

**LOS CINGULATA (MAMMALIA, XENARTHRA) DEL MIOCENO TEMPRANO Y  
MEDIO DE PATAGONIA (EIDADES SANTACRUCENSE Y “FRIASENSE”)  
REVISION SISTEMÁTICA Y CONSIDERACIONES BIOESTRATIGRÁFICAS**

*Autor* Lic. LAUREANO RAÚL GONZÁLEZ

*Director* Dr. Marcelo Fabián Tejedor

*Co-Director* Dr. Gustavo Juan Scillato

**Facultad de Ciencias Naturales y Museo**

**Universidad Nacional de La Plata**

**(La Plata, Argentina)**

*Tesis Doctoral*

*Año 2010*

## DEDICATORIA Y AGRADECIMIENTOS

Debo agradecer enormemente la ayuda brindada a Marcelo Tejedor y Gustavo Scillato-Yané, directores y amigos personales, cuyas observaciones y consejos han sido y son de gran importancia para mi desarrollo personal y profesional.

Tengo que agradecer profundamente a Alfredo “Fredy” Carlini, pues fue él, la primera persona que desinteresadamente me aconsejó y me abrió las puertas de su laboratorio.

A Gabriel “Gabo” Martín, quién me ha ofrecido su tiempo, para explicarme aspectos básicos de la investigación científica y su amistad.

A Arturo Taboada, Oscar Martínez y Susana Rizzuto, compañeros del laboratorio en Esquel, quienes están siempre para dar una mano.

A Alejandro Kramarz, Martín Ciancio, María Encarnación Pérez, Cecilia Krmpotic y Diego Brandoni, por permanentes charlas acerca de nuestros temas de estudio y por haberme facilitado imágenes y bibliografía.

Igualmente mi agradecimiento a Alejandra Abello, Diego Brandoni, Alfredo Zurita, Cecilia Krmpotic, Sergio Vizcaíno, Esteban Soibelzon, María E. Pérez y Adán Tauber, por haberme brindado sus respectivas tesis doctorales inéditas.

A las chicas de Trelew, Amalia y Pati, por ser buenas amigas y colegas patagónicas.

A las chicas del MACN, Laurita Cruz, “L” Chorno y Micho Arnal por la buena onda durante mis almuerzos en el museo.

A Claudia Tambussi, por su buena predisposición y sus cartas de referencia.

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

A los encargados de colecciones, Adán Tauber, Marcelo Reguero, Lucas Pomi, Juan Fernicola, Judy Galkin, Alejandro Kramarz, Walter Joyce y Eduardo Ruiz Gómez, por tenerme paciencia en esas interminables búsquedas de especímenes.

A Alfred Rosenberger por ser un buen referencista y a John Flynn, por avalar mi visita al American Museum of Natural History.

Varias novedades bioestratigráficas son resultado de las campañas paleontológicas emprendidas conjuntamente por la Duke University y el Museo de La Plata; dichos especímenes fueron desinteresadamente cedidos para su estudio al autor de la Tesis, por Alfredo Carlini y Guiomar Vucetich, a ambos un agradecimiento.

Al CONICET por las becas que me permitieron realizar esta Tesis Doctoral.

A las instituciones norteamericanas, American Museum of Natural History y Harvard University por las becas Collection Study Grant y Ernst Mayr Travel Grant in Animal Systematics, que me permitieron viajar al exterior para revisar especímenes.

A Agustín Abba, por haberme brindado valiosa información acerca de armadillos actuales.

A Álvaro Mones, por su importante ayuda en cuestiones taxonómicas.

A Juan Bostelman por algunos datos acerca de materiales depositados en el Museo de Historia Natural de Chile.

A Walter Joyce por abrirme las puertas de su casa durante mi estadía en New Haven.

A los Jurados, Dr. Alejandro Kramarz, Dr. Sergio Vizcaíno y Dr. Alfredo Zurita, quienes contribuyeron de manera significativa a mejorar esta Tesis Doctoral.

Al Darío “Pacha” Carosso, Joaquín “Tordo” Contreras, Pablo “Pablito” Demetrio, Pablo “Pali” Lacha y Manuel “Rapo” Raposeiras, amigos de la vida que siempre me alentaron.

Por último, en estos últimos cinco años, tres personas, sin quererlo, me ayudaron a madurar como persona: con Gustavo Scillato entendí lo que es ser una persona humilde; conocer a Adán Tauber me hizo comprender el significado de la palabra vocación; y por último, ver a Martín “Tincho” Zamorano ir a trabajar al Museo, me ayudó a saber lo que es

tener voluntad y fuerza para no bajar los brazos en ninguna circunstancia, por más adversa que parezca.

Para terminar, a mi familia que siempre estuvo, está y estará a mi lado.

## ÍNDICE

Dedicatoria y agradecimientos.....	II
Resumen.....	VIII
Abstract.....	XII
<b>CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>1</b>
1.1 Ubicación sistemática del Orden Cingulata: Superorden Xenarthra.....	1
1.2 Biocrones de las familias del Orden Cingulata.....	2
1.3 Esquema cronoestratigráfico y bioestratigráfico general del Cenozoico sudamericano.....	3
1.4 Los Cingulata como herramienta de correlación bioestratigráfica.....	5
1.5 Delimitación del tema de estudio.....	7
1.6 Antecedentes sistemáticos de los Cingulata de las edades Santacrucense y “Friasense”.....	9
1.7 Antecedentes del uso de cingulados como herramientas de correlación bioestratigráfica para las edades Santacrucense y “Friasense”.....	13
1.8 Objetivos.....	16
1.9 Hipótesis.....	17
<b>CAPÍTULO 2. MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>18</b>
2.1 Abreviaturas y terminología.....	18
2.2 Especies incluidas en el estudio.....	19
2.3 Especies nominadas y/o citadas para las edades Santacrucense y “Friasense”.....	20
2.4 Macrosistemática.....	21
2.5 Regiones de la coraza y nomenclatura de osteodermos.....	22
2.6 Nomenclatura cráneo-mandibular.....	23
2.7 Postcráneo.....	23
2.8 Nomenclatura taxonómica formal.....	24
2.9 Nomenclatura taxonómica abierta.....	25
2.10 Caracterizaciones, diagnosis, comentarios y descripciones.....	26
2.11 Listados sinonímicos.....	28
2.12 Materiales sin identificación específica o genérica (sp. indet y gen. et sp. indet.).....	28
2.13 Obtención de las medidas y medidas utilizadas.....	29
2.14 Bioestratigrafía.....	34
2.15 Fauna.....	35
<b>CAPÍTULO 3. SISTEMÁTICA.....</b>	<b>36</b>
3.1 Historia de los especímenes sobre los cuales Ameghino realizó sus trabajos de 1887 y 1889.....	37
3.2 Revisión Sistemática.....	42

3.2.1 Familia Peltephilidae.....	42
3.2.1.1 <i>Peltephilus</i> .....	42
3.2.1.2 <i>Epipeltephilus</i> .....	58
3.2.1.3 Peltephilidae sp. nov.?	60
3.2.1.4 Peltephilidae gen. et sp. indet.....	61
3.2.1.5 Peltephilidae <i>nomen dubium</i> .....	62
3.2.1.6 Peltephilidae <i>nomen vanum</i> .....	69
3.2.2 Familia Dasypodidae.....	72
3.2.2.1 Tribu Stegotheriini.....	72
3.2.2.1.1 <i>Stegotherium</i> .....	72
3.2.2.1.2 Stegotheriini gen. et sp. indet.....	87
3.2.2.2 Tribu Eutatini.....	88
3.2.2.2.1 <i>Stenotatus</i> .....	88
3.2.2.2.2 <i>Proeutatus</i> .....	101
3.2.2.2.3 <i>Paraeutatus</i> .....	125
3.2.2.2.4 Eutatini gen. et sp. indet.....	128
3.2.2.3 Tribu Euphractini.....	129
3.2.2.3.1 <i>Prozaedyus</i> .....	129
3.2.2.3.2 <i>Vetelia</i> .....	143
3.2.2.3.3 Euphractini gen. et sp. indet.....	149
3.2.2.4 Dasypodidae <i>nomen dubium</i> .....	149
3.2.2.5 Dasypodidae <i>nomen vanum</i> .....	160
3.2.3 Familia Glyptodontidae.....	165
3.2.3.1 Subfamilia Propalaeohoplophorinae.....	165
3.2.3.1.1 <i>Propalaeohoplophorus</i> .....	165
3.2.3.1.2 <i>Cochlops</i> .....	191
3.2.3.1.3 <i>Eucinepeltus</i> .....	200
3.2.3.1.4 Propalaeohoplophorinae gen. et sp. indet.....	210
3.2.3.1.5 Especies válidas de Propalaeohoplophorinae cuya identidad genérica es dudosa.....	213
3.2.3.1.6 Propalaeohoplophorinae <i>nomen dubium</i> .....	218
3.2.3.1.7 Propalaeohoplophorinae <i>nomen vanum</i> .....	233
3.2.3.2 Glyptodontidae incertae sedis.....	236
3.2.3.2.1 Glyptodontidae gen. et sp. nov. ....	236
3.2.3.2.2 <i>Eonaucum</i> .....	240
3.2.3.3 Subfamilia Hoplophorinae.....	245
3.2.3.3.1 Tribu Palaehoplophorini.....	245
3.2.3.3.1.1 <i>Palaehoplophorus</i> .....	245
3.2.3.3.1.2 <i>Palaehoplophoroides</i> .....	248

3.2.3.4 Glyptodontidae gen. et sp. indet.....	250
---	-----

**CAPÍTULO 4. CONSIDERACIONES BIOESTRATIGRÁFICAS.....251**

4.1 “Edad-mamífero” Santacrucense.....	252
4.1.1 Fauna “pinturensis” y Santacrucense (?) de Formación Pinturas.....	252
4.1.2 Fauna “notohippidense” de Formación Santa Cruz.....	261
4.1.3 Fauna santacrucense “típica” o <i>sensu stricto</i> de Formación Santa Cruz.....	271
4.2 “Edad-mamífero” Friasense.....	293
4.2.1 Fauna friasense <i>sensu stricto</i> de Formación Río Frías.....	293
4.2.2 Fauna colloncurensis de Formación Collón Curá.....	299
4.2.3 Fauna mayoense de Formación Río Mayo.....	306
4.3 Localidades fosilíferas no ubicadas en un esquema geocronológico.....	311
4.3.1 Provincia de Santa Cruz.....	311
4.3.2 Provincia del Chubut.....	317
4.3.3 Provincia de Río Negro.....	323

**CAPÍTULO 5. CONTEXTO PALEOAMBIENTAL GENERAL DE LAS EDADES**

**ANALIZADAS .....324**

5.1 “Edad-mamífero” Santacrucense (Mioceno temprano tardío).....	324
5.2 “Edad-mamífero” Friasense (Mioceno medio temprano- medio tardío).....	324

**CAPÍTULO 6. DISCUSIÓN.....327**

6.1 Discusión de los resultados sistemáticos.....	327
6.2 Discusión de los resultados bioestratigráficos.....	332

**CAPÍTULO 7. CONCLUSIONES.....351**

7.1 Conclusiones sistemáticas.....	351
7.2 Conclusiones bioestratigráficas.....	352

**CAPÍTULO 8. BIBLIOGRAFÍA.....357**

**CAPÍTULO 9. LÁMINAS.....395**

**CAPÍTULO 10. TABLAS.....451**

**CAPÍTULO 11. CUADROS.....459**

## RESUMEN

El Orden Cingulata comprende los armadillos (con representantes actuales) y gliptodontes (extintos), agrupados en las superfamilias Dasypodoidea (Peltephilidae y Dasypodidae) y Glyptodontoidea (Pampatheriidae, Palaeopeltidae y Glyptodontidae); su cuya sinapomorfia más conspicua es la presencia de osteodermos articulados que conforman una coraza dorsal. Los restos de cingulados, sobre todo dichos osteodermos de la coraza, son relativamente abundantes en los yacimientos mamalíferos sudamericanos desde el Paleoceno tardío a la actualidad.

Dado que la caracterización e identificación de unidades fosilíferas del Cenozoico en Sudamérica depende en gran medida del hallazgo de faunas de mamíferos fósiles, que representan “estados evolutivos” sucesivos, y que para muchas de dichas unidades aún no se han realizado estudios geocronológicos detallados, los mamíferos han sido y continúan siendo de gran utilidad para establecer correlaciones bioestratigráficas.

Por lo antedicho, y dado que los osteodermos de los cingulados poseen valor diagnóstico, si se logra una sistemática ajustada de los grupos, éstos se convierten en una adecuada herramienta bioestratigráfica, sobre todo para aquellas localidades que no cuentan con estudios estratigráficos o geocronológicos detallados.

En este contexto, el objetivo principal de esta Tesis es estudiar los Cingulata (Dasypodoidea y Glyptodontoidea) desde el punto de vista sistemático, con el fin de discriminar la sucesión de taxones en el lapso Mioceno temprano a medio de la Patagonia central y austral. Más específicamente, comparar los Cingulata del Santacrucense (Formación Pinturas, Formación Santa Cruz y depósitos miocenos del Oeste de la Provincia de Santa Cruz) con los del “Friasense” (Formación Río Frías, Formación Collón Curá, depósitos miocenos del noroeste de la Provincia del Chubut y Formación Río Mayo).

En primer lugar se identificaron todas las especies de cingulados descriptas consideradas válidas (28 especies), se ubicaron sus respectivos materiales tipo, se realizaron los listados sinonímicos correspondientes y se analizaron sus caracteres anatómicos. A base de esta evidencia, y de acuerdo al Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, se analizó la situación nomenclatural de dichas especies y su validez. Luego, a la luz de los resultados sistemáticos formales, se analizaron las descripciones de dichas especies y los especímenes asignados. Posteriormente, se revisaron todas las citas de las especies conocidas para las diferentes localidades y faunas de mamíferos, y se ubicó el material correspondiente. Se obtuvo entonces un listado de especies de cingulados por localidad fosilífera y para cada una de las faunas de mamíferos fósiles analizada.

