memorial Museum*, 40: 1–20.

EDMUND, A.G. 1987. Evolution of the genus *Holmesina* (Pampatheriidae, Mammalia) in Florida, with remarks on taxonomy and distribution. *Pearce-Sellards Series, Texas Memorial Museum*, 45: 1–20.

EDMUND, A.G. 1996. A review of Pleistocene giant armadillos (Mammalia, Xenarthra, Pampatheriidae). In *Paleoecology and palaeoenvironments of late Cenozoic mammals*, Stewart, K.M. & Seymour, K.L., (eds), University of Toronto Press, 300–321.

EDMUND, A.G. & THEODOR, J. 1997. A new giant armadillo. En: *Vertebrate Paleontology of the Miocene Honda Group, Republic of Colombia*, KAY, R.F., CIFELLI, R.L., FLYNN J.J. & MADDEN, R. (eds), Smithsonian Institution Press, 14: 227–232.

EDWARDS, A.W. & CAVALLI-SFORZA, L.L. 1963. The reconstruction of evolution. *Ann. Hum. Genet.*, 27: 104–105.

ENGELMANN, G.F. 1985. The phylogeny of the Xenarthra. En: *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*, MONTGOMERY, G.G., ed., Smithsonian Institution Press, 51–64.

- FERNICOLA, J.C. 2008. Nuevos aportes para la Sistemática de los Glyptodontia Ameghino 1889 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). *Ameghiniana*, 45: 553–575.
- FERNICOLA, J.C. & VIZCAÍNO, S.F. 2008. Revisión del género *Stegotherium* Ameghino, 1887 (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae). *Ameghiniana* 45: 321–332.
- FERNICOLA, J.C. & PORPINO, K.O. 2012. Exoskeleton and Systematics: A Historical Problem in the Classification of Glyptodonts. *Journal Mammalian Evolution*, 19: 1–13.
- FIELDS, R.W. 1959. Geology of the La Venta badlands, Colombia, South America. *University of California Publications in Geological Sciences*, 32: 405–444.
- FRENGUELLI, J. 1920. Contribución al conocimiento de la geología de Entre Ríos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 24: 55–256.
- GAIDO, M.F., MURRA, J.A.F. & SAPP, M. 2006. Hoja Geológica 3166-36, Valle de Calamuchita, 1:100.000. Boletín N° 361. *Instituto de Geología y Recursos Minerales*. Buenos Aires.
- GAUDIN, T.J. 1999. The morphology of xenarthrous vertebrae (Mammalia, Xenarthra). *Fieldiana*, 41: 1–38.
- GAUDIN, T.J. & BRANHAM, D.G. 1998. The phylogeny of the Myrmecophagidae (Mammalia, Xenarthra, Vermilingua) and the relationship of *Eurotamandua* to the Vermilingua. *Journal of Mammalian Evolution*, 5: 237–265.
- GAUDIN, T.J. & WIBLE, J.R. 2006. The phylogeny of living and extinct armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): a craniodental analysis. En: *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds and Reptiles*, CARRANO, M.T., GAUDIN, T.J., BLOB, R.W. & WIBLE, J.R. (eds), University of Chicago Press, 153–198.
- GERVAIS, H. & AMEGHINO, F. 1880. *Les mammifères fossiles de l'Amérique du Sud*. Paris-Buenos Aires, Savy-Ignon H., 225 p.
- GLASS, B.P. 1985. History of classification and nomenclature in Xenarthra (Edentata). En: *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilingua*, Montgomery, G. ed., Smithsonian Institution Press, p.1–3
- GÓIS, F., NASCIMENTO, E.R., PORTO, A.S., HOLANDA, E.C. & COZZUOL, M.A. 2004. Ocorrências de Cingulata dos gêneros *Kraglievichia* e *Holmesina* do Terciário e Quaternário da Amazônia Sul-Occidental. *Ameghiniana*, 49R, 41.
- GÓIS, F.L. & SCILLATO-YANÉ, G.J. 2008. Un novedoso pampatérico (Xenarthra, Glyptodontoida, Pamphateriidae) del Pleistoceno de Rondônia, sudoeste de la

Amazonia, Brasil. En: *III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Neuquén, Argentina*, Resúmenes, 1: 113.

GÓIS, F.L. & SCILLATO-YANÉ, G.J. 2010. Nueva especie de *Scirrotherium* (Xenarthra, Cingulata, Pampatheriidae) del “Conglomerado osífero”, base de La Formación Ituzaingó, provincia de Entre Ríos, Argentina. *Xº Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y XII Congreso Latinoamericano de Paleontología*, Resúmenes, p.103.

GÓIS, F.L., SCILLATO-YANÉ, G.J. & TONNI, E.P. 2012a. Presencia de *Pampatherium humboldtii* (Cingulata, Pampatheriidae), una especie intertropical en el Lujanense (Pleistoceno tardío) de Berazategui (Buenos Aires, Argentina). *XXVI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*. Universidad Maimónides, Ciudad Autónoma de Buenos Aires. Archivo electrónico.

GÓIS, F., SCILLATO-YANÉ, G.J., CARLINI, A.A. & UBILLA, M. 2012b. Una nueva especie de *Holmesina* Simpson (Xenarthra, Cingulata, Pampatheriidae) del Pleistoceno de Rondônia, Sudoeste de la Amazonia, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 15: 211–227.

GÓIS, F., SCILLATO-YANÉ, G.J., CARLINI, A.A. & GUILHERME, E (en prensa). A new species of *Scirrotherium* Edmund & Theodor, 1997 (Xenarthra, Cingulata, Pampatheriidae) from the late Miocene of South America. DOI.org/10.1080/03115518.2013.733510, *Alcheringa*.

GOLOBOFF, P.A., FARRIS, J.S. & NIXON, K.C. 2000. T.N.T. Tree Analysis Using New Technology. Version 1.0. Program and Documentation available from the authors, and at www.zmuc.dk/public/phylogeny.

GONZÁLEZ, L.R. & SCILLATO-YANÉ, G.J. 2008. Una nueva especie de *Stegotherium* (Xenarthra, Dasypodidae, Stegotheriini) del Mioceno de la provincia de Santa Cruz. *Ameghiniana* 45 (4): 641–648.

GONZÁLEZ RUIZ, L.R. 2010. *Los Cingulata (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno temprano y medio de Patagonia (edades Santacrucense y “Friasense”). Revisión sistemática y consideraciones bioestratigráficas*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 471 pp.

GONZÁLEZ RUIZ, L.R. & SCILLATO, G.J. 2009. A new Stegotheriini (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae) from the “Notohippidian” (early Miocene) of Patagonia, Argentina. *Neuen Jahrbuch fur Mineralogie, Geologie und Palaontologie*, 1: 81–90.

GONZÁLEZ, L.R. 2012., SCILLATO-YANÉ. G.J., KRMPOTIC, C.M. & CARLINI, A.A. 2012. A new species of Peltephilidae (Mammalia: Xenarthra: Cingulata) from the late Miocene (Chasicuan SALMA) of Argentina. *Zootaxa*, 3359: 55–64.

GONZÁLEZ, L.R. 2012., GÓIS, F., CIANCIO, M.R. & SCILLATO-YANÉ. 2012 (enviado). Los Peltephilidae (Mammalia, Xenarthra) de la Formación Collón Curá (Salma Colloncurensis, Mioceno medio) de Patagonia (Argentina). *Revista Brasileira de Paleontologia*.

GUTIÉRREZ, M., ALBERDI, M.T., PRADO, J.L. & PEREA, D. 2005. Late Pleistocene *Stegomastodon* (Mammalia, Proboscidea) from Uruguay. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 11: 641–662.

GUTIÉRREZ, M.A. & MARTÍNEZ, G.A. 2008. Trends in the faunal human exploitation during the Late Pleistocene and Early Holocene in the Pampean region (Argentina). *Quaternary International*, 191: 53–68.

HAY, O.P. 1922. A collection of Pleistocene vertebrates from southwestern Texas. *Proc. U. S. Nat. Mus*, 24: 1–18.

HIBBARD, C.W., ZAKRZEWSKI, R.J., ESHELMAN, R.E., EDMUND, A.G. & GRIGGS, C.D. 1978: *Mammals from the Kanopolis Local Fauna, Pleistocene (Yarmouth) of Ellsworth County, Kansas*. Museum of Paleontology, University of Michigan, 25: 11–48.

HILL, R.V. 2006. Comparative anatomy and histology of xenarthran osteoderms. *Journal of Morphology*, 267: 1441–1460.

HIRSCHFELD, S.E. & MARSHALL, L.G. 1976. Revised faunal list of the La Venta (Friasian–Miocene) of Colombia, South America. *Journal of Paleontology*, 50: 433–436.