Como resultado de la revisión taxonómica, las especies consideradas válidas aquí son las siguientes: Peltephilidae: *Peltephilus strepens*, *Peltephilus pumilus*, *Peltephilus giganteus* y *Epipeltephilus recurvus*; Dasypodidae Stegotheriini: *Stegotherium tessellatum*, *Stegotherium variegatum*, *Stegotherium tauberi* y *Stegotherium notohippidensis*; Dasypodidae Eutatini: *Stenotatus patagonicus*, *Stenotatus planus*, *Stenotatus hesternus*, *Proeutatus oenophorum*, *Proeutatus lagena*, *Proeutatus deleo*, *Proeutatus carinatus* y *Paraeutatus distans*; Dasypodidae Euphractini: *Prozaedyus proximus*, *Prozaedyus exilis*, *Vetelia puncta* y *Vetelia perforata*; Glyptodontidae Propalaehoplophorinae: *Propalaehoplophorus australis*, *Propalaehoplophorus minus*, *Cochlops muricatus*, “*Cochlops*” *debilis*, *Eucinepeltus petesatus*, “*Metopotoxus*” *anceps* y *Eonaucum informis* **n. comb.**; Glyptodontidae Hoplophorinae Palaehoplophorini: *Palaehoplophorus meridionalis* y *Palaehoplophoroides rothi*. Además, se reconoce una especie nueva de Dasypodidae Stegotheriini (*Stegotherium* **sp. nov.**), una de Dasypodidae Eutatini (*Stenotatus* **sp. nov.**), una de Dasypodidae Euphractini (*Prozaedyus* **sp. nov.**) y un género y especie nuevos de Glyptodontidae (Glyptodontidae **gen. et sp. nov.**). En este contexto, se diagnostican formalmente por primera vez seis géneros y 17 especies; Y se enmienda la diagnosis de un género y otras seis especies.

Se reconocen como *nomen dubium* *Peltephilus ferox*, *Peltephilus nanus*, *Anantiosodon rarus*, *Stegotherium simplex*, *Proeutatus distans*, *Proeutatus robustus*, *Eodasypus nanus*, *Eodasypus limus*, *Propalaeohoplophorus exilis*, *Asterostemma depressa* y *Metopotoxus laevatus*. Además, se reconocen como *nomen vanum* *Peltephilus grandis*, *Peltephilus heusseri*, *?Pampatherium pygmaeum*, *?Clamydotherium australe*, *Thoracotherium cruentum*, *Propalaeohoplophorus patagonicus*, *Propalaeohoplophorus aratae* y *Asterostemma granata*.

Se analiza la asociación de cingulados para las faunas de edades Santacrucense y “Friasense”. Se reconocen especies exclusivas para las faunas “pinturense” de Fm. Pinturas (*Stegotherium sp. nov.*), “notohippidense” de Fm. Santa Cruz (*Stegotherium notohippidensis*), santacrucense “típica” o *s.s.* de Fm. Santa Cruz (*Stegotherium tauberi*, *Stenotatus hesternus* y “*Cochlops*” *debilis*), colloncureense de Fm. Collón Curá (*Stegotherium sp. 1* y *Eonaucum informis n.comb.*) y mayoense de Fm. Río Mayo (*Epipeltephilus recurvus* y *Palaeohoplophorus meridionalis*).

La fauna “pinturense” registrada en la secuencia inferior y media de la Fm. Pinturas posee una especie de la fauna colhuehuapense previa, una de la fauna santacrucense *s.s.* y una exclusiva, lo que apoyaría la idea de una “Asociación Pinturense”. Mientras que, en la secuencia superior la ausencia de Stegotheriini (abundantes en la fauna “pinturense”) indicaría una mayor afinidad con el Santacrucense. En la fauna santacrucense (?) de Fm. Cerro Boleadoras, así como en la de La Olguita y La Porteña se registra una especie en común y exclusiva, aunque no pudo resolverse su posición dentro del Santacrucense. Los cingulados del Friasense *s.s.* son escasos y no permiten mayores consideraciones acerca de su posición en el “Friasense”. La fauna colloncureense indica una clara afinidad con las faunas previas santacrucense “típica” pero con dos especies exclusivas. La fauna del Mioceno medio del noroeste de la Prov. del Chubut presenta, al igual que la anterior, géneros santacrucenses, pero con especies exclusivas. La fauna mayoense exhibe taxones de la fauna posterior (Chasiquense) y un solo género presente también en el Santacrucense y el Colloncureense, lo

que indica una afinidad mayor con la Chasiquense que con alguna previa.

En síntesis, por un lado se cuenta ahora con un estudio actualizado de la taxonomía alfa de los Dasypodidae, Peltephilidae y Glyptodontidae de las edades Santacrucense y “Friasense”, y de las faunas que incluyen. Un análisis de esta clase, es el paso primero e imprescindible para la realización de estudios posteriores de anatomía comparada, distribución y ecología de cualquier grupo de organismos, en este caso, armadillos fósiles y gliptodontes. Por otro lado, se caracterizan las faunas de las edades Santacrucense y “Friasense” a base del agregado de taxones de Peltephilidae, Dasypodidae y Glyptodontidae. El conocimiento de estas “asociaciones” de cingulados para las faunas de la Patagonia, permitirá contrastar estudios bioestratigráficos previos así como contribuir al conocimiento de la historia evolutiva de los mamíferos del Mioceno temprano-medio de Sudamérica.

## ABSTRACT

The Order Cingulata is formed by the armadillos (including extinct and living representatives) and gliptodonts (all extinct), grouped in the superfamilies Dasypodoidea (Peltephilidae and Dasypodidae) and Glyptodontoidea (Pampatheriidae, Palaeopeltidae and Glyptodontidae). Its stronger synapomorphy is the presence of articulated osteoderms forming a dorsal armor. The remaining cingulates, mainly represented by osteoderms of the armor, are relatively abundant in the South American mammalian deposits, ranging from the Paleocene to the present time.

Since the characterization and identification of fossiliferous units of the Cenozoic in South America depends basically on the finding of faunas of fossil mammals representing “successive evolutionary states”, and due to the fact that many of these units do not have detailed geochronologic studies, the mammals have been always useful to establish biostratigraphic correlations. Adding that the osteoderms of the cingulates have a strong diagnostic value, a deep systematic revision of the groups becomes a suitable biostratigraphic tool, mainly for those localities with no detailed stratigraphic or geochronologic control.

Thus, the primary objective of this Doctoral Thesis is to study the Cingulata (Dasypodoidea and Glyptodontoidea) from a systematic point of view, discriminating the succession of taxa between the early and middle Miocene in central and austral Patagonia. More specifically, to compare the Cingulata of the Santacrucian (Pinturas Formation, Santa Cruz Formation and Miocene deposits of northwestern Santa Cruz Province) with those of the “Friasian” (Río Frías Formation, Collón Curá Formation, Miocene deposits of the northwest of Chubut Province and Río Mayo Formation).

All the valid species of cingulates previously described (28) and their type materials were identified and studied, as well as the corresponding synonymous lists and anatomical characters. With this evidence, and according to the International Code of Zoological Nomenclature, the status of these species and their validity were analyzed.

Then, the formal systematic results, the assigned specimens and species descriptions were analyzed. Later, all the historical bibliographic citations of species for the different localities and faunas were reviewed and the corresponding materials have been identified. Subsequently, a list of species of cingulates for all fossiliferous localities and mammalian faunas was obtained.

As a result of the taxonomic revision, the following species are here considered valid: Peltephilidae: *Peltephilus strepens*, *Peltephilus pumilus*, *Peltephilus giganteus* and *Epipeltephilus recurvus*; Dasypodidae Stegotheriini: *Stegotherium tessellatum*, *Stegotherium variegatum*, *Stegotherium tauberi* and *Stegotherium notohippidensis*; Dasypodidae Eutatini: *Stenotatus patagonicus*, *Stenotatus planus*, *Stenotatus hesternus*, *Proeutatus oenophorum*, *Proeutatus lagena*, *Proeutatus deleo*, *Proeutatus carinatus* and *Paraeutatus distans*; Dasypodidae Euphractini: *Prozaedyus proximus*, *Prozaedyus exilis*, *Vetelia puncta* and *Vetelia perforata*; Glyptodontidae Propalaehoplophorinae: *Propalaehoplophorus australis*, *Propalaehoplophorus minus*, *Cochlops muricatus*, “*Cochlops*” *debilis*, *Eucinepeltus petesatus*, “*Metopotoxus*” *anceps* and *Eonaucum informis* **n. comb.**; Glyptodontidae Hoplophorinae Palaehoplophorini: *Palaehoplophorus meridionalis* y *Palaehoplophoroides rothi*. In addition, a new species of Dasypodidae Stegotheriini was named (*Stegotherium* **sp. nov.**), as well as one Dasypodidae Eutatini (*Stenotatus* **sp. nov.**), one Dasypodidae Euphractini (*Prozaedyus* **sp. nov.**) and a new genus and species of Glyptodontidae (Glyptodontidae **gen. et sp. nov.**). The formal diagnosis of six genus and 17 species, were provided for the first time, and the diagnosis for one genus and six additional species were emmended.

Several species have been recognized as *nomen dubium* *Peltephilus ferox*, *Peltephilus nanus*, *Anantiosodon rarus*, *Stegotherium simplex*, *Proeutatus distans*, *Proeutatus robustus*, *Eodasyus nanus*, *Eodasyus limus*, *Propalaehoplophorus exilis*, *Asterostemma depressa* and *Metopotoxus laevatus*. Others were identified as *nomen vanum*: *Peltephilus grandis*,

*Peltephilus heusseri*, ?*Pampatherium pygmaeum*, ?*Clamydotherium australe*, *Thoracotherium cruentum*, *Propalaehoplophorus patagonicus*, *Propalaehoplophorus aratae* and *Asterostemma granata*.

Several species have been recognized exclusively for the “Pinturan” from Pinturas Fm. (*Stegotherium* **sp. nov.**), “notohippidian” from Santa Cruz Fm. (*Stegotherium notohippidensis*), Santacrucian “typical” or *s.s.* from Santa Cruz Fm. (*Stegotherium tauberi*, *Stenotatus hestermus* and “*Cochlops*” *debilis*), colloncuran from Collón Curá Fm. (*Stegotherium* sp. 1 and *Eonaucum informis* **n. comb.**) and mayoan from Río Mayo Fm. (*Epipeltephilus recurvus* and *Palaehoplophorus meridionalis*).

The “pinturan” fauna recorded for the low and middle sequence of the Pinturas Fm. has one species of the previous colhuehuapian fauna, one of santacrucian *s.s.* fauna as well as one exclusive, supporting the existence of a “Pinturan Association”. Whereas, the absence of *Stegotheriini* in the upper sequence (abundant in the “Pinturan”), supported an affinity to the Santacrucian. In the santacrucian fauna (?) of Cerro Boleadoras Fm., La Olguita and La Porteña one exclusive species is recorded, although its position within the Santacrucian could not be solved. The cingulates of the Friasian *s.s.* are poorly known and they do not allow major considerations about its position in the “Friasian”. The colloncuran fauna indicates a clear affinity with “typical” santacrucian fauna with two exclusive species. The fauna of the middle Miocene from the northwest of Chubut Province presents several santacrucian genus, but also including exclusive species. The mayoan fauna also exhibits several taxa of the following, younger fauna (Chasicoan) and only one genus from any previous age in Patagonia, which indicates a closer affinity with the Chasicoan Age.

In sum, a modern study of the alpha taxonomy of the Peltephilidae, Dasypodidae and Glyptodontidae from the Santacrucian and “Friasian”, as well as other faunas included, was developed. Such analysis seems essential as the first step for the accomplishment of later studies that compare anatomy, geographic distribution and ecology of any group of mammals.

On the other hand, the Santacrucian and “Friasian” faunas were characterized with the addition of a detailed study of Peltephilidae, Dasypodidae and Glyptodontidae. The increasing knowledge of these cingulate associations from the Patagonian faunas will allow to test previous biostratigraphic studies, contributing to a better understanding of the evolutionary history of early and middle Miocene mammals of South America.

## CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN

### 1.1 Ubicación sistemática del Orden Cingulata: Superorden Xenarthra

Los integrantes del Superorden Xenarthra constituyen un componente distintivo de mamíferos de la fauna de la Región Neotropical y durante el Cenozoico alcanzan una gran diversidad taxonómica y morfológica. El carácter derivado más conspicuo que los agrupa es la presencia de articulaciones xenartrales intervertebrales (Engelmann, 1985; Gaudin, 1999), y es el que da origen a su nombre (*xenos*= extraño, y *arthros*= articulación).

Los Xenarthra incluyen el Orden Pilosa (Vermilingua y Tardigrada) y el Orden Cingulata. Los representantes actuales se dividen tradicionalmente en 3 familias: Dasypodidae (armadillos fosoriales), Mymercophagidae (osos hormigueros terrestres y arborícolas) y Bradypodidae (perezosos) (Simpson, 1945); además, existen 11 familias sin representantes vivientes, que junto a las primeras, suman más de 180 géneros de xenartros (Wetzel, 1985; Redford y Eisenberg, 1992; McKenna y Bell, 1997).

Este diverso conjunto de xenartros vivientes y extintos fue reunido en un principio por su restringida distribución geográfica y por sus inusuales características morfológicas. Engelmann (1985) fue el primero en realizar un análisis filogenético sustentando su monofilia. Algunos de los caracteres más conspicuos que este autor reconoce como sinapomorfias son: articulaciones xenartrales intervertebrales, fusión de los procesos transversos de las vértebras caudales anteriores al isquion, osificaciones dermales, simplificación dentaria, fusión isquio-sacra y presencia de una espina escapular secundaria. Más tarde, otros estudios filogenéticos y morfológicos agregaron nuevas sinapomorfias (Gaudin 1995; Gaudin *et al.*, 1996; Gaudin, 1999; McDonald, 2003; Gaudin, 2004; Rose *et al.*, 2005). Asimismo, los estudios filogenéticos a base de datos moleculares soportan un ancestro común para los Xenarthra (de Jong *et al.*, 1985; Delsuc *et al.*, 2001; 2002; Murphy *et al.*, 2001).

El Orden Cingulata comprende los armadillos vivientes así como la gran radiación de formas extintas, agrupados en las superfamilias Dasypodoidea (familias Dasypodidae y Peltephilidae) y Glyptodontoidea (familias Pamphateridae, Palaeopeltidae y Glyptodontidae) (Mckenna y Bell, 1997); los Dasypodoidea (Dasypodidae) son los únicos con representantes actuales.

Desde el estudio filogenético de Engelmann (1985), sucesivos trabajos filogenéticos, morfológicos (Gaudin, 1995; Gaudin, 1999; McDonald, 2003; Gaudin, 2004; Gaudin y Wible, 2006) y moleculares (de Jong *et al.*, 1985; Sarich, 1985; Delsuc *et al.*, 2002; 2003) apoyan la idea de un ancestro común para el Orden Cingulata. Las sinapomorfias osteológicas más características son: presencia de osteodermos articulados, fusión del axis con una o más vértebras cervicales siguientes; fusión proximal y distal de la tibia-fibula, desarrollo de una cresta lateral en la articulación radial de la tróclea humeral, trocánter mayor del fémur extendiéndose proximalmente a la cabeza del fémur, proceso paraoccipital expandido, articulaciones xenartrales entre anapófisis y costillas en las vértebras torácicas y anapófisis y procesos transversos en las vértebras lumbares, dentición homodonte, dientes inferiores posteriores cubiertos lateralmente por la rama mandibular ascendente, foramen carotídeo entre el basiesfenoides y el petroso, y apertura nasal externa inclinada antero-ventralmente en vista lateral.