HOFFSTETTER, R. 1948. Nota preliminar sobre un Edentata Xenarthra del Plesitoceno equatoriano I: Dasypodidae y Megatheriidae. *Boletín Informativo Científico Nacional*, p. 20-33.

HOFFSTETTER, R. 1952. Les mammifères pleistocenes de la République de l'Équateur. *Mémoires Société Géologique de France*, 66: 1–391.

HOFFSTETTER, R. 1953. Sur la présence d'un tatou géant du genre *Holmesina* dans le Pléistocène de l'Équateur (Amérique du Sud). *Compte Rendu des Séances de la Société Géologique de France*, 6: 101–102.

HOFFSTETTER, R. 1956. Contribution à l'étude des Orophodontoidea, Gravigrades cuirassés de la Patagonie. *Annales de Paléontologie*, 42: 535–636.

HOFFSTETTER, R. 1958. Xenarthra. En: J. Piveteau, ed, *Traité de Paléontologie*, 2: 535–636.

HOFFSTETTER, R. 1963. La faune pléistocène de Tarija (Bolivie). Note préliminaire. *Bulletin Museum National d'Histoire Naturelle*, 35: 194–203.

HOFFSTETTER, R. 1968. Hoffstetter, R. 1968. Ñuapúa, un gisement de vertébrés pléistocènes dans le Chaco bolivien. *Bulletin Museum National d'Histoire Naturelle*, 40: 823–836.

HOFFSTETTER, R. 1969. Remarques sur la phylogénie et la classification des Edentés Xénarthres (Mammifères) actuels et fossiles. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris (2° Série)*, 41: 91–103.

HOFFSTETTER, R. 1982. Les édentés xenarthres, un groupe singulier de la faune tropicale (origines, affinités, radiations adaptatives, migrations et extinctions). En: GALLITELLI, E.M. ed., *Proceeding of the first International Meeting on Paleontology, Essential of Historical Paris, France, Geology*: 385–443.

HOLMES, W.W. & SIMPSON, G.G. 1931. Pleistocene exploration and fossil Edentates in Florida. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 59: 383–418.

HULBERT, R.C. & PRATT, A.E. 1998. Pleistocene (Rancholabrean) vertebrate faunas from coastal Georgia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18: 412–429.

HUXLEY, T.H. 1864. On the osteology of the genus *Glyptodon*. *Proceedings of the Royal Society of London*, 13: 108.

IRIONDO, M.H. 1980. El Cuaternario de Entre Ríos. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*, 11:125–141.

IRIONDO, M.H. 2010. Geología del Cuaternario de Argentina. Museo Provincial de Ciencias Naturales “Florentino Ameghino”. *Moglia Ediciones*, 437pp.

JAMES, G.T. 1957. An edentate from the Pleistocene of Texas. *Journal of Paleontology*, 31: 797–808.

Jull, A.J.T., Iturralde-Vinent, M., O'Malley, J.M., MacPhee, R.D.E., McDonald, H.G., Martin, P. S., Moody, J. & Rincón. A. 2004. Radiocarbon dating of extinct fauna in the Americas recovered from tar pits. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research B*, 223–224: 668–671.

KAY, R.F., MADDEN, R.H., VUCETICH, M.G., CARLINI, A.A., MAZZONI, M.M., RE, G.H., HEIZLER, M. & SANDERMAN, H. 1999. Revised age of the Casamayoran South American land mammal “age”. Climate and biotic implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96: 13235–13249.

KERBER, L. & OLIVEIRA É.V. 2008. Fósseis de vertebrados da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), Rio Grande do Sul, Brasil: atualização dos dados e novas contribuições. *Gaea*, 4: 49–64.

KLUGE, A.G. & FARRIS, J.S. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*, 18: 1–32.

KRAGLIEVICH, L. 1934. *La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron*. Imprenta El Siglo Ilustrado, Montevideo, 136 p.

KRÖHLING, D.M. 1999. Sedimentary maps of loessic units outcropping in North Pampa, Argentina. En: South American Loess and related topics, Iriondo, M., ed. *Quaternary International*, 62:49–55.

KRMPOTIC, C.M., CIANCO, M.R., BARBEITO, MARIO, R.V. & CARLINI, A.A. 2009a. Osteoderm morphology in recent and fossil euphractine xenarthrans. *Acta Zoologica*, 90: 339–351.

KRMPOTIC, C.M. 2009b. Los Eutatini (Xenarthra, Dasypodidae) del Neógeno tardío, Cono Sur de América del Sur. Filogenia, diversidad e historia biogeográfica. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 426 pp.

LATRUBESSE, E.M., COZZUOL, M.A., SILVA-CAMINHA, S.A.F., RIGSBY, C.A., ABSY, M.L. & JARAMILLO, C. 2010. The Late Miocene paleogeography of the Amazon Basin and the evolution of the Amazon River system. *Earth-Science Reviews*, 99: 99–124.

LEIDY, J. 1889a. *Description of the vertebrate remains from Peace Creek, Florida*. *Transactions of the Wagner Free Institution of Science of Philadelphia*, 2: 19–32.

LEIDY, J. 1889b. Fossil vertebrates from Florida. *Production Academy Natural Science Philadelphia*, p. 96–97.

LINNAEUS, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Laurentii Salvii, Stockolm, 824 p.

LYDEKKER, R. 1895. Contribution to a knowledge of the fossil Vertebrates of Argentina. 2. The extinct Edentates of Argentina. *Anales del Museo de La Plata. Paleontología*, 3: 1–118.

LUND, P. 1839. Blik paa Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordomvaeltning. Anden Afhandling: Pattedyrene. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger*, 8: 61–144.

LUND, P. 1842. Blik paa Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordomvaeltning. Tredie Afhandling: Forsaettelse af Pattedyrene. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger*, 8: 217–272.

MACPHEE, R.D.E. & REGUERO M.A. 2010. Reinterpretation of a Middle Eocene record of Tardigrada (Pilosa, Xenarthra, Mammalia) from La Meseta Formation, Seymour Island, West Antarctica. *American Museum Novitates*, 3689: 1–21.

MCDONALD, H.G., MOODY, J.M. & RINCÓN, A. 1999. Preliminary report on Pleistocene vertebrates from asphalt deposits in the Maracaibo basin, Venezuela. En: *Congreso Internacional – Evolución Neotropical del Cenozoico*. Resúmenes, p.1–27.

MCDONALD, H.G. 2002. Fossil Xenarthra of Mexico: a review. En: *Avances en estudios paleomastozoológicos: México, D.F.* MONTELLANO-BALLESTEROS, M. & ARROYO-CABRALES, J. (eds.), Instituto Nacional de Antropología e Historia, Serie Arqueología, 227-248.

MCDONALD, H.G. 2003. Xenarthran skeletal anatomy: primitive or derived? (Mammalia, Xenarthra). *Senckenbergiana Biologica*, 83: 5–17.

MADSEN, O., SCALLY M., DOUADY C.J., KAO D.J., DEBRY, R.W., ADKINS, R., AMRINE, H.M., STANHOPE, M.J., DE JONG, W.W. & SPRINGER, M.S. 2001. Parallel adaptative radiations in two major clades of placental mammals. *Nature*, 409: 610–614.

MARSALL, L.G. & SEMPERE, T. 1991. The Eocene to Pleistocene vertebrates of Bolivia and the stratigraphic context: a review. En: *Fósiles y facies de Bolivia – Vol. I Vertebrados* Suarez-Soruco, R. (ed.), *Revista Técnica del Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos*, 12: 631–652.

MARSHALL, L.G., HOFFSTETTER, R. & PASCUAL, R. 1983. Geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Paleovertebrata, Mémoire Extraordinaire*, p. 1–93.

MARSHALL, L.G., BERTA, A., HOFFSTETTER, R., PASCUAL, R., REIG, O.A., BOMBIN, A. & MONES, A. 1984. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Palaeovertebrata, Mémoire Extrardinaire*, 76 pp.

MARTÍN, R.A. 1974. Fossil mammals from Coleman IIA, Sumter, County. En: Pleistocene mammals of Florida, WEBB, S.D., ed. University of Florida Book, The University Presses of Florida, Gainesville, 35–99.

MARTINEZ, S. & UBILLA, M. 2004. El cuaternario en Uruguay. En: *Cuencas sedimentarias de Uruguay. Cenozoico*, VEROSLASVICKY, G., UBILLA, M. & MARTINEZ, S., eds, DIRAC, p. 195–227.

MCKENNA, M.C. & BELL, S.K. 1997. Classification of Mammals. Above the Species Level. New York, *Columbia University Press*, 640 pp.