## **1.2 Biocrones de las familias del Orden Cingulata**

Dentro de los Dasypodoidea, el primer registro de la familia Dasypodidae corresponde al Paleoceno tardío de Brasil (Scillato-Yané, 1976; Olivera y Bergqvist, 1998; Bergqvist *et al.*, 2004) y en Argentina al Eoceno temprano de Patagonia (Simpson, 1948; Carlini *et al.*, 2002a, b, c; Tejedor *et al.*, 2009), y se extiende hasta la actualidad (Wetzel, 1985); mientras que los Peltephilidae aparecen en el registro para el Eoceno temprano de Patagonia (Scillato-

Yané, 1986) y se registran por última vez en el Mioceno tardío de la región Pampeana (Scillato-Yané, 1979).

Por otro lado, dentro de los Glyptodontoidea, la familia Glyptodontidae se registra por primera vez durante el Eoceno tardío de Patagonia (Scillato-Yané, 1977), extendiendo su distribución hasta el Holoceno temprano en la región Pampeana (Carlini y Scillato-Yané, 1999; Gutiérrez y Martínez, 2008), mientras que la familia Pamphathiidae se registra desde el Eoceno tardío de Patagonia (Kay *et al.*, 1999) hasta el Holoceno temprano de Brasil (Cartelle Guerra y Bohorquez Mahecha, 1985); finalmente, la familia Palaeopeltidae es exclusiva del Eoceno de Patagonia (Scillato-Yané, 1986).

De acuerdo a lo anteriormente mencionado, se observa que la aparición de todas las familias de cingulados se registra durante el inicio del Cenozoico, específicamente durante el Paleógeno, más precisamente a partir del Eoceno del extremo sur de América del Sur, excepto la familia Dasypodidae con un registro un tanto más temprano en el Paleoceno de Brasil.

### **1.3 Esquema cronoestratigráfico y bioestratigráfico general del Cenozoico sudamericano**

F. Ameghino (1889; 1900-1902; 1906) propuso, para diferentes áreas continentales del Cenozoico, una secuencia de pisos (étages) agrupados en formaciones (formations) o unidades jerárquicamente superiores, que representaban períodos de tiempo, no unidades de roca, caracterizadas a su vez por diferentes taxones fósiles (Cione y Tonni, 1995).

Kraglievich (1930; 1934) recoge la propuesta de Ameghino (1900-1902; 1906) y reconoce más claramente la relación entre las unidades estratigráficas y los episodios identificables en la evolución de los mamíferos sudamericanos. Este autor acepta el término “formations” y lo hace equivalente a “ciclo faunístico”, mientras que equipara “étage” a los términos “fauna y fáunulas” u “horizontes y subhorizontes” (ver Pascual, 1984).

Simpson (1940) realizó una síntesis del conocimiento de las unidades portadoras de mamíferos sudamericanas, a base de las ideas de Ameghino y Kraglievich mencionadas, ordenando las unidades litológicas y temporales.

Luego, Pascual *et al.* (1965) propusieron el primer esquema de Edades-mamífero sudamericanas o SALMAs (South American Land Mammal Ages), como contraparte al reconocido en América del Norte o NALMAs (North American Land Mammal Ages) (Savage, 1962). Este arreglo biocronológico nos brinda la más certera escala temporal relativa para el Cenozoico continental sudamericano.

Este esquema se fue ajustando (Pascual y Odreman Rivas, 1973; Marshall *et al.*, 1983; 1984), sobre todo, gracias al carácter episódico de la historia de la fauna de mamíferos sudamericanos (Pascual, 1984; 1986; Ortiz-Jaureguizar, 1986). En efecto, lo que de hecho subyace en los términos “formation” y “ciclo faunístico”, es la estrecha relación existente entre los cambios mayores en las condiciones climáticas y ambientales, y los cambios composicionales en las comunidades de mamíferos (Ortiz-Jaureguizar, 1986).

Debe tenerse en cuenta que el esquema biocronológico de Edades-mamífero ha sido fuertemente criticado, por un lado debido a que las evidencias son tomadas de colecciones antiguas, en muchos casos realizadas sin control estratigráfico (Tonni y Quiroga, 1987) y, por otro lado, debido a su heterodoxia con respecto a las normativas estratigráficas en uso, como el Código Argentino de Estratigrafía (CAE, 1992). Para Cione y Tonni (1995) dicho esquema constituye una parataxonomía y su uso debería abandonarse a favor de unidades bioestratigráficas formales.

A pesar de estas deficiencias, el esquema fue sucesivamente perfeccionado (Pascual y Ortiz-Jaureguizar, 1990; Pascual *et al.*, 1996), lo que condujo a identificar una secuencia de Edades-mamífero sudamericanas, y al debate acerca de la correlación de estas unidades biocronológicas mayormente definidas para altas latitudes respecto de aquéllas presentes en los trópicos (Flynn y Swisher, 1995; Madden *et al.*, 1997).

Sin embargo, a pesar que para muchos de los yacimientos con mamíferos fósiles de Sudamérica aún no se cuenta con dataciones absolutas (o estos datos son dispares), que su correlación con la escala geocronológica estándar es imprecisa y su cronología relativa recae en la información provista por el grado de evolución de su fauna o su relación con secuencias datadas superpuestas (Flynn y Swisher, 1995), en los últimos años, la integración de estudios geocronológicos, nuevos descubrimientos y la revisión de colecciones de mamíferos existentes, han clarificado la edad de ciertas SALMAs, e incluso han conducido al reconocimiento de nuevas unidades biocronológicas y faunas sudamericanas (Oiso, 1991; Cione y Tonni, 1996; Madden *et al.*, 1997; Flynn y Swisher, 1998; Flynn *et al.*, 2002a, b; 2003; Carlini *et al.*, 2005b; Cione y Tonni, 2005; Zárate *et al.*, 2007; Verzi *et al.*, 2008; Gelfo *et al.*, 2009; Tejedor *et al.*, 2009). En síntesis, se han reconocido más de 20 Edades-mamífero sudamericanas cenozoicas (Pascual, 2006; Gelfo *et al.*, 2009; Tejedor *et al.*, 2009).

#### **1.4 Los Cingulata como herramienta de correlación bioestratigráfica**

Si consideramos el biocrón de los cingulados, es decir, desde el Paleógeno hasta la actualidad, se observa que este orden se registra durante la mayor parte del Cenozoico sudamericano y en casi todas las unidades portadoras de mamíferos. Esto se debe probablemente a la presencia, en este grupo, de una coraza dérmica (cefálica, dorsal y caudal) formada por numerosos osteodermos que aumentan la probabilidad de preservación en el registro. Gillette y Ray (1981) mencionan que la coraza de un Glyptodontidae del Cuaternario de América del Norte (no especifican cuál, pero sin duda debe ser un Glyptodontinae), está compuesta por cerca de 1800 osteodermos, mientras que Vizcaíno y Bargo (1993) contabilizan para un ejemplar de *Tolypeutes matacus* (Desmarest) 666 osteodermos y para uno de *Zaedyus pichiy* (Desmarest) 950; además, para *Chaetophractus villosus* (Desmarest) 1041 (C. Reboledo, com. pers., en Vizcaíno y Bargo, 1993). El autor de esta Tesis contabilizó

en un ejemplar de *Euphractus sexinctus* (Linné, 1758) 1011 osteodermos, sumando escudete cefálico, coraza dorsal y estuche caudal.

En este contexto, Scillato-Yané (1982) destaca que los Dasypodidae están representados prácticamente en la totalidad de las unidades continentales mamalíferas de Argentina, a lo que se suma el valor diagnóstico de los osteodermos, citado por este autor (Scillato-Yané, 1982: 6): “...*dado que sus caracteres superficiales (dibujo; perforaciones pilíferas, vasculares y glandulares; rugosidad, etc.) tienen altísimo valor diagnóstico, basta a menudo una sola placa para poder determinar el género y aun la especie en cuestión*”; esta conclusión es extensible, en principio, a los demás Dasypodoidea (Peltephilidae).

En lo referido a los Glyptodontoidea, por un lado, es cierta (al igual que para los Dasypodoidea), la alta probabilidad de preservación en el registro fósil, pero incluso ésta aumenta debido a la presencia de un mayor número de osteodermos; de hecho, es frecuente el hallazgo de estos osteodermos en gran parte de los afloramientos con fósiles de mamíferos desde el Paleógeno hasta el Holoceno temprano. Por otro lado, el valor diagnóstico de los osteodermos ya fue remarcado por los más prestigiosos autores de los siglos XIX y XX (Burmeister, 1879; Ameghino, 1889; Hoffstetter, 1958; Paula Couto, 1979). Incluso, la mayoría de los nuevos géneros de gliptodontes descritos en los últimos 20 años han sido fundamentados a base de caracteres de la coraza cefálica, dorsal y caudal (Fariña, 1981; Mones, 1987; Downing y White, 1995; Saint-André, 1996; Carlini *et al.*, 1997; Scillato-Yané y Carlini, 1998; Zurita, 2002; Croft *et al.*, 2007; Carlini *et al.*, 2008a, b).

Perea (2005) menciona, acerca del valor sistemático de los osteodermos de los Glyptodontidae, pero que se aplica a todos los cingulados, que las principales dificultades taxonómicas surgen cuando el grado de variabilidad de los caracteres craneanos no se ve acompañado por el correspondiente de los caracteres exoesqueléticos (=osteodermos). Es así que el cambio evolutivo de unos no implica necesariamente la variación de los otros, existiendo distintas tasas de diferenciación morfológica o tendencias según la región del

esqueleto de que se trate. Esto conduce a que resulte muy difícil proponer hipótesis sistemáticas robustas sin tener material del cráneo asociado al esqueleto externo. Esta situación se aplica a los todos los cingulados; sin embargo, dado que los Dasypodidae poseen representantes actuales, se pueden contrastar muchas de esas hipótesis sistemáticas.

En síntesis, dado que los restos de cingulados, sobre todo osteodermos de la coraza, son relativamente abundantes en los yacimientos mamalíferos sudamericanos, y que estos osteodermos poseen valor diagnóstico, si se posee una sistemática ajustada de los grupos, se convierten en una buena herramienta bioestratigráfica, sobre todo para aquellas localidades en donde no se cuenta con estudios estratigráficos o geocronológicos detallados.

Indudablemente los caracteres craneanos y dentarios son de gran valor para la sistemática de los mamíferos en general, pero en el caso de los cingulados, los restos cráneo-mandibulares son mucho menos abundantes en el registro que los osteodermos para la realización de correlaciones bioestratigráficas.

### **1.5 Delimitación del tema de estudio**

Según lo expuesto anteriormente, la caracterización e identificación de Edades-mamífero en Sudamérica depende en gran medida del hallazgo de faunas de mamíferos fósiles, que representan “estados evolutivos” sucesivos; es de destacar que para muchas de las edades reconocidas aún no se han realizado estudios geocronológicos detallados.

En este contexto, es de vital importancia poseer herramientas accesorias que permitan realizar correlaciones bioestratigráficas, en este caso, diferentes grupos de mamíferos que sean abundantes en el registro (*i.e.*, roedores, ungulados nativos, marsupiales, xenartros), para lo cual, es necesario disponer de una revisión sistemática actualizada de cada grupo.

Analizando el estado del estudio de la sistemática de los cingulados del Cenozoico sudamericano, se observa en los últimos años un gran avance en el conocimiento de los representantes paleógenos, es decir, aquéllos del Paleoceno, Eoceno y Oligoceno (Carlini *et*

*al.*, 2002a, b, c; 2004a, b; Carlini *et al.*, 2005a, b; Ciancio *et al.*, 2005; Ciancio y Carlini, 2008; Carlini *et al.*, 2009); asimismo, se han estudiado los de finales del Neógeno, específicamente del Mioceno tardío y Plioceno (Scillato-Yané, 1975a, b; 1979; Perea y Scillato-Yané, 1995; Esteban y Nasif, 1996; Esteban *et al.*, 2001; Vizcaíno, *et al.*, 2003; Perea, 2005; Ciancio *et al.*, 2006; Zurita y Tomassini, 2006; Carlini *et al.*, 2008b; Scillato-Yané, *et al.*, 2010) y aquéllos cuaternarios (Duarte, 1997; Zurita, 2002; Scillato-Yané, *et al.*, 2005; Zurita *et al.*, 2005; 2006; Gregis Pitana y Riveiro, 2007; Carlini *et al.*, 2008a; Zurita *et al.*, 2008; Forasiepi *et al.*, 2009; Krmpotic *et al.*, 2009a; Porpino *et al.*, 2009; Zurita y Ferrero, 2009; Zurita *et al.*, 2009a, b); lo que permite que sean tenidos en cuenta en análisis faunísticos y se hayan convertido en una herramienta bioestratigráfica a considerar durante estos períodos.

En este marco, trabajos modernos acerca de la sistemática de los cingulados del Mioceno temprano y medio de Patagonia en los últimos 50 años, específicamente de edades Santacrucense y “Friasense” (**Fig. 1**), han quedado relegados y generalmente son contribuciones preliminares (Scillato-Yané *et al.*, 1989; 1993); y si bien han aparecido ciertas contribuciones recientemente (González *et al.*, 2005; 2006; González y Scillato-Yané, 2007; Fernicola y Vizcaíno, 2008; González y Scillato-Yané, 2008; González Ruiz y Scillato-Yané, 2009), éstas no son revisiones integrales.

Por otro lado, se han reconocido nuevas faunas de mamíferos de este periodo (Mioceno temprano- Mioceno medio) fuera del ámbito patagónico, donde fueron originalmente descritas. En Argentina, para el Mioceno de San Juan (Carlini *et al.*, 1996), y fuera de Argentina en Chile (Croft *et al.*, 2007; Flynn *et al.*, 2002a, b; 2008), Bolivia (Oiso, 1991), Colombia y Ecuador (Carlini *et al.*, 1989a, b; 1997).

En síntesis, teniendo en cuenta por un lado, la abundancia en el registro fósil de los cingulados durante el Cenozoico sudamericano y su potencial valor como herramienta de correlación bioestratigráfica demostrada para el Paleógeno, Terciario tardío y Cuaternario, y

por otro, que es notable la ausencia de una revisión sistemática actualizada de este grupo durante el Mioceno temprano y medio de Patagonia, es que se encaró a lo largo de esta Tesis, un enfoque sistemático y bioestratigráfico de los Cingulata registrados en Patagonia durante este lapso el Mioceno temprano y Mioceno medio.

## **1.6 Antecedentes sistemáticos de los Cingulata de las edades Santacrucense y “Friasense”**

### **Etapas Ameghiniana (1887-1906)**

Los primeros Cingulata procedentes de Patagonia provienen de afloramientos continentales, y fueron descubiertos por el Comandante B. J. Sullivan en 1845 sobre las barrancas del río Gallegos, y más tarde, durante 1860 (en la misma localidad) por el naturalista R. O. Cunningham, quién incrementó las colecciones (Darwin, 1846; Flower, 1872; 1873; Moreno, 1882; Brinkman, 2003). Entre estos hallazgos, Brinkman (2003: 61) menciona uno de B. J. Sullivan: “...pieces of the Shell of an armadillo quite perfect, about the size of those now existing”. Este es el primer representante fósil del orden Cingulata colectado en Patagonia; esta colección fue depositada en el Hunterian Museum (Londres) y, luego de los bombardeos de 1941, se trasladó todo al British Museum (Londres), donde no hay registro de ningún armadillo con esta procedencia en sus catálogos.

En su diario de viaje remontando el río Santa Cruz, Moreno (1879) menciona haber colectado “desdentados” y más tarde, el mismo autor (Moreno, 1882) menciona que el Dr. Cunningham, en su visita al río Gallegos, recogió algunos osteodermos de la coraza de un *Glyptodon*; Moreno (1882), agrega además, que ha recogido otros fragmentos de coraza en el horizonte superior del depósito del río Santa Cruz y son de otra especie distinta y la ha llamado *Hoplophorus australis*. Ninguno de estos especímenes se puede identificar en su repositorio original (Museo de La Plata).

Luego de estos registros informales, el primer trabajo en donde se describen formalmente taxones de cingulados procedentes de Patagonia, específicamente de las barrancas del río Santa Cruz, mediante actos nomenclaturales formales, es el de Ameghino (1887), quien reconoce de manera preliminar 12 especies de armadillos: *Euphractus exilis*, *Euphractus patagonicus*, *Euphractus proximus*, *Eutatus oenophorum*, *Eutatus deleo*, *Eutatus distans*, *Eutatus lagena*, *Stegotherium tessellatum*, *Chlamydotherium? australe*, *Peltephilus strepens*, *Peltephilus pumilus* y *Scotaeops simplex*, y dos especies de gliptodontes: *Propalaeohoplophorus australis* y *Propalaeohoplophorus incisivus*. En 1889 Ameghino publica una ampliación de su trabajo de 1887 añadiendo cinco especies colectadas en Patagonia, específicamente en las barrancas de los ríos Chico y Gallegos: un armadillo, *Dasyurus hesternus*, y cuatro gliptodontes, *Asterostemma granata*, *Asterostemma laevata*, *Asterostemma depressa* y *Cochlops muricatus*.

Luego de los trabajos de F. Ameghino (1887; 1889) durante el periodo 1890-1905, y gracias a numerosas campañas paleontológicas a diferentes localidades santacrucenses de Patagonia (Marshall, 1976), se describen nuevos taxones de armadillos y gliptodontes, y se revisan la gran mayoría de los taxones de cingulados conocidos para el Santacrucense (Ameghino, 1891b, c, d, e; Mercerat, 1891; Moreno y Mercerat, 1891; Ameghino, 1894; 1898; 1899; Brown, 1903; Scott, 1903a, b).

También se describen en esta etapa los primeros cingulados “friasenses”, entre los que se incluyen dos gliptodontes y un armadillo (Roth, 1899; Ameghino, 1904). El primero descrito es *Propalaeohoplophorus informis*, procedente de la hoy denominada Formación Collón Curá, cuya fauna tipifica el Colloncureense, y luego el gliptodonte *Palaeohoplophorus meridionalis* y el peltefilido *Epipeltephilus recurvus*, colectados ambos en afloramientos de la Formación Río Mayo, cuya asociación de mamíferos fundamenta al Mayoense.

En este periodo aparecen, además, trabajos de síntesis (Ameghino, 1900-1902; 1906) y dos catálogos (Trouessart, 1898; 1905) en los cuales se ofrecen listados de taxones conocidos, así como nuevas citas de especies previamente descritas.

En total (y dependiendo de las sinonimias propuestas) se han descrito en esta etapa, para ambas edades (Santacrucense y “Friasense”), aproximadamente 24 especies de armadillos y 18 de gliptodontes, aunque la gran mayoría de ellas no han sido descritas detalladamente, no presentan datos comparativos con otros taxones relacionados, suelen carecer de ilustraciones o fotografías, no se ha indicado la procedencia geográfica ni estratigráfica, y no se han señalado los materiales tipo.

### **Etapa post-Ameghiniana (1930-Actualidad)**

En cuanto a revisiones sistemáticas detalladas más modernas sólo existe la revisión de los Peltephilidae realizada por Bordas (1936; 1938), en la cual se destaca una actualización y ordenamiento de los especímenes de la colección Ameghino (depositada en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”), incluida la identificación de varios holotipos/sintipos.

Posteriormente, se publicaron dos catálogos que incluyen taxones santacrucenses y “friasenses”, el primero de Scillato-Yané (1980) que incluye todos los Dasypodidae (tomando a los Peltephilidae como la subfamilia Peltephilinae) de la Argentina conocidos hasta esa fecha, con listados sinonímicos breves e identificación de varios holotipos/sintipos y la distribución geográfica y estratigráfica de cada taxón. El segundo es el catálogo de vertebrados fósiles de Sudamérica realizado por Mones (1986), donde se mencionan, además de todos los vertebrados, todos los Cingulata alguna vez descritos para Sudamérica. Tomando en cuenta el grupo aquí estudiado, se ubican los ejemplares tipo, se corrigen grafías incorrectas e identifican las especies tipo de cada género; el único inconveniente en cuanto al

grupo tratado en esta tesis, es que los holotipos/sintipos identificados fueron tomados textualmente de catálogos de museos que para este grupo en particular no es preciso.

Durante la mayor parte del periodo post-Ameghiniano se han descrito tres nuevas especies de cingulados, y todas ellas para la Edad “Friasense”, dos gliptodontes, *Eonaucum colloncuranum* y *Propalaeohoplophoroides rothi*, y un armadillo, *Stenotatus planus*, todos dados a conocer por Scillato-Yané y Carlini (1998).

McKenna y Bell (1997) dan un listado (además del de todos los mamíferos) de los géneros de cingulados válidos tratados en esta Tesis, sus especies tipo y la distribución cronológica. Sin embargo, esa revisión es pura y estrictamente bibliográfica, muchas veces sin tener en cuenta bibliografía de científicos argentinos, por lo que tiene numerosos errores que comentaré a lo largo del desarrollo del capítulo de Sistemática.

Un grupo en particular dentro de los Dasypodidae ha sido objeto de estudios recientes, los Stegotheriini, que incluían, en principio y durante la Edad Santacrucense, una sola especie; éste ha resultado ser un grupo controvertido y con varios taxones, describiéndose dos nuevas especies para el Santacrucense (Fericola y Vizcaíno, 2008; González y Scillato-Yané, 2008; González Ruiz y Scillato-Yané, 2009).

Como se observa, durante el periodo post-Ameghiniano no se han realizado revisiones de la mayoría de los grupos, a excepción de los Stegotheriini y una bastante antigua de los Peltephilidae; si consideramos que además se han efectuado varios aportes a la paleobiología de de los cingulados, en particular aquéllos santacrucenses (Vizcaíno *et al.* 2006, y bibliografía allí citada), es necesaria sin duda la realización de una actualización sistemática. Si bien los catálogos ofrecidos por Scillato-Yané (1980) y Mones (1986) ofrecen cierta información, no son específicos del grupo tratado en esta Tesis.

Una buena aproximación a la cantidad de especies consideradas válidas para las edades Santacrucense y “Friasense” al inicio de esta Tesis Doctoral, es aquel realizado para el Plan de Doctorado inicial, con la bibliografía existente, al cual se le agregaron los taxones

descriptos durante los últimos cinco años. En total son 13 especies de gliptodontes, siete especies de peltefílidos y 19 especies de dasipódidos (ver Capítulo 2, Materiales y Métodos).

## **1.7 Antecedentes del uso de cingulados como herramientas de correlación**

### **bioestratigráfica para las edades Santacruceña y “Friasense”**

El primero en incluir cingulados para análisis de similitud entre faunas es Ameghino (1900-1902), quién diferencia a base del "grado evolutivo" del agregado de mamíferos diferentes “étages” agrupados en unidades mayores o “formations”. En lo que respecta a las edades estudiadas en esta Tesis, Ameghino (1900-1902) incluye numerosos cingulados exclusivos y comunes para su “étage astrapothericuléen, “étage notohippidéen y “étage santacruzéen”. Ameghino (1900-1902) ubica el “astrapothericuléen” por encima del “colpodonéen”, pero los reúne en su “formation patagonienne” y, por encima de esta última, su “formation santacruzienne” que incluye, desde la más basal, a su “notohippidien” y por encima al “santacruzéen”. Posteriormente, Ameghino (1906), esta vez, utilizando géneros agrega, por un lado, una división del "étage santacruzéen" en una “partie inferieure” y una “partie supérieure, y por otro, un piso por encima del “santacruzéen”, en la “formation entrerrienne” posterior, el “étage friaséen", aunque no menciona cingulados de este último piso.

Kraglievich (1930, 1934), a base de mamíferos, entre ellos varios cingulados, intenta correlaciones entre su "Formación Santacruceña" (horizontes o faunas Deseadense, Trelewense, Karaikense, Santacruceña", su "Formación Friaseña" (horizontes o faunas Colloncureña, Friasense y Mayoense) y su “Formación Araucoentrerriana” (horizontes o faunas Paranense, Chasicoense, Mesopotamiense, Rionegrese, Araucanense, Huayqueriense, Tunuyanense, Hermosense, Irenense?, Claveronense? y Chapadmalense). En el primer trabajo, Kraglievich (1930) cita varios cingulados para varias localidades “friasenses”, pero no indica correlaciones efectuadas con dichos taxones. En el segundo, Kraglievich (1934)

indica algunas diferencias y similitudes en la composición de cingulados presentes en su “fauna friaseana” en relación a faunas posteriores de su “Formación Araucoentrerriana”.

Pascual (1970) y Pascual y Odreman Rivas (1971) mencionan las especies de vertebrados para las diferentes edades del Terciario de Argentina; según estos autores, los listados de especies son tomados en parte de la bibliografía existente y en parte surgen de la revisión de colecciones. Si bien mencionan todos los cingulados conocidos hasta ese momento para las edades Santacrucense y “Friasense”, no hay indicaciones explícitas de diferencias o similitudes en el “agregado” de cingulados.

Pascual *et al.* (1978), Bondesio *et al.* (1980) y Pascual *et al.* (1984) y realizan un gran aporte al conocimiento de los mamíferos de la Edad “Friasense”, sobre todo al Colloncurese de las Provincias de Río Negro y Neuquén, ofreciendo sendos listados faunísticos que incluyen varios cingulados, aunque no realizan correlaciones con estos últimos.

Scillato-Yané (1979) revisa los Dasypodidae de Edad Chasiquense, inmediatamente posterior a la Edad “Friasense” y destaca que hasta el Chasiquense persisten elementos pansantacrucianos, específicamente el género *Vetelia* y la Familia Peltephilidae; hoy el pansantacruciano es conocido como Subciclo Faunístico Pansantacrucense (Ciclo Patagoniano) que incluye a las edades Colhuehuapense y Santacrucense, mientras que el Subciclo Proaraucaiano (Ciclo Panaraucaiano) incluye las edades “Friasense” y Chasiquense (Ortiz Jaurequizar, 1986).

Marshall *et al.* (1983) ofrecen un listado a nivel genérico de todos los mamíferos distribuidos por edades del Terciario sudamericano. Refiriéndose a los cingulados de Edad Santacrucense y “Friasense” indican todos los géneros conocidos, y por primera vez determinan cingulados como fósiles guía; para el Santacrucense incluyen a *Paraeutatus*, *Asterostemma*, *Cochlops* y *Metopotoxus*, y para el “Friasense” a *Epipeltephilus*.

Tauber (1997a) es el primero y único autor en realizar un análisis bioestratigráfico moderno de la Formación Santa Cruz (Mioceno temprano tardío), cuya fauna tipifica la Edad

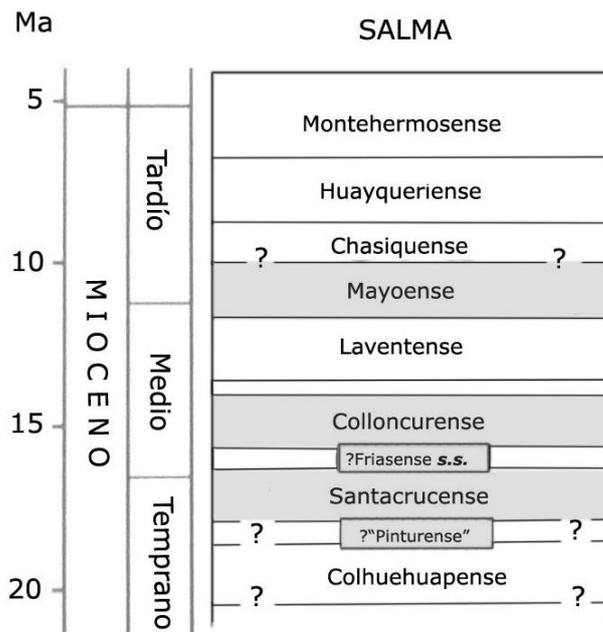
Santacrucense. En su trabajo se correlacionan numerosas localidades fosilíferas de la costa de la Provincia de Santa Cruz, y utiliza varias especies de cingulados; ésta es la primera contribución en donde se mencionan número de colección de los ejemplares utilizados.

Scillato-Yané y Carlini (1998) dan a conocer nuevos cingulados de edad “friasense” y revisan las citas de los cingulados previamente mencionados para esta edad.