MAZZONI, M. 1985. La Formación Sarmiento y el vulcanismo Paleógeno. República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 40: 60–68.

MONES, A. 2002. Nomenclatura de algunos gliptodontes del Pleistoceno sudamericano (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae). *5° Congreso Latinoamericano de paleontología* (Santa Cruz de la Sierra, Bolivia), Resúmenes, p. 22.

MORENO, E.P. & MERCERAT, A. 1891. Exploración arqueológica de la provincial de Catamarca: Paleontología. *Revista del Museo de La Plata*, 1: 222–236.

MOOSER, O. & DALQUEST, W.W. 1975. Pleistocene Mammals from Aguascalientes, Central Mexico. *Journal of Mammalogy*, 56: 781–820.

MURPHY, W.J., EIZIRIK, E., JOHNSON, W.E., ZHANG, Y.P., RYDER, O.A. & O'BRIEN, S.J. 2001. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature*, 409: 614–618.

MURPHY, W. J., PRINGLE, T. H., CRIDER, T. A., SPRINGER, M. S. & WILLER, W. 2007. Using genomic data to unravel the root of the placental mammal phylogeny. *Genome Research*, 17: 413–421.

MURUAGA, C.M. 1998. Estratigrafía y Sedimentología del Terciario Superior de la Sierra de Hualfín, entre las localidades de Villavil y San Fernando, Provincia de Catamarca. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, 270 pp.

NOVACEK, M.J. 1992. Mammalian phylogeny: shaking the tree. *Nature*, 356: 121–125.

ÖERSTED, H.C. 1939. *Oversigt over det kongelige Danske Videnskabernes selskabs Forhandlinger og dets Medlemmers Arbejder i Aaret 1838*, Copenhagen, p. 5–14.

OLIVEIRA, É.V. & BERGQVIST, L.P. 1998. A new Paleocene armadillo (Mammalia, Dasypodoidea) from the Itaboraí Basin, Brazil. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicacion Especial*, 5: 35–40.

OLIVEIRA, É.V., FACCIN, J.R. & PEREIRA, J.C. 2003. O pampatério *Holmesina* (Mammalia, Pampatheriidae) no Quaternário do Rio Grande do Sul. *Ameghiniana*, 40, 64R.

OLIVEIRA, É.V. & KERBER, L. 2009. Paleontologia e aspectos geológicos das sucessões do final do Neógeno no sudoeste do Rio Grande do Sul, Brasil. *Gaea*, 5: 21–3.

OLIVEIRA, É.V. & PEREIRA, J.C. 2009. Intertropical cingulates (Mammalia, Xenarthra) from the Quaternary of Southern Brazil: systematics and paleobiogeographical aspects. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 12: 167–178.

PARDIÑAS, U.F.J., GELFO, J., SAN CRISTÓBAL, J.O., CIONE, A.L. & TONNI, E.P. 1996. Una asociación de organismos marinos y continentales en el Pleistoceno superior en el sur de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *XIII Congreso Geológico Argentino y III Congreso de Exploración de Hidrocarburos*, 5: 95–112.

PASCUAL, R. 1984. La sucesión de las Edades mamíferos, de los climas y del diastrófismo sudamericano durante el Cenozoico: fenómenos concurrentes. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 36: 15–37.

PASCUAL, R. & ODREMAN RIVAS, O.E. 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana*, 8: 372–412.

PASCUAL, R. & ODREMAN RIVAS, E.O. 1973. Las unidades estratigráficas del Terciario portadoras de mamíferos, su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastróficos. *5º Congreso Geológico Argentino (Carlos Paz, 1972)*, 3: 293–338.

PASCUAL, R., BONDESIO, P., VUCETICH, M.G., SCILLATO-YANÉ, G.J., BOND, M. & TONNI, E.P. 1984. Vertebrados fósiles cenozoicos. *9º Congreso Geológico Argentino, Relatorio*, 2 (9): 439–461.

PASCUAL, R. & ORTIZ JAUREGUIZAR, E.O. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution*, 19: 23–60.

PASCUAL, R., ORTIZ JAUREGUIZAR, E.O. & PRADO, J.L. 1996. Land Mammals: Paradigm for Cenozoic American Geobiot Evolution. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, 30: 265–319.

PASCUAL, R. & ORTIZ-JAUREGUIZAR, E. 2007. The Gondwanan and South American episodes: two major unrelated moments in the history of South American Mammals. *Journal Mammalian Evolution*, 14: 75-137.

PATTERSON, B. & PASCUAL, R. 1968. Evolution of mammals on southern continents. *Quaternary Review of Biology*, 43: 409–451.

PATTERSON, B. & PASCUAL, R. 1972. The fossil mammal fauna of South America. En: *Evolution, Mammals and Southern Continents*, KEAST, A., ERK, C. & GLASS, B., eds., State University New York Press, p. 247–309.

PATTERSON, B., SEGALL W. & TURNBULL W.D. 1989. The ear region in xenarthrans (= Edentata, Mammalia). Part I. Cingulates. *Fieldiana*, 18: 1–46.

PATTERSON, B., SEGALL, W. & TURNBULL, W.D. 1992. The ear region in xenarthrans (=Edentata: Mammalia). Part II. Pilosa (sloths and anteaters), palaeodonts, and a miscellany. *Fieldiana*, 24: 1–79.

PAULA COUTO, C. 1954. *Sobre um gliptodonte do Uruguai e um tatu fóssil do Brasil. Notas preliminares e estudos*. Rio de Janeiro, Departamento Nacional de Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineralogia, 10 p.

PAULA COUTO, C. 1979. Tratado de Paleomastozoologia. *Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 590 p.

PAULA COUTO, C. 1980. Um tatu gigante do Pleistoceno de Santa Catarina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 52: 527–531.

PEREA, D. 1993. Nuevos Dasypodidae fósiles de Uruguay. *Revista Chilena de Historia Natural*, 66: 149–154.

POLITIS, G.G. & GUTIERREZ, M.A. 1998. Gliptodontes y cazadores-recolectores de la región Pampeana (Argentina). *Latin America Antiquity*, 9: 111–134.

PORPINO, K.O., FERNICOLA, J.C. & BERQVIST, L. 2009. A new cingulate (Mammalia: Xenarthra), *Pachyarmatherium brasiliense* sp. nov., from the late Pleistocene of Northeastern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29: 881–893.

PORTA, J. 1962. Edentata del Mioceno de La Venta (Colombia). I Dasypodoidea y Glyptodontoidea. Universidad industrial de Santander. *Boletín de Geología*, 10: 5–23.

PRADO, J.L., MENEGAZ, A.N., TONNI, E.P. & SALEMME, M.C. 1987. Los mamíferos de la Fauna Local Paso Otero (Pleistoceno tardío) provincia de Buenos Aires. Aspectos paleoambientales y bioestratigráficos. *Ameghiniana*, 24: 217–233.

QUENSTEDT, F.A. 1885. *Handbuch der Petrefaktenkunde*, Tubingen. Alemania, 1239 pp.

RASSMUSS, J. 1919. Actas de la sección Paleontología. *Actas de la primera Reunión Nacional de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales* (Tucumán, 1916). Resúmenes, 2: 183–184.

REDFORD, K.H. & EISENBERG, J.F. 1992. Order Xenarthra (Edentata): Family Dasypodidae. En: REDFORD, K.H. & EISENBERG, J.F., eds., *Mammals of the Neotropics*. The University of Chicago Press, p. 52–68.

RIGGS, E.S. & PATTERSON. 1939. Stratigraphy of late Miocene and Pliocene deposits of the Province of Catamarca (Argentina). *Physis*, 14: 143–162.

RINCÓN, A.D. 2004. Los mamíferos fósiles del Pleistoceno de la Cueva del Zumbador (Fa. 116), Estado Falcón, Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología*, 37: 18–26.

RINCÓN, A.D. & WHITE, R. 2007. Los Xenarthra Cingulata del Pleistoceno tardío (Lujanense) de Cerro Misión, Estado Falcón, Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología*, 41: 2–12.

RINCÓN, A.D., WHITE, R.S. & McDONALD, H.G. 2008. Late Pleistocene cingulates (Mammalia: Xenarthra) from Mene de Inciarte Tar Pits, Sierra de Perijá, Western Venezuela. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28: 197–207.

ROBERTSON, J.S., 1976. Latest Pliocene mammals from Haile XV A, Alachua county, Florida. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*, 20: 111–186.

RODRÍGUEZ-BUALÓ, S., ZURITA, A.E., CARLINI, A.A. & FRIEDRICH, J. 2009. Los Pamphathiidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) del norte del norte de la Argentina: taxonomía y paleobiogeografía. En: *Comunicaciones Científicas y Tecnológicas Resúmenes*, Universidad Nacional del Noroeste, versión digital, www.unne.edu.ar.

ROTH, J.A. & LAERM, J. 1980. A late Pleistocene vertebrate assemblage from Edisto Island, South Carolina. *Brimleyana*, 3: 1–29.

ROVERETO, 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, 25: 1–247.

ROYO & GÓMEZ, J. 1946. Los vertebrados del Terciario continental colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 6: 496–512.

SANDERS, A.E. 2002. Additions to the Pleistocene Mammal Faunas of South Carolina, North Carolina, and Georgia. *American Philosophical Society*, 1–152.

SANJIMES, G. & JIMENEZ, F. 1976. Presencia de fósiles vertebrados de la Fm. Petaca, área de Sta. Cruz. *Revista Técnica del Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos*, p. 147-156.

SARICH, V.M. 1985. Xenarthran systematics: albumin immunological evidence. En Montgomery, G.G. (ed.). *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*. Washington, DC. Smithsonian Institution Press. p. 77-81.

SAVAGE, D.E. 1951. Report on fossil vertebrates from de upper Magdalena Valley, Colombia. *Science*, 114: 186–187.

SCILLATO-YANÉ, G.J. 1975. Presencia de *Macroeuphractus retusus* (Xenarthra, Dasypodidae) en el Plioceno del área Mesopotamia (Argentina). Su importancia bioestratigráfica y paleobioestratigráfica. *Ameghiniana*, 4: 322–328.

SCILLATO-YANÉ, G.J. 1976. Sobre un Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) de Edad Riochiquense (Paleoceno superior) de Itaboraí (Brasil). *Anais Academia Brasileira de Ciências*, 48: 527–530.

SCILLATO-YANÉ, G.J. 1977. Octomyodontinae: nueva subfamilia de Mylodontinae (Edentata, Tardigrada). Descripción del cráneo y mandíbula de *Octomyodon robertoscagliai* n. sp., procedentes de la Formación Arroyo Chasicó (edad Chasiquense, Plioceno temprano) del sur de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). Algunas consideraciones filogenéticas y sistemáticas sobre Mylodontoidea. *Publicaciones del Museo de Ciencias Naturales de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia”* 2: 123–140.

SCILLATO-YANÉ, G.J. 1979. Notas sobre los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno del Territorio argentino. Los restos de edad Chasiquense (Plioceno inferior) del sur de la provincial de Buenos Aires. *Ameghiniana*, 15: 133–144.

SCILLATO-YANÉ, G.J. 1980. Catálogo de los Dasypodidae fósiles (Mammalia, Edentata) de La República Argentina. In *2° Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía y 1° Congreso Latinoamericano de Paleontología*, Actas, 7–36.

SCILLATO-YANÉ, G.J. 1982. *Los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno y Pleistoceno de Argentina*. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 244 pp.

SCILLATO-YANÉ, G.J. 1986. Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). *4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Actas 2: 151–155.

SCILLATO-YANÉ, G.J., CARLINI, A.A., VIZCAÍNO, S.F. & ORTIZ JAUREGUIZAR, E. 1995. Los Xenarthros. En: *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*, ALBERDI, M.T., LEONE, G. & TONNI, E.P., eds, Madrid, Museo de Ciencias Naturales, Consejo de Investigaciones, 12: 183–209.

SCILLATO-YANÉ, G.J., CARLINI, A.A., CARLINI, E.P. & NORIEGA, J.I. 2002. *Holmesina paulacoutoi*, un pampaterio septentrional y la importancia de su registro en el Cuaternario de la Mesopotamia argentina. En: *VIII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Corrientes, Argentina. Resúmenes, p. 54.

SCILLATO-YANÉ, G.J.; CARLINI, A.A.; TONNI, E.P. & NORIEGA, J.I. 2005. Paleobiogeography of the late Pleistocene pampatheres of South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 20:132–138.

SCILLATO-YANÉ, G.J., GÓIS, F., ZURITA, A.E., CARLINI, A.A., GONZÁLEZ RUIZ, L.R., KRMPOTIC, C.M., OLIVA, C. & ZAMORANO, M. (en prensa). Los Cingulata (Mammalia, Xenarthra) del “Conglomerado osífero” (Mioceno tardío) de la Formación Ituzaingó de Entre Ríos, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial*.

SCOTT, W.B. 1903. Mammalia of the Santa Cruz. Volume V, Paleontology. Part I, Edentata. 1. Dasypoda. En: Scott W.B., ed., *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia 1896-1899*, Princeton University Press, p. 1–106.

SELLARDS, E.J. 1915. *Chlamytherium septentrionalis*, an edentate from the Pleistocene of Florida. *American Journal Science*, 4:19–31.

SHOSHANI, J. & MACKENNA, M.C. 1998. Higher taxonomic relationships among extant mammals based on morphology, with selected comparisons of results from the molecular data. *Molecular Phylogenetics Evolution*, 9: 572-584.

SILVA-BARCENAS, A. 1975. *Guía de vertebrados del museo de Geología*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Divulgación, 51pp.

SIMPSON, G.G. 1930. *Holmesina septentrionalis*, extinct giant armadillo of Florida. *American Museum Novitates*, 422: 1–10.

SIMPSON, G.G. 1940. Review of the mammal-bearing Tertiary of South America. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 83: 649–710.

SIMPSON, G.G. 1941. The Eocene of Patagonia. *American Museum Novitates*, 1120: 1–15.

SIMPSON, G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: 1–350.

SIMPSON, G.G. 1948. The Beginning of the age of mammals in South America. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 91: 1–232.

SOIBELZON, E., MIÑO-BOILINI, A.R., ZURITA, A.E. & KRMPOTIC, C.M. 2010. Los Xenarthra (Mammalia) del Ensenadense (Pleistoceno inferior a medio) de la Región Pampeana (Argentina). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27 (3): 449-469.

SPALLETTI, L. & MAZZONI, M. 1977. Sedimentología del Grupo Sarmiento en un perfil ubicado al sudeste del Lago Colhue Huapi, provincia de Chubut. *Revista del Museo de La Plata*, 4: 261–283

SPALLETTI, L. & MAZZONI, M. 1979. Estratigrafía de la Formación Sarmiento en la barranca sur del Lago Colhué Huapí, Provincia de Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 34: 271–281.

STIRTON, R.A. 1953. Vertebrate paleontology and continental stratigraphy in Colombia. *Bulletin of the Geological Society of America*, 64, 603–622.

STORCH, G. 1981. *Eurotamandua joresi*, ein Myrmecophagide aus dem Eozän der “Grube Messel” bei Darmstadt (Mammalia, Xenarthra) *Senckenbergiana lethaea*, 61: 503–529.

TONNI, E.P., BERMAN, W.D., FIDALGO, F., GOIN, F.J. & QUIROGA, J.C. 1987. La Fauna Local Centinela del Mar y una nueva unidad mamífero para el Pleistoceno tardío de la provincia de Buenos Aires, Argentina. En: *X Congreso Geológico Argentino*, 3: 175–177.

TEJEDOR, M.F., GOIN, F. J., GELFO, J.N., LÓPEZ, G., BOND, M., CARLINI, A.A., SCILLATO-YANÉ, G.J. & WOODBURNE, M.O. 2009. New early Eocene Mammalian Fauna from Western Patagonia, Argentina. *American Museum Novitates*, 3638: 1–43.

TROUËSSART, E.L. 1898. *Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium. Nova editio* (prima completa). 4: 665–998.

UBILLA, M. 2007. LATE PLEISTOCENE OF SOUTH AMERICA. En: *Encyclopedia of Quaternary Science*, ELIAS, S., ed. Vertebrates Records, Elsevier, p. 3175-3189.

UBILLA, M., PEREA, D., GOSO, C. & LORENZO, N. 2004a. Late Pleistocene vertebrates from northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstructions. *Quaternary International*, 114: 129–142.

UBILLA, M., PEREA, D. & GOSO, C. 2004b. Edades TS/OSL, C14 y bioestratigrafía de mamíferos en sedimentos del norte del Uruguay. En: *XX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*. Resúmenes, p. 62.

UBILLA, M., PEREA, D., RINDERKNECHT, A. & CORONA A. 2009. Pleistocene mammals from Uruguay: biostratigraphic, biogeographic and environmental connotations. En: *Quaternário do Rio Grande do Sul, integrando conhecimentos, Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontología*, RIBEIRO A.M.; BAUERMANN S.G. & SCHERER C.S., eds, p. 217-230.

ULIANA, M.A. 1978. Estratigrafía del Terciario. En: *Relatorio. Geología y recursos Naturales de Neuquén*. VII Congreso Geológico Argentino, Buenos Aires, 4: 67–83.