En nuevos trabajos de descripciones de faunas correlacionables con aquéllas santacrucenses o “friasenses” fuera de Patagonia (Carlini *et al.*, 1996; Flynn *et al.*, 2002a, b Croft *et al.*, 2007; Flynn *et al.*, 2008), se han mencionado diversos cingulados, sin embargo dada la ausencia de una revisión actualizada de los taxones patagónicos, así como de su procedencia, dificultan las asignaciones específicas necesarias para la realización de correlaciones bioestratigráficas con este grupo.

Por otro lado, la calidad de la información disponible sobre la procedencia estratigráfica y cronológica de los Cingulata estudiados es variable; en algunos casos se pudo contar con datos precisos de procedencia de los especímenes, en otros han sido muy inciertos. Una parte importante de las antiguas colecciones de cingulados, como la de muchos otros grupos de mamíferos en general, no tiene una procedencia geográfica y estratigráfica precisa (Tonni y Quiroga, 1987; Tauber, 1997a; Zárate, 1993), y en muchos de los trabajos no se ha ofrecido listado de ejemplares revisados.

En síntesis, para las edades Santacrucense y “Friasense”, solamente Ameghino (1900-1902; 1906) y Marshall *et al.* (1983) explícitamente indican qué taxones de cingulados consideran como específicos de una “étage” o Edad, respectivamente, y cuáles son compartidos. Es decir, que en cuanto al uso de los cingulados del Mioceno temprano y medio de Patagonia como herramienta de correlación bioestratigráfica, los trabajos son prácticamente inexistentes; por dicha razón, en esta Tesis se revisará la procedencia geográfica y estratigráfica de cada uno de los taxones alguna vez mencionados para este periodo.



**Figura 1. “Edades-mamífero” del Mioceno de Sudamérica (modificado de Flynn *et al.*, 1995). En gris aquellas representadas en Patagonia y analizadas en esta Tesis.**

### 1.8 Objetivos

Estudiar los Cingulata (Dasypodoidea y Glyptodontoidea) desde el punto de vista sistemático, con el fin de intentar discriminar la sucesión de taxones en el lapso Mioceno temprano a medio de la Patagonia central y austral. Más específicamente, comparar los Cingulata del Santacrucense (Fm. Pinturas, Fm. Santa Cruz y depósitos miocenos del centro-oeste de la Provincia de Santa Cruz) con los del “Friasense” (Fm. Río Frías, Fm. Collón Curá, depósitos miocenos del noroeste de la Provincia del Chubut y Fm. Río Mayo).

Justificar las eventuales diferencias entre las faunas y establecer sus relaciones bioestratigráficas.

## **1.9 Hipótesis**

Existen diferencias en cuanto a la composición taxonómica entre los Cingulata de los depósitos asignados al Santacrucesense del este y oeste de Santa Cruz, y entre éstos y los del “Friasense”.

Estas diferencias se relacionan con cambios climático-ambientales que influyeron en la evolución de los Cingulata durante el lapso Mioceno temprano-Mioceno medio.

## CAPÍTULO 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1 Abreviaturas y terminología

#### Abreviaturas institucionales

**AMNH:** American Museum of Natural History, New York, U.S.A.

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

**FMNH:** Field Museum of Natural History, Chicago, U.S.A.

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

**MZC:** Museum of Comparative Zoology, Cambridge, U.S.A.

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

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

**MPEF:** Museo Paleontológico “Egidio Feruglio”, Colección Paleontología de Vertebrados (**PV**), Trelew, Argentina.

**MPM-PV:** Museo Regional Provincial “Padre Manuel Jesús Molina”, Río Gallegos, Argentina. [Numeración provisoria de materiales colectados en Manantiales, La Porteña, Fm. Pinturas y Lago Pueyrredón depositados provisoriamente en el LIEB (**-MAN, -PORT, -PINT, -PUEY**)]

**YMP:** Peabody Museum of Natural History, Princeton University collection (**PU**), Yale University, New Haven, U.S.A.

## Otras abreviaturas y términos

**Ea.:** Estancia.

**ICZN:** International Code of Zoological Nomenclature.

**IGTSC:** International Geological Time Scale Chart.

**Molariforme:** Se denomina molariforme a cada uno de los elementos dentarios de los gliptodontes y armadillos, excepto el primer par de los Peltephilidae, que se denominan incisiviformes; en ningún caso hay connotaciones de homologías. Se utiliza M para molariformes superiores y m para molariformes inferiores.

**(-):** Material perdido y sin información.

**(?):** Duda o falta de información.

## 2.2 Especies incluidas en el estudio

Se analiza la situación sistemática en detalle de todos los taxones de gliptodontes y armadillos descritos o citados para localidades fosilíferas de las edades Santacrucense y/o “Friasense” de Patagonia.

La sistemática de aquellos taxones que fueron descritos originalmente para edades previas (*i.e.*, Edad Colhuehuapense) o posteriores (*i.e.*, Edad Chasiquense) de Argentina, pero que posteriormente se registraron en las edades aquí estudiadas, no se revisa tan detalladamente, aunque se mencionan dichos registros con diversas consideraciones (*i.e.*, *Stegotherium variegatum* y *Vetelia perforata*).

Las especies cogenéricas de taxones aquí analizados que no se registran en el periodo acotado en esta Tesis Doctoral, no se analizan en detalle, sin embargo se incluyen en las diagnósis de las especies analizadas.

Igualmente, en el Capítulo 6 (Discusión) se incluye una reseña de las especies de cingulados reconocidas para las edades Colhuehuapense y Chasiquense, más antigua y más moderna respectivamente que las edades estudiadas en esta Tesis.

### 2.3 Especies nominadas y/o citadas para las edades Santacrucense y “Friasense”

El listado de las especies nominadas para estas dos edades, se tomó del presentado en el Plan de Doctorado original, realizado a base de los trabajos de Bordas (1936, 1938), Scillato-Yané (1980), Mones (1986) y Scillato-Yané y Carlini (1998).

#### Familia Peltephilidae

- Peltephilus strepens* Ameghino, 1887
- Peltephilus pumilus* Ameghino, 1887
- Peltephilus ferox* Ameghino, 1891
- Epipeltephilus recurvus* Ameghino, 1904
- Peltecoelus grandis* (Moreno y Mercerat, 1891)
- Anantiosodon rarus* Ameghino, 1891
- Anantiosodon nanus* (Ameghino, 1898)

#### Familia Dasypodidae

- Stegotherium tessellatum* Ameghino, 1887
- Stegotherium simplex* (Ameghino, 1887)
- Stenotatus patagonicus* (Ameghino, 1889)
- Stenotatus hesternus* (Ameghino, 1889)
- Stenotatus planus* Scillato-Yané y Carlini, 1998
- Proeutatus oenophorum* (Ameghino, 1887)
- Proeutatus lagena* (Ameghino, 1887)
- Proeutatus deleo* (Ameghino, 1891)
- Proeutatus carinatus* (Ameghino, 1891)
- Proeutatus robustus* Scott, 1903
- Paraeutatus distans* (Ameghino, 1887)
- Prozaedyus proximus* (Ameghino, 1887)
- Prozaedyus exilis* (Ameghino, 1887)
- Vetelia puncta* Ameghino, 1891
- Vetelia perforata* Scillato Yané, 1977
- ?*Eodasyus nanus* (Ameghino, 1891)
- ?*Eodasyus limus* (Ameghino, 1891)

#### Familia Glyptodontidae

- Propalaehoplophorus australis* (Moreno, 1882)

*Propalaeohoplophorus incisivus* Ameghino, 1887  
*Propalaeohoplophorus minus* Ameghino, 1891  
*Cochlops muricatus* Ameghino, 1889  
*Cochlops debilis* Ameghino, 1891  
*Eucinepeltus petesatus* Ameghino, 1891  
*Eucinepeltus complicatus* Brown, 1903  
*Eucinepeltus crassus* Scott, 1904  
*Asterostemma depressa* Ameghino, 1889  
*Metopotoxus laevatus* (Ameghino, 1889)  
*Metopotoxus anceps* Scott, 1904  
*Palaehoplophorus meridionalis* Ameghino, 1904  
*Palaehoplophoroides rothi* Scillato-Yané y Carlini, 1998  
*Eonaucum colloncuranum* Scillato-Yané y Carlini, 1998

## 2.4 Macrosistemática

En esta Tesis se utiliza la macrosistemática tradicional de los cingulados compendiada y actualizada por McKenna y Bell (1997).

Recientemente se han publicado nuevas hipótesis filogenéticas acerca de los armadillos (Abrantes y Bergqvist, 2006; Gaudin y Wible, 2006) y gliptodontes (Croft *et al.*, 2007; Fernicola, 2008), en donde se ponen a prueba varios de los agrupamientos tradicionalmente aceptados.

A pesar de ello, el autor de esta Tesis considera que para esta instancia es conveniente utilizar la macrosistemática clásica (McKenna y Bell, 1997), por las siguientes razones: a) en primer lugar, dado que en esta Tesis se revisa la sistemática alfa de los distintos grupos de cingulados, la utilización de uno u otro esquema no afecta los resultados obtenidos; b) estas hipótesis sistemáticas recientes (Abrantes y Bergqvist, 2006; Gaudin y Wible, 2006; Fernicola, 2008) han resultado del uso exclusivo de caracteres craneomandibulares (excepto la preliminar de Croft *et al.*, 2007), dejando de lado la importancia sistemática de los caracteres presentes en los osteodermos (una de las sinapomorfias de los cingulados),

destacado por prestigiosos investigadores del grupo (Burmeister, 1879; Ameghino, 1889; Yepes, 1928; Hoffsteter, 1958; Paula Couto, 1979; Scillato-Yané, 1982; Wetzel, 1982) y su inclusión podría afectar las conclusiones obtenidas máxime cuando muchos de los géneros se conocen solo por osteodermos de la coraza; c) en tercer lugar, estos análisis citados en el punto a) se han realizado con un número reducido de taxones (17-18 de los más de 40 géneros de armadillos descritos y 11 de los más de 60 géneros de gliptodontes conocidos); d) por último, la sistemática alfa de varios de los géneros utilizados no ha sido recientemente revisada.

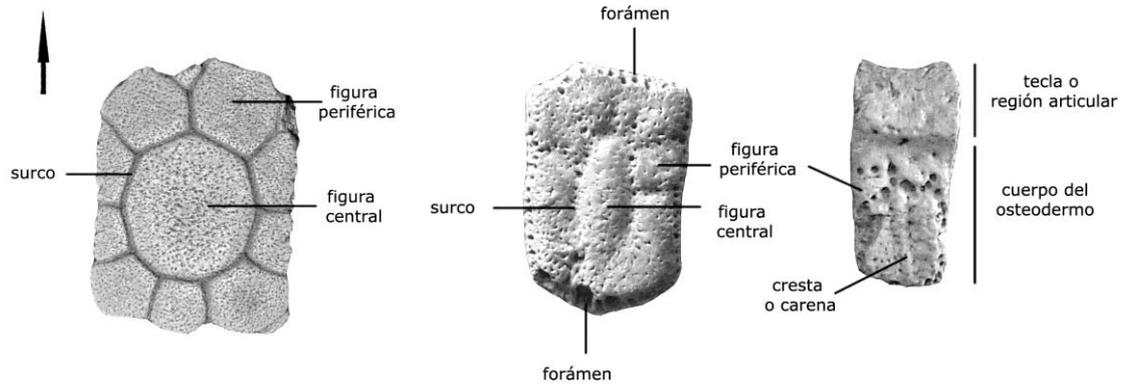
## **2.5 Regiones de la coraza y nomenclatura de osteodermos**

En referencia a las regiones en que se divide la coraza de un cingulado, se utiliza para los armadillos, escudo cefálico, escudo escapular, bandas móviles, escudo pélvico y estuche caudal (Scott 1903; Carlini *et al.* 1997; Soibelzon *et al.* 2006), mientras que para los gliptodontes utilizamos, escudete cefálico, coraza dorsal y coraza caudal (anillos caudales y tubo caudal) (Zurita, 2007).

En lo que respecta a la terminología uniformemente utilizada, aquí se emplea el término "osteodermo" para los componentes óseos fosilizados el exoesqueleto de los cingulados (Croft *et al.* 2007 y bibliografía allí citada), aunque el término "placa" también es usualmente aceptado para este fin (González y Scillato-Yané, 2008).

El término "foramen" hace referencia a las indentaciones redondeadas de la superficie de los osteodermos. Este término es utilizado por Carlini *et al.* (1997), Vizcaíno *et al.* (2003) y Soibelzon *et al.* (2006). El término "perforación" también es aceptado para este propósito (Scott, 1903; Simpson, 1948; Hill, 2006; Croft, *et al.* 2007).

Los osteodermos también pueden presentar en su superficie elevaciones longitudinales (crestas o carenas) y depresiones angostas (surcos); estas últimas delimitan una figura central y en ocasiones figuras periféricas menores (**Fig. 2**).



**Figura 2. Nomenclatura de los osteodermos.**

## 2.6 Nomenclatura cráneo-mandibular

La terminología osteológica de los gliptodontes y armadillos proviene fundamentalmente de las contribuciones de Ameghino (1889), Scott (1903), Paula Couto (1957) y Gillette y Ray (1891).

## 2.7 Postcráneo

Los elementos postcraneanos no se analizan en esta Tesis. En primer lugar, son muy escasos aquellos especímenes que poseen estos elementos asociados a osteodermos de la coraza, a base de los cuales se han descrito la mayoría de las especies; en segundo lugar, muchos éstos ya han sido detalladamente descritos (Scott, 1903) y no se han hallado en principio más completos, y luego estos elementos no están representados en todas las especies; por último la sistemática de los cingulados se basa en elementos cráneo-mandibulares y de los osteodermos de la coraza.

El valor sistemático de los elementos postcraneanos se analizará en futuros trabajos.

## 2.8 Nomenclatura taxonómica formal

Los aspectos nomenclaturales analizados y las conclusiones a las que se arribó siguieron las normas adoptadas por la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica, en el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (1999).

Los términos *nomen dubium* y *nomen vanum*, son aplicados a los taxones de este grupo reconocidos a base de materiales muy fragmentarios y de dudosa procedencia geográfica y/o estratigráfica. Siguiendo lo propuesto oportunamente por Mones (1989), *nomen dubium* será utilizado para aquellos taxones nominales que, de acuerdo a la evidencia disponible hasta el momento, son de dudosa aplicación, pero cuya situación podría ser dilucidada por eventuales hallazgos futuros; mientras que *nomen vanum* se aplica a aquellos taxones cuyos materiales tipo y la diagnosis original resultan, luego de una rigurosa revisión del grupo en cuestión, inadecuados para su definitiva validación zoológica (Mones, 1986). De igual modo, aquí también se incluyen aquellas especies que nunca fueron descritas formalmente y por consiguiente deben ser consideradas *nomen nudum* y quedan como no disponibles momentáneamente (ICZN, 1999, Arts., 12 y 13).