VICQ-D'AZYR, F. 1972. Système anatomique des Quadrupèdes. Encyclopédie méthodique, volume 2, Agasse, Paris, 379 pp.

VIZCAÍNO, S.F. 2009. The teeth of the “toothless”: novelties and key innovations in the evolution of xenarthrans (Mammalia, Xenarthra). *Paleobiology*, 35: 343–366.

VIZCAÍNO, S.F. & SCILLATO-YANÉ, G.J. 1995. An Eocene tardigrade (Mammalia, Xenarthra) from Seymour Island, West Antarctica. *Antarctic Science*, 7: 407–408.

VIZCAÍNO, S.F., DE IULIIS, G. & BARGO, S.M. 1998. Skull shape, masticatory apparatus, and diet of *Vassallia* and *Holmesina* (Mammalia: Xenarthra: Pampatheriidae): when anatomy constrains destiny. *Journal of Mammalian Evolution*, 5: 291–322.

VIZCAINO, S.F., FARINA, R.A., BARGO, M.S. & DE IULIIS, G. 2004. Functional and phylogenetic assessment of the masticatory adaptations in Cingulata (Mammalia, Xenarthra). *Ameghiniana*, 41: 651–664.

WEBB, S.D. 1974. Chronology of Florida Pleistocene Mammals. En: *Pleistocene mammals of Florida*, WEBB, S.D., ed. University of Florida Book, The University Presses of Florida, Gainesville, p. 5–31.

WETZEL, R. M. 1985. Taxonomy and Distribution of Armadillos, Dasypodidae. En: *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*, MONTGOMERY, G.G., ed., Smithsonian Institution Press, p. 23–46.

WINGE, H. 1915. Hordfunde og nulevende Gumlere (Edentata) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. Med Udsigt over Gumlernes indbyrdes Slaegtskab, Copenhagen. *E. Museo Lundii*, 3:1–321.

WOLF, D. 2007. Osteoderm histology of extinct and recent Cingulata and Phyllophaga (Xenarthra, Mammalia): Implications for systematics and biomechanical adaptation. *Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften*, 23:145–151.

WOLF, D., KALTHOFF, D.C. & SANDER, M. 2011. Osteoderm histology of the Pamphathiidae (Cingulata, Xenarthra, Mammalia): implications for systematics, osteoderm growth, and biomechanical adaptation. *Journal of Morphology*, 273: 388–404.

WOODBURNE, M.O. 2010. The Great American Biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal Mammalian Evolution*, 17: 245–264.

ZAMORANO, M., SCILLATO-YANÉ, G.J., GONZÁLEZ RUIZ, L.R. & ZURITA, A.E. 2011. Revisión de los géneros *Nopachtus* Ameghino y *Phlyctaenopyga* Cabrera (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae) del Mioceno tardío y Plioceno de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”*, 13: 59–68.

ZURITA, A.E., SCILLATO-YANÉ, G.J. & MONES, A. 2007. Aspectos nomenclaturales de la Familia Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra): el caso de *Sclerocalyptus* Ameghino, *Hoplophorus* Lund y la Tribu Sclerocalyptini. *Ameghiniana*, 44 (1): 241–244.

ZURITA, A.E., GONZÁLEZ RUIZ, L.R., GÓMEZ-CRUZ, A.J. & ARENAS-MOSQUERA, J.E. (en prensa). The most complete known Neogene Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from northern South America: taxonomic, paleobiogeographic and phylogenetic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*.

Matriz y tablas de medidas

Matriz utilizada en el análisis filogenético

Taxones/Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>Bradypus</i>	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	N	n	0	0	1	0	0	3
<i>Peltephilus</i>	?	?	3	?	?	0	0	1	2	0	1	0	1	1	1	1	?	?	1	1	0	3	0	2
<i>St. tauberi</i>	?	0	3	0	?	?	?	?	2	0	0	0	n	n	n	n	?	?	0	?	1	0	0	0
<i>D. novemcinctus</i>	0	2	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	n	n	n	n	1	0	2	2	1	0	0	0
<i>E. sexcinctus</i>	0	2	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	n	n	n	n	1	0	3	3	0	0	0	0
<i>C. villosus</i>	0	2	1	0	2	0	1	0	0	1	0	0	n	n	n	n	1	0	3	3	0	0	0	0
<i>T. matacus</i>	2	2	0	0	2	2	0	0	0	1	0	0	n	n	n	n	1	0	3	4	1	0	0	0
<i>Eu. seguini</i>	1	1	3	n	1	0	2	0	1	1	0	0	n	n	n	n	1	0	3	3	1	0	2	0
<i>Pr. oenophorum</i>	?	1	3	n	1	?	2	0	1	1	0	0	n	n	n	n	1	?	3	3	1	1	2	1
<i>Pa. tuberculatus</i>	n	3	n	n	2	1	?	0	0	1	n	n	n	n	n	n	1	0	2	2	1	2	2	2
<i>G. reticulatus</i>	n	3	n	n	2	1	?	0	0	1	n	n	n	n	n	n	1	0	2	2	1	2	2	2
<i>Eu. petesatus</i>	n	3	n	n	2	1	?	0	0	1	n	n	n	n	n	n	1	0	2	2	1	2	2	2
<i>Pro. australis</i>	n	3	n	n	2	1	?	0	0	1	n	n	n	n	n	n	1	0	2	2	1	2	2	2
Gen. nov., sp. nov. A	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>S. hondaense</i>	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	0	?	3	4	0	1	1	2
<i>S. carinatum</i>	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>K. paranensis</i>	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	2	0	2	2	2	0	?	3	?	0	1	2	2
<i>V. minuta</i>	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	?	?	4	?	1	?	?
<i>Pl. intermedia</i>	?	?	0	?	?	?	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	?	3	4	0	1	2	2
<i>Pl. subintermedia</i>	?	?	?	?	?	?	1	1	0	1	?	1	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pl. brocherense</i>	?	?	?	?	?	?	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>P. typum</i>	?	?	?	?	?	?	1	1	0	1	2	1	0	0	0	0	0	?	3	4	0	1	2	2
<i>P. humboldtii</i>	2	2	0	0	2	1	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	3	4	0	1	2	2
<i>P. mexicanum</i>	?	?	?	?	?	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Gen. nov., sp. nov. B	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	2	1	2	1	1	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>H. floridana</i>	?	?	?	?	?	?	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1	0	?	3	4	0	1	1	2	
<i>H. septentrionalis</i>	2	2	0	0	2	1	1	1	1	2	1	2	3	2	2	1	0	1	3	4	0	1	1	2	
<i>H. occidentalis</i>	2	?	0	0	2	1	1	1	2	1	2	2	2	2	2	?	1	3	4	0	1	1	2		
<i>H. paulacoutoi</i>	?	?	?	?	?	?	1	1	2	1	2	2	3	2	2	2	0	?	3	?	0	1	1	2	
<i>H. major</i>	?	?	?	?	?	?	1	1	2	1	2	2	3	2	2	2	?	?	3	4	0	1	1	2	
<i>H. rondoniense</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	3	?	0	1	1	2	

Taxones/Caracteres	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
<i>Bradypus</i>	8	4	0	0	?	1	1	3	0	0	0	1	0	3	2	n	0	1	2	1	0	1	0	0
<i>Peltephilus</i>	7	1	1	2	0	1	0	3	2	1	?	0	0	0	1	0	?	0	0	0	1	0	?	?
<i>St. tauberi</i>	0	0	3	3	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	?	0	0	1	1	0	0	1	0
<i>D. novemcinctus</i>	0	0	3	3	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0
<i>E. sexcinctus</i>	0	0	2	2	0	0	3	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	2	1
<i>C. villosus</i>	0	0	2	2	0	0	3	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	2	1
<i>T. matacus</i>	0	0	2	0	0	0	3	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2	0
<i>Eu. seguini</i>	0	0	3	3	0	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	2	1
<i>Pr. oenophorum</i>	1	0	2	3	0	1	2	1	2	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	2	1
<i>Pa. tuberculatus</i>	6	0	0	0	1	1	2	2	0	0	0	0	0	3	1	2	1	2	0	0	1	0	2	2
<i>G. reticulatus</i>	6	0	0	0	1	1	2	2	0	0	0	0	0	3	1	2	1	2	0	0	1	0	2	2
<i>Eu. petesatus</i>	5	0	0	0	1	1	2	3	0	0	0	0	0	3	1	1	1	2	0	0	1	1	2	2
<i>Pro. australis</i>	5	0	0	0	1	1	2	3	0	0	0	0	0	3	1	1	1	2	0	0	1	1	2	2
Gen. nov., sp. nov. A	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>S. hondaense</i>	?	3	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>S. carinatum</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>K. paranensis</i>	3	3	1	3	1	1	2	3	3	0	0	?	?	2	?	?	?	1	0	0	1	1	2	2
<i>V. minuta</i>	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

<i>Pl. intermedia</i>	5	2	1	3	1	1	2	3	3	0	0	0	0	2	0	2	1	2	0	0	1	1	?	2
<i>Pl. subintermedia</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pl. brocherense</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>P. typum</i>	5	2	1	3	1	1	2	2	3	0	0	0	0	2	0	2	1	1	0	0	1	1	2	2
<i>P. humboldtii</i>	5	2	1	3	1	1	2	2	3	0	0	0	?	?	0	2	1	1	0	0	1	1	2	2
<i>P. mexicanum</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Gen. nov., sp. nov. B	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?	2	2
<i>H. floridana</i>	3	3	?	?	1	1	2	3	3	0	0	0	0	2	0	2	?	2	0	0	1	1	2	2
<i>H. septentrionalis</i>	4	3	1	3	1	1	2	3	3	0	0	0	0	2	0	2	1	2	0	0	1	1	2	2
<i>H. occidentalis</i>	2	3	1	2	1	1	2	3	3	0	0	0	0	2	0	2	1	2	0	0	1	1	2	2
<i>H. paulacoutoi</i>	4	3	1	3	1	1	2	3	?	0	0	0	0	2	0	2	1	2	4	0	1	1	2	2
<i>H. major</i>	4	3	1	3	1	1	2	3	?	0	0	0	0	2	0	2	1	2	4	0	1	1	2	2
<i>H. rondoniense</i>	2	3	1	3	1	1	2	3	3	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	1	1	2	2

Taxones/Caracteres	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72
<i>Bradypus</i>	2	2	1	1	1	0	0	1	2	1	2	0	0	0	2	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Peltephilus</i>	0	2	1	0	2	0	0	1	0	2	1	0	0	0	2	1	2	0	1	1	0	0	0	0
<i>St. tauberi</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>D. novemcinctus</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>E. sexcinctus</i>	1	2	1	0	1	1	0	0	2	1	1	1	1	1	0	0	2	0	0	1	1	1	0	0
<i>C. villosus</i>	1	2	1	0	1	1	0	0	2	1	1	1	1	1	0	0	2	0	0	1	1	0	0	0
<i>T. matacus</i>	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Eu. seguini</i>	1	1	1	1	2	1	0	1	0	0	1	1	2	2	0	0	2	0	0	1	1	0	0	1
<i>Pr. oenophorum</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	2	0	0	1	1	0	0	1
<i>Pa. tuberculatus</i>	0	?	0	2	2	2	0	0	1	2	2	2	2	3	0	1	2	1	1	2	1	0	1	2
<i>G. reticulatus</i>	0	?	0	2	2	2	0	0	1	2	2	2	2	3	0	1	2	1	1	2	1	0	1	2
<i>Eu. petesatus</i>	0	?	0	2	2	1	0	0	2	2	2	2	2	2	0	1	2	1	1	2	1	0	1	2

<i>Pro. australis</i>	0	?	0	2	2	1	0	0	2	2	2	2	2	2	0	1	2	1	1	2	1	0	1	2
Gen. nov., sp. nov. A	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>S. hondaense</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	2	2	2	2	2	?	?	?	?	1	2	?	2	2	2
<i>S. carinatum</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>K. paranensis</i>	1	?	?	2	?	1	0	?	?	?	2	2	2	2	?	?	?	?	1	2	?	?	?	?
<i>V. minuta</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	2	2	2	2	2	2	?	?	?	?	1	2	?	?	?	?
<i>Pl. intermedia</i>	1	?	0	2	2	1	0	0	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	2	2	2	2	2	2
<i>Pl. subintermedia</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pl. brocherense</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>P. typum</i>	1	?	0	2	2	1	0	0	2	3	2	2	2	2	1	1	2	1	2	2	2	2	2	2
<i>P. humboldtii</i>	1	?	0	2	2	1	0	0	2	3	2	2	2	2	1	1	2	1	2	2	2	2	2	2
<i>P. mexicanum</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Gen. nov., sp. nov. B	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>H. floridana</i>	1	?	0	2	2	1	0	0	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	2	2	2	1	2
<i>H. septentrionalis</i>	1	?	0	2	2	1	0	0	2	2	2	2	?	2	1	1	2	1	1	2	2	2	1	2
<i>H. occidentalis</i>	1	?	0	2	2	1	0	0	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	2	2	2	1	2
<i>H. paulacoutoi</i>	1	?	0	2	2	1	0	0	?	?	2	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	1	?
<i>H. major</i>	1	?	0	?	2	1	0	0	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	2	2	2	1	2
<i>H. rondoniense</i>	1	?	0	2	2	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Taxones/Caracteres	73	74	75	76	77
<i>Bradypus</i>	3	0	1	0	?
<i>Peltephilus</i>	?	?	2	1	0
<i>St. tauberi</i>	0	0	0	1	0
<i>D. novemcinctus</i>	0	0	0	1	0
<i>E. sexcinctus</i>	0	0	0	1	0
<i>C. villosus</i>	0	0	0	1	0
<i>T. matacus</i>	0	0	0	1	0

<i>Eu. seguini</i>	0	1	0	1	1
<i>Pr. oenophorum</i>	1	1	0	1	0
<i>Pa. tuberculatus</i>	1	1	1	0	2
<i>G. reticulatus</i>	1	1	1	0	2
<i>Eu. petesatus</i>	1	1	1	0	1
<i>Pro. australis</i>	1	1	1	0	1
Gen. nov., sp. nov. A	?	?	?	?	?
<i>S. hondaense</i>	?	?	?	?	?
<i>S. carinatum</i>	?	?	?	?	?
<i>K. paranensis</i>	2	?	?	0	1
<i>V. minuta</i>	2	?	?	?	?
<i>Pl. intermedia</i>	2	?	1	?	1
<i>Pl. subintermedia</i>	?	?	?	?	?
<i>Pl. brocherense</i>	?	?	?	?	?
<i>P. typum</i>	1	?	1	?	?
<i>P. humboldtii</i>	1	1	1	0	1
<i>P. mexicanum</i>	?	?	?	?	?
Gen. nov., sp. nov. B	?	?	?	?	?
<i>H. floridana</i>	2	1	1	0	1
<i>H. septentrionalis</i>	2	1	1	0	1
<i>H. occidentalis</i>	2	?	?	?	?
<i>H. paulacoutoi</i>	?	1	1	0	1
<i>H. major</i>	2	?	?	?	?
<i>H. rondoniensis</i>	?	?	?	?	?

Tabla 1. Medidas de los osteodermos fijos (escapulares y pélvicos) en mm. Los escapulares están subrayados. Abreviaturas en el Cap 2.