En el apéndice B del ICZN (1999: 130) se encuentran las recomendaciones generales que complementan el código, entre ellas se destaca una orientada a mantener la estabilidad de la nomenclatura: “Ya que el objeto de la nomenclatura es dar a cada taxón un nombre que sea único, inequívoco y universal, un autor no debiera cambiar el uso predominante de los nombres o el sentido en que se usan, a menos que se requiera por razones científicas (es decir, la reclasificación de los taxones); es de importancia capital que un nombre no se transfiera a un taxón diferente de aquél al que se aplica usualmente”.

Para intentar resolver los problemas nomenclaturales y taxonómicos que plantean algunos taxones (e.g., *Asterostemma*) debe recordarse el Art. 75.5 de la ICZN: “Si un autor considera que la identidad taxonómica de un taxón nominal de nivel especie no puede determinarse a partir de su tipo portanombre existente (es decir, su nombre es *nomen dubium*)

y por consiguiente la estabilidad y universalidad se ven amenazadas, el autor puede solicitar a la ICZN que anule el tipo portanombre existente por su poder plenario [Art. 81] y que designe neotipo”.

En este trabajo se sigue la recomendación del apéndice B y el Art. 75.5 de la ICZN, dado que muchos de los especímenes tipo son de dudosa identificación y otros no presentan caracteres claramente diagnósticos; sin revisar estos especímenes, diversos autores han asignado nuevos materiales sin una adecuada fundamentación, de modo que ellos se han transformado por el uso y las costumbres en los paradigmas de dichos taxones; dado que en estos casos los especímenes tipo no están extraviados, y que es la Comisión Internacional la que decide qué acción nomenclatural tomar (ICNZ, art. 75.5 y art. 75.6), la toma de decisiones sistemáticas formales se realizará en futuros trabajos del autor de esta Tesis Doctoral.

## **2.9 Nomenclatura taxonómica abierta**

Se conoce como nomenclatura abierta el procedimiento por el cual un taxónomo se refiere de manera codificada (no en prosa) a la identidad de un espécimen que no puede ser determinado fácilmente o con certeza (Bengtson, 1988 y bibliografía allí citada). Este proceder es común en paleontología debido a la naturaleza fragmentaria de los ejemplares fósiles. El propósito de este tipo de nomenclatura es el de minimizar la pérdida de información con identificaciones erróneas o con la acumulación de materiales sin identificar.

En este trabajo se ha recurrido a la práctica de nomenclatura abierta en algunas instancias; para ello se siguieron las recomendaciones aportadas por Bengtson (1988 y bibliografía allí citada) en cuanto al uso apropiado de los signos y sintaxis en cada caso particular: aff. indica un taxón nuevo, no descrito relacionado a uno ya descrito, aunque el material es insuficiente para una descripción formal; cf. indica que la identificación es provisoria, debido a la pobre preservación del material; ? se utiliza para indicar una

identificación incierta y sp. indica que la identificación específica es por el momento imposible.

## **2.10 Caracterizaciones, diagnosis, y comentarios y descripciones**

### **Caracterizaciones**

La mayoría de las especies incluidas en esta Tesis fueron dadas a conocer originalmente a través de breves caracterizaciones, sin incluir caracteres propiamente diagnósticos, sin ilustrar el material tipo y sin hacer referencia a números de colección. Estas descripciones fueron transcritas textualmente para tener una referencia del concepto que tenía cada autor de cada especie en particular.

### **Diagnosis**

Luego de la revisión del estado nomenclatural de todas las especies de cingulados incluidos en el plan de Tesis se observa que la situación de muchas de las especies es compleja. Los problemas sistemáticos que se dan a conocer en esta Tesis exceden por mucho el marco de esta última.

En este sentido, se ofrece una diagnosis formal para aquellos géneros y especies conocidas que no la tenían, en otros casos se enmendó la existente y en otros se transcribe la diagnosis o caracterización original conocida. Para los taxones que presentan una situación sistemática compleja (*i.e.*, “*Metopotoxus*” *anceps*, “*Cochlops*” *debilis* y *Palaehoplophorus*) se ofrece una descripción anatómica y se plantea la situación actual del taxón, así como las medidas a tomar para su futura resolución.

## **Comentarios**

Este ítem es un aporte esencial de esta Tesis, en primer lugar porque la mayoría de las especies fueron descritas y revisadas a fines del siglo XIX y principios del siglo XX; en esa época no era usual hacer referencias a números de colección, o ilustrar los especímenes tratados y por esa razón en numerosos trabajos se generalizaron observaciones, mayormente anatómicas, que nunca pudieron ser contrastadas.

Como se verá más adelante, a través de una revisión histórica detallada de las especies incluidas en los comentarios, se identificaron numerosos ejemplares a base de los que se han realizado muchos de los trabajos más importantes de esa época.

## **Descripciones**

En ocasiones, la descripción no incluye una nueva descripción y si una reseña de antecedentes de descripciones efectuadas por otros autores. Lo que sucede es que muchos de los especímenes más completos de los cingulados aquí estudiados ya han sido detalladamente descritos por autores previos (e.g., Ameghino, 1889; Scott, 1903; Brown, 1903).

Sin embargo, estos especímenes en muchos casos estaban mal identificados. Como resultado las caracterizaciones de las especies, era una mezcla de caracteres de especímenes bien y mal asignados.

Entonces, si bien para analizar la situación nomenclatural no era imprescindible una nueva descripción del espécimen en cuestión (al menos en esta instancia), sino que era necesario discriminar que caracteres mencionados por autores previos correspondían a los espécimenes correctamente asignados y a que especie caracterizaban. Y estos resultados se incluyen en la sección “Descripción”, al igual que aquellos caracteres de utilidad para identificar la especie en cuestión.

## **2.11 Listados sinonímicos**

Para la mayoría de las especies incluidas en esta Tesis, el listado sinonímico más actualizado, es aquél ofrecido por Scott (1903) para todos los cingulados santacrucenses, los de Bordas (1936, 1938) para los peltefilidos y el de Scillato-Yané (1980) para todos los armadillos fósiles de Argentina, éste último es general y sólo incluye las sinonimias más destacadas.

Como lo indica Matthews (1973), un listado sinonímico crítico o comentado, puede ser por sí mismo una parte de un trabajo científico. En esta Tesis se realizaron listados sinonímicos actualizados que, en algunos casos, son pequeñas monografías de la historia nomenclatural del taxón, de su material tipo y de aquellas menciones en trabajos científicos de interés.

El formato del listado sinonímico se tomó fundamentalmente de los listados ofrecidos por Marshall (1980, 1982) en sus estudios sobre los marsupiales sudamericanos.

## **2.12 Materiales sin identificación específica o genérica (sp. indet o gen. et sp. indet.)**

Numerosos especímenes no se pudieron identificar ni siquiera a nivel genérico durante el desarrollo de esta Tesis Doctoral, por varias razones: 1) el material es insuficiente o se encuentra mal conservado; 2) es necesario un estudio más detallado que excede los alcances previstos en esta Tesis del material en cuestión; 3) la situación nomenclatural de las especies es compleja y la asignación de nuevos materiales sin una previa resolución de la nomenclatura no es recomendable.

A pesar de lo antedicho, muchas veces este material indeterminable consiste en restos bien conservados que son o podrán ser de gran utilidad para estudios de paleobiología, representan nuevos registros o permiten ampliar la distribución geográfica a nivel genérico o supragenérico; por esa razón se incluyen en esta Tesis, en ocasiones con breves comentarios.

Aquellos materiales de importancia bioestratigráfica o paleobiogeográfica son discutidos en el capítulo de bioestratigrafía.

Se destaca que todos los especímenes incluidos en estos grupos (sp. indet. y gen. et sp. indet.) no son necesariamente del mismo taxón. Se incluyen provisoriamente en un solo agrupamiento para fines prácticos debido a la gran cantidad de especímenes.

### **2.13 Obtención de las medidas y medidas utilizadas**

Todos los valores incluidos en cuadros y tablas se expresan en milímetros (mm) y se midieron con un calibre digital Mitutoyo con un rango de error de 0,5 mm.

#### **Craneanas (Figuras 3, 4 y 5)**

Longitud máxima: distancia extremo anterior de los nasales/borde superior del forámen *magnum*, tomado sobre el plano sagital (LM).

Ancho máximo de la región nasal (AMN) (proximal a los arcos).

Ancho interorbitario mínimo (AIM) (anterior a los procesos).

Ancho estrechamiento postorbitario (AEPO).

Ancho máximo bicigomático (AB).

Altura del cráneo a nivel del a) M1; b) M4-5; c) M8 (AC).

Altura máxima de las narinas (ALN).

Ancho máximo de las narinas (AN).

Alto del arco cigomático a nivel del proceso cigomático (APC).

Longitud máxima del paladar óseo: distancia extremo anterior de los premaxilares/extremo posterior del palatino (LP).

Ancho máximo del paladar a nivel del a) M1; b) M4; c) M8 (AP).

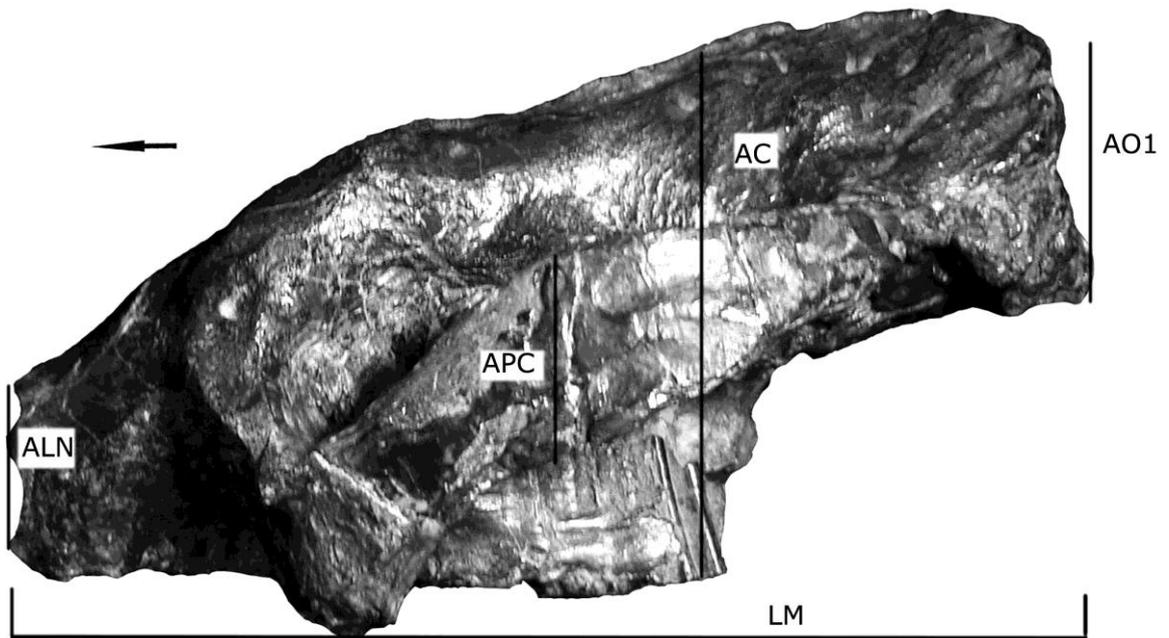
Longitud máxima de la serie dentaria (LSD).

Largo y ancho (a nivel del lóbulo medio en gliptodontes) de los molariformes (LAM).

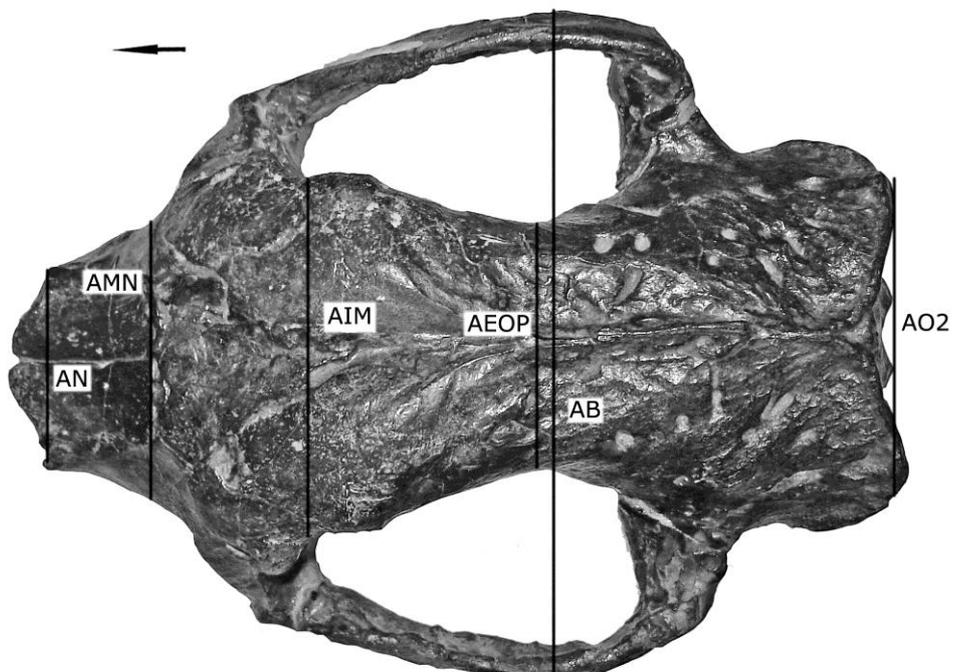
Altura occipital (AO1).

Ancho occipital (AO2).