Especies	Espécimen	LAP	AT	E
Gen., nov., sp. A	MLP 69 III-24-319	34	28	6.0
<i>S. hondaense</i>	UCMP 37924	24.5	27.9	6.8
<i>S. hondaense</i>	UCMP 40056	25.2	21.2	7
<i>S. hondaense</i>	<u>UCMP 88381</u>	16	19.5	7
<i>S. hondaense</i>	<u>UCMP 88381</u>	17.5	21.5	5
<i>S. hondaense</i>	UCMP 88381	22	17.5	6.5
<i>S. carinatum</i>	<u>MLP 69-IX-8-13AC</u>	24.5	20	4.5
<i>S. carinatum</i>	<u>MLP 69-IX-8-13AF</u>	20.5	19.9	5
<i>S. carinatum</i>	MLP 69-IX-8-13AG	24.5	20	4.5
<i>S. carinatum</i>	MLP 69-IX-8-13AH	29.5	25.5	5
<i>S. carinatum</i>	<u>MLP 69-IX-8-13AI</u>	24	16.5	4.5
<i>S. carinatum</i>	<u>MLP 69-IX-8-13AJ</u>	30	26.1	4.5
<i>S. carinatum</i>	<u>MLP 69-IX-8-13AK</u>	23	17	4.2
<i>S. carinatum</i>	<u>MLP 69-IX-8-13AL</u>	22	19.9	5
<i>S. carinatum</i>	MLP 69-IX-8-13AM	25	17.5	4.1
<i>S. carinatum</i>	MLP 69-IX-8-13AÑ	20.9	22	4.1
<i>S. carinatum</i>	MLP 69-IX-8-13AO	24	18	5
<i>S. carinatum</i>	MLP 70-XII-29-1	24	19.2	5.5
<i>V. minuta</i>	MLP 24-X-8-39	26	24	5
<i>V. minuta</i>	MLP 24-X-8-39	35.5	24	4.5
<i>V. minuta</i>	MLP 29-IV-15-6	31.5	26	6
<i>V. minuta</i>	<u>MLP 29-IV-15-6</u>	35	23	5
<i>V. minuta</i>	<u>MLP 69-XII-26-17</u>	24.9	20.5	4.5
<i>V. minuta</i>	MLP 69-XII-26-17	24	27	4.2
<i>V. minuta</i>	MLP 69-XII-26-17	21.9	19.5	4.5
<i>V. minuta</i>	MLP 69-XII-26-17	26	20.5	4.5
<i>V. minuta</i>	<u>MLP 69-XII-26-17</u>	21	19	4.5
<i>V. minuta</i>	<u>MLP 69-XII-26-17</u>	23	19.5	5
<i>V. minuta</i>	<u>MLP 69-XII-26-17</u>	30.5	21.5	4.9
<i>V. minuta</i>	MLP 69-XII-26-17	26	19.5	4.9
<i>V. minuta</i>	MLP 69-XII-26-17	32.9	22.5	4.1
<i>V. minuta</i>	MLP 69-XII-26-17	29	29	5
<i>Pl. intermedia</i>	MLP 52-IX-30-21	34	29.9	6.5
<i>Pl. intermedia</i>	MLP 52-IX-30-21	42.9	33	7.5
<i>Pl. intermedia</i>	MLP 52-IX-30-21	41	35	8
<i>Pl. intermedia</i>	MLP 52-IX-30-21	37	28.9	5
<i>Pl. intermedia</i>	MLP 96-XII-10-1	41	32.9	7.5
<i>Pl. intermedia</i>	MLP 96-XII-10-1	35	40	7.5
<i>Pl. intermedia</i>	<u>MLP 96-XII-10-1</u>	35	32	7.2
<i>Pl. intermedia</i>	<u>MLP 96-XII-10-1</u>	37.9	30.9	7
<i>Pl. intermedia</i>	<u>MLP 96-XII-10-1</u>	31.5	33	8
<i>Pl. intermedia</i>	MLP 96-XII-10-1	36	33	7.5
<i>Pl. brocherense</i>	<u>MUFvCA 769</u>	44	34	7.1

<i>Pl. brocherense</i>	<u>MUFvCA 769</u>	47	36	8.5
<i>Pl. brocherense</i>	MUFyCA 769	50	40	10.0
<i>K. paranense</i>	MLP 41-XII-13-411	36	24.9	6
<i>K. paranense</i>	MLP 52-X-1-36C	32	–	7
<i>K. paranense</i>	MLP 62-VIII-10-7	37	27	7.2
<i>K. paranense</i>	MLP 69-IX-8-13	32	24.5	11
<i>K. paranense</i>	<u>MLP 69-IX-8-13</u>	37	26	7
<i>K. paranense</i>	<u>MLP 69-IX-8-13</u>	32	26	6
<i>K. paranense</i>	<u>MLP 69-IX-8-13</u>	43	28.3	7.5
<i>K. paranense</i>	MLP 69-IX-8-13	41.5	26.8	8
<i>K. paranense</i>	MLP 69-IX-8-13	30.5	23.5	8.5
<i>K. paranense</i>	MLP 69-IX-8-13	30	22.5	7.9
<i>K. paranense</i>	MLP 69-IX-8-13	33	23.5	7
<i>K. paranense</i>	MLP 69-IX-8-13	45	26	7.3
<i>H. floridana</i>	UF 224397	31	24.5	5
<i>H. floridana</i>	<u>UF 224397</u>	34	25	6.2
<i>H. floridana</i>	UF 224397	31.5	26	7.1
<i>H. floridana</i>	<u>UF 224397</u>	33	24.3	7
<i>H. floridana</i>	UF 224397	36.5	25.8	5
<i>H. floridana</i>	UF 224397	30.5	23.5	6.2
Gen., nov., sp. B	MLP 54-III-16-1	37	31.5	8.5
Gen., nov., sp. B	MLP 54-III-16-1	35.5	31	8.0
Gen., nov., sp. B	<u>MLP 54-III-16-1</u>	40	30	81
Gen., nov., sp. B	<u>MLP 54-III-16-1</u>	38.5	34	91
<i>H. septentrionalis</i>	ROM 28.292	45	39	8.0
<i>H. septentrionalis</i>	UF 9336	52	42	10
<i>H. septentrionalis</i>	<u>UF 9336</u>	46	37	11
<i>H. septentrionalis</i>	UF 9336	47	34	16
<i>H. occidentalis</i>	<u>MCL-6059</u>	60	48	98
<i>H. occidentalis</i>	<u>MCL-6060</u>	44	34	19.5
<i>H. occidentalis</i>	<u>MCL-6065</u>	45	41	12
<i>H. occidentalis</i>	ROM 23.393	55	34	70
<i>H. occidentalis</i>	ROM 26.121	-	47	8.9
<i>H. major</i>	<u>MCL-2078/91</u>	68.5	58.5	10
<i>H. major</i>	<u>MCL-2078/94</u>	78.5	59	8
<i>H. major</i>	<u>MCL-2078/113</u>	58.5	49	8
<i>H. major</i>	<u>MCL-2078/116</u>	61	50	14
<i>H. paulacoutoi</i>	MCL-501/88	59	43	14
<i>H. paulacoutoi</i>	<u>MCL-501/169</u>	50.5	32.9	14.1
<i>H. paulacoutoi</i>	<u>MCL-501/196</u>	52.5	45.9	11.7
<i>H. paulacoutoi</i>	MCL-501/210	55	37	15
<i>H. paulacoutoi</i>	<u>MLP 69-XII-26-3</u>	67	60	12.5
<i>H. paulacoutoi</i>	<u>MFA-Pv 933</u>	64	43.5	13
<i>P. mexicanum</i>	INAH 6201	40	32	8
<i>P. typum</i>	MG-PV 666	34	33	7
<i>P. typum</i>	MLP 69-IX-5-1	39	19	7
<i>P. typum</i>	MLP 76-III-2-6	40	20	8
<i>P. humboldtii</i>	MCL-21013/43	45	31	9
<i>P. humboldtii</i>	<u>MCL-21013/44</u>	51	33	92

Tabla 2. Medidas de los osteodermos (en mm) móviles y semimóviles del escudo pélvico. Los móviles están subrayados. Abreviaturas en el Cap 2.

Especies	Espécimen	LAP	AT	E
Gen.,nov., sp. A	<u>MLP 69 III-24-319</u>	41.1	19	8.0
Gen.,nov., sp. A	<u>MLP 69 III-24-319</u>	40	16	6.5
Gen.,nov., sp. A	<u>MLP 69 III-24-319</u>	41.1	19.9	6.9
<i>S. hondaense</i>	UCMP 37924	–	26	6.2
<i>S. hondaense</i>	UCMP 40056	–	27	6.1
<i>S. hondaense</i>	IGM 182194	60	25	6.0
<i>S. carinatum</i>	MLP 52-X-1-35	54.5	21	4.5
<i>S. carinatum</i>	<u>MLP 69-IX-8-13AB</u>	54.5	25	5.1
<i>S. carinatum</i>	MLP 69-IX-8-13AE	–	19	6.2
<i>S. carinatum</i>	MLP 69-IX-8-13AN	47.9	22.2	6.1
<i>S. carinatum</i>	MLP 69-IX-8-13AP	45	23	4.0
<i>S. carinatum</i>	MLP 69-IX-8-13AQ	37.5	17	4.5
<i>S. carinatum</i>	MLP 69-IX-8-13AR	–	19.1	4.0
<i>S. carinatum</i>	MLP 69-IX-8-13AS	32	19	4.1
<i>S. carinatum</i>	MLP 69-IX-8-13AV	37	20	4.5
<i>S. carinatum</i>	MLP 69-IX-8-13AW	42	23	4.3
<i>V. minuta</i>	MLP 29-IV-15-6	–	23	5.0
<i>V. minuta</i>	MLP 95-VIII-1-1	59.9	24.9	5.1
<i>V. minuta</i>	<u>MLP 95-VIII-1-1</u>	–	26	5.0
<i>K. paranense</i>	MLP 69-IX-8-13	70.5	27	7.0
<i>K. paranense</i>	MLP 69-IX-8-13	62	29	9.0
<i>K. paranense</i>	<u>MLP 69-IX-8-13</u>	–	25	7.0
<i>K. paranense</i>	<u>MLP 69-IX-8-13</u>	60.5	26.5	8.2
<i>Pl. intermedia</i>	MLP 52-IX-30-24	68.5	34	6.5
<i>Pl. intermedia</i>	MLP 69-VIII-25-1	48	29	7.0
<i>Pl. intermedia</i>	<u>MLP 69-VIII-22-11</u>	–	29	7.0
<i>Pl. intermedia</i>	<u>MLP 69-VIII-22-11</u>	53	32.5	6.5
<i>Pl. brocherense</i>	MUFyCA 769	58	39	11
<i>H. floridana</i>	UF 224397	70.5	27	7.1
<i>H. floridana</i>	<u>UF 224397</u>	62	29	8.0
<i>H. floridana</i>	UF 224397	–	25	7.0
Gen.,nov., sp. B	MLP 54-III-16-1	–	31	–
Gen.,nov., sp. B	MLP 54-III-16-1	–	32	–
Gen.,nov., sp. B	<u>MLP 54-III-16-1</u>	–	39	7.5
Gen.,nov., sp. B	<u>MLP 54-III-16-1</u>	–	32.1	10.5
Gen.,nov., sp. B	MLP 54-III-16-1	80.5	36.5	8.0
Gen.,nov., sp. B	<u>MLP 54-III-16-1</u>	–	34	8.0
Gen.,nov., sp. B	<u>MLP 54-III-16-1</u>	75	39	9.5
Gen.,nov., sp. B	MLP 54-III-16-1	–	29	9.0
<i>H. paulacoutoi</i>	MFA-Pv 933	83	36	11
<i>H. paulacoutoi</i>	MFA-Pv 933	–	40	11
<i>H. paulacoutoi</i>	<u>MFA-Pv 933</u>	–	40	12.3

Tabla 3. Medidas craneanas (mm): **(A)** *Kraglievichia* cf. *paranense* (MACN Pv 2617). **(B)** *Pl. intermedia* (FMNH 14424). **(C)** *H. floridana* (UF 191448) **(D)** *H. rondoniensis* (holotipo, MERO-P-002. **(E)** *H. occidentalis* (ROM 3881). **(F)** *H. major* (UZM 2314). **(G)** *H. paulacoutoi* (holotipo, MCL-501/01); **(H)** *H. septentrionalis* (HMNS 173); **(I)** *Pampatherium typum* (MACN Pv 11543). **(J)** *P. humboldtii* (MHD-P-28). Abreviaturas en el Cap 2.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
LCM	194	239	260	325	345	315	282	290	350	360
LN	59	–	94	145	162	156	–	–	164	174.6
LF	62	–	73	97	106	111	–	–	111	113.7
LPA	73	–	57	83	72	75	71	–	75	72
LP	159	–	156	220	230	335	202	220	235	237
LSDM	–	140	122	180	190	200	180	165	200	195
AMFM	–	–	27	39	35	26	32	65	26	34
ABCO	69	75	65	88	86	70	90	70	70	83.5

Tabla 4. Medidas de los molariformes superiores en mm. **(A)** *Kraglievichia* cf. *paranense* (MACN Pv 2617). **(B)** *Pl. intermedia* (FMNH 14424). **(C)** *H. floridana* (UF 191448) **(D)** *H. rondoniensis* (holotipo, MERO-P-002. **(E)** *H. occidentalis* (ROM 3881). **(F)** *H. major* (UZM 2314). **(G)** *H. paulacoutoi* (holotipo, MCL-501/01); **(H)** *H. septentrionalis* (HMNS 173); **(I)** *Pampatherium typum* (MACN Pv 11543). **(J)** *P. humboldtii* (MHD-P-28). Abreviaturas en el Cap 2.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
Mf1	6.5	6.8	6.8	8.1	10	8.1	–	10	7.8	9.2
Mf2	6.0	8.0	7.1	12	13	11	12	12	8.2	8
Mf3	6.2	8.5	7.2	17.5	16	13	19	14.2	9.6	10
Mf4	12.6	14.5	12.3	19	17.1	19.1	20.4	17.2	15.8	14.4
Mf5	12.7	18.5	15.4	24	25	24.1	26.4	21.2	16.9	21
Mf6	14.5	19.0	17.5	27.0	27.9	26	26.0	23.2	19.4	23.7
Mf7	15.5	17.5	16.4	26.5	26	24.1	26.2	23.5	17.5	24.2
Mf8	12	16.7	13.1	21.0	23.5	22	22.8	21.2	15.4	21.7
Mf9	8.5	13.7	10.3	17.1	14.5	18	15	13.2	17.9	20

Tabla 5. Medidas de los molariformes inferiores en mm. **(A)** *V. minuta* (holotipo, MLP 29-IV-15-4). **(B)** *Kraglievichia cf. paranense* (MLP 52-IX-30-67). **(C)** *Pl. intermedia* (FMNH 14424). **(D)** *H. floridana* (UF 223813). **(E)** *H. septentrionalis* (neotipo, AMNH 26856). **(F)** *Pamphaterium typum* (MACN Pv 11474). **(G)** *P. humboldtii* (MLP 81-X-30-1).

	A	B	C	D	E	F	G
Mf1	–	–	6.5	5.4	–	6.8	7.1
Mf2	5.1	–	7.2	–	10.2	8.9	8.1
Mf3	7.0	–	7.4	8.2	12.2	9.2	10.5
Mf4	7.5	–	11.5	–	13.5	13.2	14.1
Mf5	11.0	–	18.5	–	19.6	23.3	24.9
Mf6	11.0	14.5	19.5	16.0	22.3	25.1	27.0
Mf7	12.0	15.5	17.0	14.0	22.4	24.9	25.8
Mf8	10.5	12	15.7	–	19.1	23.8	24.6
Mf9	8.0	8.5	12.8	10.3	13.0	19.5	21.2

Tabla 6. Medidas mandibulares en mm: **(A)** *V. minuta* (holotipo, MLP 29-IV-15-4). **(B)** *Kraglievichia* cf. *paranense* (MLP 52-IX-30-67). **(C)** *H. floridana* (UF 224450). **(D)** *Pl. intermedia* (FMNH 14424). **(E)** *H. septentrionalis* (HMNS 173). **(F)** *Pamphaterium typum* (MACN Pv 11474). **(G)** *P. humboldtii* (MLP 81-X-30-1). Abreviaturas en el Cap. 2.

	A	B	C	D	E	F	G
ARA	–	–	100	96.0	160	170	187
LMM	–	–	19.3	–	–	270	290
ARHmf7	24.5	32.5	38.5	47.0	60	71.0	73.0
LSDMD	75.0	–	120	–	165	183	212

Tabla 7. Medidas del húmero en mm: **(A)** *H. floridana* (UF 24932). **(B)** *H. septentrionalis* (HMNS 173). **(C)** *H. paulacoutoi* (holotipo, MCL-501//02-03). **(D)** *P. humboldtii* (MCL-900/01-02). Abreviaturas en el Cap. 2.

	A	B	C	D
LMH	–	216	227	225
LTD	61.5	118	124	122
AMPH	36.8	57	68.8	61.0
AMTD	–	81	92.6	83

Tabla 8. Medidas del radio en mm: **(A)** *H. floridana* (UF 10830). **(B)** *H. septentrionalis* (HMNS 173). **(C)** *H. paulacoutoi* (holotipo, MCL-501//02-03). **(D)** *P. humboldtii* (MCL-900/01-02). Abreviaturas en el Cap. 2.

	A	B	C	D
LMR	82	130	151	145

Tabla 9. Medidas del ulna en mm: **(A)** *H. floridana* (UF 24932). **(B)** *H. septentrionalis* (HMNS 173). **(C)** *P. typum* (MG-Pv 666). **(D)** *P. humboldtii* (MCL-900/01-02). Abreviaturas en el Cap. 2.

	A	B	C	D
LMU	129	209	27	26

Tabla 10. Medidas del fémur en mm: **(A)** *Kraglievichia* cf. *paramense* (MLP 69-IX-8-13A). **(B)** *H. floridana* (UF 24918). **(C)** Gen., nov., sp. B. **(D)** *H. septentrionalis* (HMNS 173). **(E)** *H. paulacoutoi* (MCL-501/08) **(F)** *P. humboldtii* (MCL-900/05).

Abreviaturas en el Cap. 2.

	A	B	C	D	E	F
LMF	164	193.5	280	290	359	347
AT	33.5	41.3	62	70	83	72
AEDF	38	51.5	70	86	91	92

Tabla 11. Medidas del calcáneo en mm: **(A)** *H. floridana* (UF 19075). **(B)** *H. paulacoutoi* (MCL-501/12-13) **(C)** *P. humboldtii* (MCL-900/07). Abreviaturas en el Cap. 2.

	A	B	C
LCA	59	110	104
AFAC	22.5	45	41