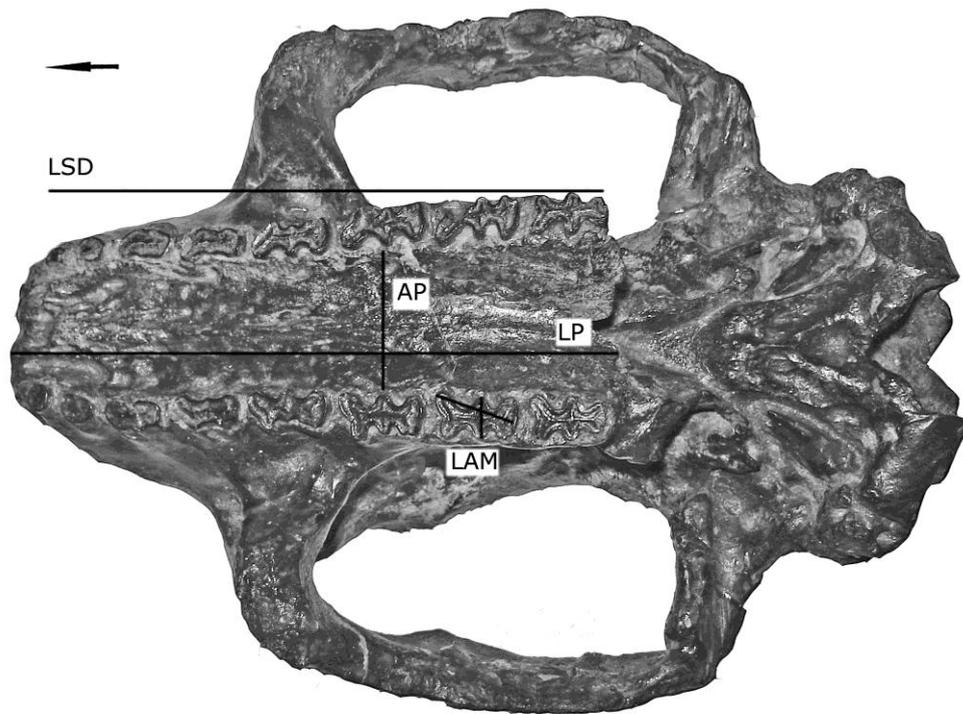
Longitud de porción edéntula del maxilar (LEM) (*Proeutatus*).



**Figura 3. Medidas craneanas.**



**Figura 4. Medidas craneanas.**



**Figura 5. Medidas craneanas**

**Mandibulares (Fig. 6)**

Longitud máxima (tomado a nivel alveolar): distancia extremo anterior de la sínfisis-borde posterior de la rama ascendente (LM).

Longitud de la región sinfisiaria (siguiendo la sutura sinfisiaria) (LRS).

Longitud del área predentada de la rama mandíbula (tomado a nivel alveolar): distancia extremo anterior de la sínfisis/borde anterior del m1 (LAP).

Altura de la rama horizontal a nivel del lóbulo medio de: a) m1; b) m3, c) m4-5; d) m6, e) m8 (ARH).

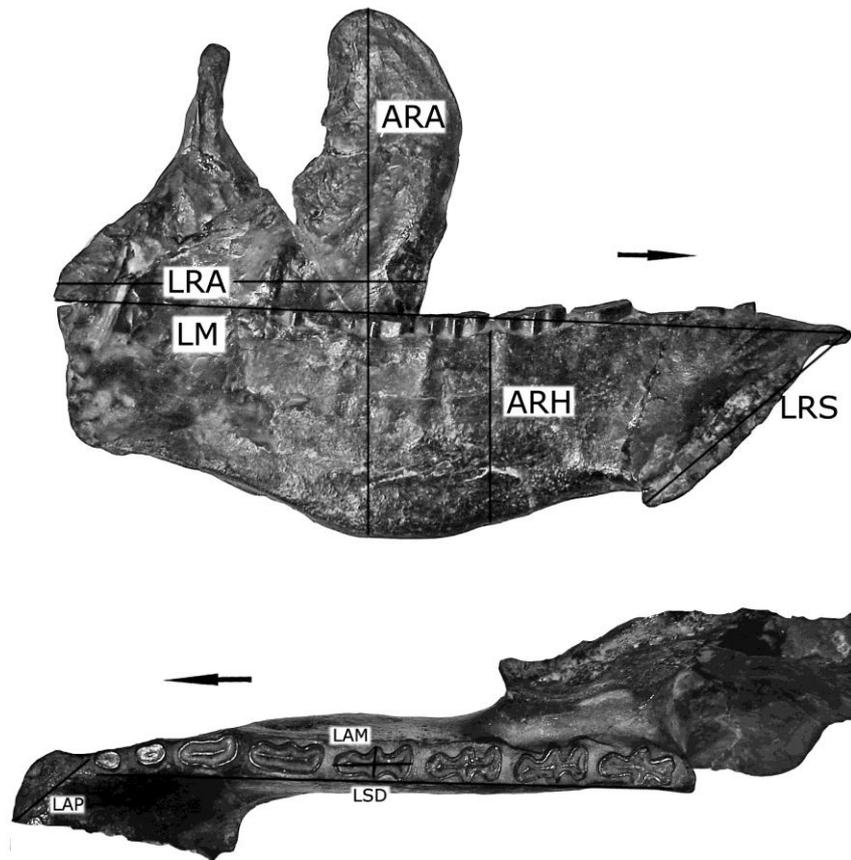
Largo de la rama ascendente a nivel alveolar (LRA).

Altura de la rama ascendente: distancia borde superior del proceso coronoide hasta el borde inferior de la rama horizontal (ARA).

Longitud de la serie dentaria: distancia extremo anterior del m1/borde posterior del último molariforme (LSD).

Longitud de la serie dentaria m1-4 (LSD m1-4) y m 6-10 (LSD m6-10) (*Proeutatus* y *Prozaedyus*).

Largo y ancho (a nivel del lóbulo medio en gliptodontes) de los molariformes (LAM).



**Figura 6. Medidas mandibulares**

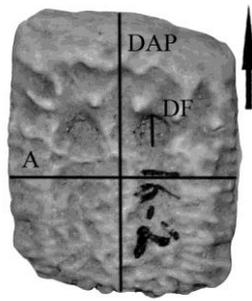
**Osteodermos (Fig. 7)**

Diámetro antero-posterior (DAP)

Ancho (A)

Diámetro foramen (DF)

Diámetro dorso-ventral (DDV)



**Figura 7. Medidas de osteodermos.**

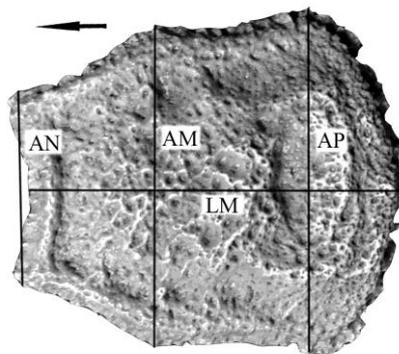
**Escudete cefálico central de Peltephilidae (Fig. 8)**

Ancho posterior (AP)

Ancho medio (AM)

Ancho anterior (AN)

Longitud antero-posterior a lo largo de la línea media (LM)



**Figura 8. Medidas del osteodermo central de los Peltephilidae.**

**Proporción para osteodermos de Peltephilidae**

$DAP/DF = \text{Diámetro antero-posterior del osteodermo} / \text{Diámetro del foramen}$

## 2.14 Bioestratigrafía

Según Vera Torres (1994) la bioestratigrafía se ocupa de la distribución de los fósiles en el registro estratigráfico y de la subdivisión de los materiales estratigráficos en unidades bioestratigráficas; entonces el objetivo básico es recopilar y usar la información acerca de la evolución morfológica de las especies para determinar su distribución paleobiogeográfica y estratigráfica.

Por otro lado, el Código Argentino de Estratigrafía (1992: Art. 35) define una unidad bioestratigráfica como “...*un cuerpo de roca que se caracteriza y define por su contenido fósil*”. Es decir que para un estudio bioestratigráfico formal, es necesario contar con un perfil estratigráfico del cuerpo de roca, y con los fósiles colectados en dicha sección e identificados en una clasificación previamente establecida. A su vez, un estudio bioestratigráfico ofrece ciertas dificultades: 1) subjetividad en la identificación de los fósiles; 2) ausencia de secciones estratigráficas completas; y 3) intervalos de secciones sin fósiles (Vera Torres, 1994).

En este contexto, Tauber (1997a) oportunamente destaca que los yacimientos paleontológicos de vertebrados sudamericanos son ricos, de buena calidad y aptos para realizar estudios bioestratigráficos. No obstante, este registro, en general, tiene una deficiencia vinculada a un problema metodológico, referente a la falta de precisión en los datos de procedencia estratigráfica y, en muchos casos, de la geográfica del material fósil. Como se menciona en esta Tesis anteriormente, sobre la base de este registro algo impreciso se han definido las edades-mamífero sudamericanas.

La realización de estudios bioestratigráficos con los cingulados de edades Santacrucense y “Friasense” no escapa a las dificultades mencionadas; los especímenes con los que se describieron la mayoría de las especies de cingulados no presentan procedencia estratigráfica y en ocasiones tampoco geográfica y, por otro lado, para localidades fosilíferas aún no se han realizado los perfiles estratigráficos.

A pesar de ello, en esta Tesis se realiza un análisis bioestratigráfico tradicional, es decir, se analiza la fauna de cingulados por localidad fosilífera (Ver definición de fauna abajo), sobre todo teniendo como referencia aquellas localidades que en efecto presentan secciones con perfiles estratigráficos estudiados, con datos geocronológicos y datos bioestratigráficos a base de otros grupos de mamíferos; de esta manera, se proponen posteriormente correlaciones bioestratigráficas preliminares de localidades que no poseen estudios detallados, hasta que estudios interdisciplinarios posteriores permitan un ajuste estratigráfico y geocronológico preciso.

## **2.15 Fauna**

El concepto de fauna utilizado en esta Tesis es el ofrecido por Woodburne (2004: xii): *“For paleontology, this is an assemblage of vertebrate fossils of similar taxonomic composition obtained from a small number sites considered to have a limited temporal range. A fauna is commonly composed of a number of local faunas. See Tedford (1970). Depending on historical context and author intent, stratigraphic limits of a fauna may be supplied”*. Es decir, un conjunto de vertebrados fósiles de composición taxonómica similar obtenidos de un pequeño número de localidades que representan un rango temporal limitado (e.g., fauna colloncureense de Formación Collón Curá).

### CAPÍTULO 3. SISTEMÁTICA

En este capítulo se revisa la taxonomía alfa (Mayr, 1969) de todos los Glyptodontidae, Dasypodidae y Peltephilidae alguna vez descritos o citados para la “Edad-mamífero” Santacrucense y la “Edad-mamífero” Friasense en Patagonia.

La gran mayoría de los géneros y especies fueron descritos originalmente para la “Edad-mamífero” Santacrucense por Ameghino (1887; 1889). Los especímenes a base de los cuales realizó dicho trabajo tienen una historia particular, que es necesaria conocer para comprender mejor la situación de los materiales tipo de muchas de las especies. Esta situación se detalla antes de la revisión sistemática propiamente dicha.

Luego, se ofrece la situación nomenclatural, comentarios y descripción anatómica de los taxones ya conocidos, y se describen otros nuevos.

### **3.1 Historia de los especímenes sobre los cuales Ameghino realizó sus trabajos de 1887 y 1889**

El primer trabajo científico en el cual se describen de manera formal y válida xenartros cingulados (armadillos y gliptodontes) de Edad Santacrucense corresponde a Florentino Ameghino (1887); este trabajo es una contribución preliminar en la cual se dan a conocer una serie de especies con una breve caracterización. La idea original de F. Ameghino era ampliar la descripción de dichos taxones en una obra posterior (Ameghino, 1887), que de hecho realizó y publicó en el año 1889, pero una serie de acontecimientos históricos previos a la publicación a esta última obra afectaron drásticamente la situación nomenclatural de los xenartros descritos en 1887 y 1889.

En el primer trabajo (Ameghino, 1887) describe 14 especies nuevas de cingulados, sin brindar ilustraciones ni referencias a números de colección que permitan identificar directamente los especímenes tipo; Ameghino (1887; 1889) destaca que alguno de estos materiales fueron colectados por F. P. Moreno en su campaña de 1876-1877 y la mayor parte por su hermano C. Ameghino en su campaña de 1887, en ambos casos en una localidad denominada “barrancas del río Santa Cruz” y depositados en el Museo de la Plata.

En el trabajo posterior (Ameghino, 1889) Ameghino efectivamente ofrece una descripción detallada y ampliada de las especies santacrucenses descritas en 1887, describiendo además cinco nuevas especies (también santacrucenses) y ofreciendo ilustraciones de la mayoría de ellas; cabe destacar que cuatro de las nuevas especies proceden de “barrancas del río Chico” y la restante de “río Gallegos” y que los tipos de estas 5 especies se encuentran depositados en la Colección Ameghino, la cual se halla hoy día en el MACN. Sin embargo, para las 14 especies descritas en 1887 (de las que se mantuvieron como válidas 13 en la obra de 1889) la situación es más compleja.

Ameghino (1891a) destaca que para la realización de su obra de 1889 sólo tuvo acceso a la colección realizada por C. Ameghino (depositada en el MLP) durante tres meses y, que

luego no se le permitió el acceso por su conflicto personal con el director, F. P. Moreno, por lo cual tuvo que recurrir a apuntes y dibujos tomados rápidamente (Soria, 1981). De este comentario de F. Ameghino surgen varias cuestiones:

1. Luego de la campaña de 1887, C. Ameghino no volvió a visitar localidades santacrucenses hasta 1890 (Marshall, 1976), por lo tanto, ¿de donde surgen los materiales de “barrancas de río Chico” y “río Gallegos” con los que Ameghino (1889) describe las nuevas especies? Estos materiales son: MACN A 871-878, MACN A1036-1039, MACN A1040, MACN A1041 y MACN A1042, y son discutidos en la especie correspondiente.

2. En la colección Ameghino depositada hoy día en el MACN, hay varios especímenes indicados como “tipo” de las especies descritas en 1887 y que coinciden en mayor o menor grado con las caracterizaciones originales de Ameghino (1887), mientras que no hay ningún espécimen indicado como “tipo” en el repositorio original (MLP) de esas especies, pero si hay en el MLP especímenes que coinciden con las descripciones originales.

3. Las ilustraciones de Ameghino (1889) de materiales referidos a las especies descritas en 1887, se corresponden con especímenes indicados como “tipo” depositados en el MACN y no en el MLP.

Algunos de estos interrogantes encuentran su respuesta en una situación análoga destacada por Wood y Patterson (1959) en una revisión sistemática de los roedores del Deseadense de Patagonia; estos autores mencionan en una nota a pie de página que el tipo de una de las especies debería estar en el MLP, pero que está verdaderamente ausente en dicha colección; sin embargo, en la Colección Ameghino (MACN) hay un espécimen etiquetado como tipo de esa especie. Esta etiqueta y otras como ésta, que pretenden identificar los tipos de las especies descritas por F. Ameghino (1887) tienen una historia interesante.

Después de la renuncia de F. Ameghino a la planta del MLP en 1888, F. P. Moreno (Director del MLP) no le permitió estudiar (ni siquiera acceder) las colecciones; consecuentemente, F. Ameghino no tuvo oportunidad de comparar los especímenes

santacrucenses obtenidos más adelante por C. Ameghino con aquéllos descritos en el trabajo de 1887. Lo que hizo F. Ameghino entonces fue etiquetar como “tipo” especímenes de su propia colección que había referido, sin comparación directa, a las especies descritas en su trabajo de 1887, frecuentemente seleccionando material figurado en su obra de 1889. Cabe destacar que F. Ameghino en ningún momento se refirió a estos ejemplares como “tipo” de manera formal.

Lo que no aclaran Wood y Paterson (1959) es de dónde provienen los materiales de la obra de 1889 depositados en el MACN. Este interrogante lo responde Marshall (1980) en su revisión de los marsupiales Caenolestidae sudamericanos; en una nota a pie de página, menciona que es muy probable que no toda la colección de C. Ameghino de 1887 fuera depositada en el MLP y que F. Ameghino desviara una parte substancial a su colección personal que luego fue adquirida por el MACN; pueden haber existido varios envíos de C. Ameghino desde Patagonia, de los cuales el primero o los primeros dos fueron enviados al MLP y sirvieron de base para el trabajo de F. Ameghino de 1887, mientras que el último o los dos últimos no ingresaron a dicha institución y fueron la base para su trabajo de 1889, y éstos precisamente son los que se encuentran actualmente en el MACN, algunos de ellos indicados en las fichas como “tipo”. C. Ameghino (1890) menciona que casi al finalizar su campaña de 1887, decidió realizar una corta campaña hacia San Julián y en el trayecto atravesaron el río Chico, recordemos que una de las nuevas especies santacrucense descritas por Ameghino (1889) procede de esta localidad.

Patterson (*in* Marshall, 1980) agrega detalles algo más específicos. F. Ameghino renunció al MLP el 17 de Enero de 1888 (Ameghino, 1889: xiv) por la relación deteriorada con el Director Moreno; en Febrero de 1888 F. Ameghino comenzó a trabajar en su obra que aparece publicada en 1889 y la finalizó 14 meses después (Ameghino, 1889), cerca de Abril de 1889, como lo indica su fecha de publicación, 20 de Mayo (Ameghino, 1889). El artista principal, Z. Bommert, trabajó durante 8 meses en este manuscrito ilustrando 74 de las 120

especies descritas en Ameghino (1887) y todas las especies adicionales descritas en Ameghino (1889). ¿A base de qué materiales se realizaron esas ilustraciones? Dado que Moreno no hubiera permitido el acceso a las colecciones del MLP, ciertamente no fueron realizadas a base de éstas, y F. Ameghino específicamente destacó (1889: xiii-xiv) que Moreno era responsable de que varias especies no fueran figuradas. Tampoco se utilizaron materiales de la segunda campaña de C. Ameghino de 1888-1889, a menos que haya regresado al río Santa Cruz y nunca se haya reportado esa visita, pero no existe razón aparente para mantenerla oculta, dado que para esa época ninguno de los dos hermanos trabajaba para el MLP. R. Pascual ha destacado, además, que luego que se le negara el acceso al MLP a F. Ameghino, C. Ameghino regresó a Patagonia (luego de 1889) y colectó en las mismas localidades en las que había colectado en su primera campaña de 1886-1887. Algunos de estos nuevos especímenes pueden haber sido etiquetados también como “tipo” en el MACN, de aquellas especies originalmente reconocidas en 1887. Ésta fue la manera de F. Ameghino de referirse a “tipo” de manera informal en su colección privada, más allá del hecho que los tipos formales estuvieran en el MLP.

En síntesis:

1 Los especímenes tipo de las especies de cingulados descritas por Ameghino (1887) están en el MLP, aunque su identificación es sumamente complicada dado que la descripción original es breve y sin detalles que permitan identificarlos.

2 La procedencia de los especímenes del MLP con rótulos originales de Ameghino, proviene de fichas modernas. La procedencia indicada es Monte León, Monte León (?), Santacruzense o Santa Cruz. Dado que los especímenes de Ameghino deberían proceder de “barrancas del río Santa Cruz” aquí existe una contradicción importante. Por dicha razón se consideran como probables sintipos y no como los materiales tipo originales.

3 Por otro lado, la etiqueta de punño y letra de F. Ameghino solo indica la identificación específica, es decir que la procedencia procede de rótulos más modernos.

4 Los especímenes identificados como “tipo” en la colección Ameghino del MACN, en referencia a aquéllos cingulados descritos en 1887, no corresponden a una designación formal, sino que son los que Ameghino utilizó para continuar sus investigaciones dado que no le permitían el acceso a los “tipos” originales depositados en el MACN, a saber: MACN A 633 (-), MACN A 771, MACN A 781-785, MACN A 786-787, MACN A 788, MACN A 866-870, MACN A 898-900, MACN A 951-953, MACN A 967-969, MACN A 1028-1025, MACN A 1043, MACN A1044-1045 y MACN A1046-1050. Estos especímenes y sus asignaciones son discutidos en la revisión de cada especie.

5 Estos especímenes (etiquetados como “tipo” de las especies descritas en 1887) de la colección Ameghino (MACN), muy posiblemente fueron colectados por C. Ameghino en la misma campaña y en las mismas localidades que aquéllos descritos en 1887, es decir en “barrancas del río Santa Cruz”.

La mayoría de estos ejemplares tipo depositados en el MLP consisten en osteodermos desarticulados de la coraza, que a lo largo de los años se han ido extraviando y mezclando, razón por la cual no tenemos certeza de que sean los especímenes originales; por lo tanto, se comentará la situación de cada especie en particular.

## 3.2 Revisión sistemática

**Orden Cingulata** Illiger, 1811

**Superfamilia Dasypodoidea** Gray, 1821

**3.2.1 Familia Peltephilidae** Ameghino, 1894

**3.2.1.1 *Peltephilus*** Ameghino, 1887: 25

### **Sinonimia**

*Cochlops* Ameghino, 1889: 792 (*partim*).

*Gephyranodus* Ameghino, 1891e: 119 (Según ICZN, Art. 12.2.5, no está disponible).

*Peltophilus*: Winge, 1915: 219. (Según ICZN, Art. 33.3, es una grafía posterior incorrecta de *Peltephilus*).

*Anantiosodon*: Bordas, 1938: 275 (*partim*). **Nueva sinonimia.**

*Peltecoelus*: Bordas, 1938: 275 (*partim*). **Nueva sinonimia.**

**Especie tipo.** *Peltephilus strepens* Ameghino, 1887

**Nota.** En el trabajo de Ameghino (1887) se reconocen dos especies de *Peltephilus* y no se designa especie tipo; Lydekker (1894) designa la especie tipo del género posteriormente a su descripción (según ICZN, Art. 69.1, especie tipo por designación posterior).

**Especies incluidas.** La especie tipo, *P. pumilus* Ameghino, 1887, *P. giganteus* Ameghino, 1894, *P. nanus* Ameghino, 1898, *P. depressus* Ameghino, 1897 y *P. granosus* Ameghino, 1902b.

**Nota.** *P. depressus* y *P. granosus* no se analizan en detalle dado que se registran en edades previas a las contempladas en este Plan de Tesis, aunque se incluyen en las diagnosis de las especies tratadas.

**Distribución geográfica y cronológica en Argentina.** Deseadense (Ameghino, 1897), Colhuehuapense (Ameghino, 1902b), Santacrucense (Ameghino, 1887) y “Friasense” (en esta Tesis), Patagonia; Santacrucense, San Juan (Carlini *et al.*, 1996; López, *et al.*, 2009).

**Distribución geográfica y cronológica fuera de Argentina.** Deseadense, Salla, Bolivia (Hoffstetter, 1968); Santacrucense, Chucal, Chile (Croft *et al.*, 2004); Colloncureense (?), Bolivia (Oiso, 1991).

**Diagnosis** (Croft *et al.*, 2007: 785): “*Differs from Anantiosodon in much larger size (osteoderms of A. nanus are ca. half the size of Peltephilus) and in dental formula (apparently four mandibular teeth in A. rarus, six in all other peltephilids) (Bordas, 1936, 1938). Differs from Peltecoelus in rougher osteoderm architecture (osteoderms are smooth in P. praelucens; Ameghino, 1902a) and/or smaller size (osteoderms are about 2/3 the size those of P. grandis and P. protervus). Differs from Parapeltecoelus in smaller size (about 85% the size of Parapeltecoelus, based on condylobasal length) and a variety of characteristics of the skull, including a much smaller cranial capacity (Bordas, 1938). Differs also from Epipeltephilus in many craniodental characters, including a higher and narrower posterior skull, anteriorly inclined upper molariforms (vertically implanted in Epipeltephilus), and reduced upper and lower las molariforms (Ameghino, 1904)*”.

**Comentarios.** Las primeras especies descritas de *Peltephilus*, *P. strepens* y *P. pumilus*, fueron reconocidas a base de osteodermos aislados de la coraza procedentes de la localidad “barrancas del río Santa Cruz” (Ameghino, 1887); más tarde, Ameghino (1891c) describe *P. ferox* a base de un cráneo sin mandíbula y sin osteodermos asociados procedente de Monte Observación; luego, Ameghino (1894) describe *P. giganteus* a base de un molariforme procedente de Monte Observación, y osteodermos de la coraza y cefálicos procedentes de Sheuhen; por último, Ameghino (1898) describe *P. nanus* a base de un fémur y dos osteodermos de la coraza procedentes de la localidad Cueva.

Si bien existen amplias descripciones cráneo-mandibulares de *Peltephilus* Ameghino (Ameghino, 1889; 1891c; Moreno y Mercerat, 1891; Ameghino, 1894; Lydekker, 1894; Ameghino, 1895, inédito hasta 1920; Scott, 1903; Hoffstetter, 1958; Paula Couto, 1979), las asignaciones específicas de los ejemplares a base de las cuales se realizaron dichas descripciones han sido erróneas. Esto se debe fundamentalmente a que se han asignado elementos cráneo-mandibulares aislados a especies cuyos materiales tipo consisten en osteodermos de la coraza.

Como se verá más adelante, para el caso de *P. strepens* y *P. pumilus* no se cumplen todas las condiciones exigidas por la ICZN para la designación de neotipos (Art. 75). Tampoco hay certeza acerca de si los materiales mencionados pertenecen o no a la serie tipo para una posible designación de lectotipo (Art. 74), y dado que por el momento no es imprescindible la designación de un tipo portanombre para las especies citadas y que éstas se pueden reconocer a base de los materiales referidos, el autor de esta Tesis prefiere no realizar innovaciones en este sentido. Por último, dado que el cráneo tipo de *P. ferox* en realidad podría corresponder a *P. strepens*, *P. pumilus* o efectivamente a una especie diferente se mantiene en esta Tesis como una especie válida hasta que futuros hallazgos o estudios arrojen luz sobre esta situación.

***Peltephilus strepens* Ameghino, 1887: 25**

### **Láminas 1-2**

#### **Sinonimia**

*Peltephilus strepens*: Ameghino, 1889: 859, lám. LXIX, figs. 1-6; Moreno y Mercerat, 1891:61; Lydekker, 1894: 68 (*partim*); Ameghino, 1895 (inédito hasta 1920: 407); 1898: 220; Trouessart, 1898: 1122; Scott, 1903: 99; Trouessart, 1905: 804; Bordas, 1936: 5 (tipo, MACN A 7955-7957); 1939: 274; Scillato-Yané, 1980: 10 (holotipo, MACN A 7955-7957); Mones, 1986: 233 (material tipo, MACN A 7955-7957); Vizcaíno y Fariña, 1997: 80.

*Cochlops muricatus* Ameghino, 1889 (*partim*, lám. L, figs. 9-13 y 15-18).

**Sintipo.** MLP (? , ver nota y comentarios), número indeterminado de osteodermos de la coraza.

**Localidad tipo.** “Barrancas del río Santa Cruz”, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacruzense.

**Nota.** En la caracterización original, Ameghino (1887) no ofrece detalles que permitan identificar con certeza los osteodermos a base de los cuales reconoció este taxón; en el MLP, donde originalmente se depositaron los especímenes, no hay ningún lote de osteodermos con etiqueta de puño y letra de Ameghino o con alguna otra identificación asignando algún lote a la serie tipo de *P. strepens*; sin embargo, los lotes MLP 55-XII-13-132, MLP 67-VIII-13-12, MLP 69-VIII-22-7 y MLP 69-IX-9-18 (**Lám. 1**), coinciden con la caracterización de Ameghino (1887), y con aquellos materiales ilustrados y descriptos posteriormente por Ameghino (1889: lám. LXIX, figs. 1 a 6); estos últimos, corresponden al lote MACN A 771 (**Lám. 2**). Es probable que los especímenes depositados en el MLP sean parte de la serie tipo original.

**Material referido.** MACN A 771, 12 osteodermos cefálicos y 7 de la coraza dorsal; MLP 55-XII-13-132, 53 osteodermos; MLP 67-VIII-13-12, dos osteodermos; MLP 69-VIII-22-7, un osteoderma; MLP 69-IX-9-18, diez osteodermos.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** Sin localidad: MLP 55-XII-13-132, MLP 69-VIII-22-7 y MLP 69-IX-9-18; “barrancas del río Santa Cruz”: MACN A 771; Monte León (?): MLP 67-VIII-13-12. Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacruzense.

**Caracterización original** (Ameghino, 1887: 25). “*Talla una mitad mas considerable que la del Priodon giganteus. Placas de la sección fija, rectangulares, anchas, cortas, con una figura longitudinal en el medio y dos á cuatro grandes agujeros en su parte anterior. Placas*

de los anillos rectangulares, cortas, muy gruesas en el medio, con una figura longitudinal y un par de grandes agujeros en el límite de la depresión transversal. Placas fijas de 20 á 22 mm de largo por 18 á 20 de ancho. Placas de los anillos de 25 á 28 mm de largo por 16 á 20 de ancho”.

**Diagnosis.** Osteodermos de la coraza dorsal mucho más grandes que los de *P. pumilus*, *P. depressus* y *P. granosus*, y de mayor tamaño que los conocidos de *P. giganteus*. Forámenes anteriores de la superficie de los osteodermos de menor tamaño en relación al tamaño total del osteoderma que en *P. pumilus* y *P. giganteus*. Figura longitudinal central de los osteodermos menos indicada que *P. giganteus* pero más que *P. depressus* y *P. granosus*. Osteoderma cefálico central del tamaño de aquél de *P. pumilus*, pero más pequeño que el de *P. giganteus*, y con los márgenes menos elevados que este último.

**Comentarios.** Ameghino (1887) caracteriza *Peltephilus strepens* a base de un número indeterminado de osteodermos de la coraza; estos osteodermos no han podido ubicarse con certeza en su repositorio original (MLP).

Ameghino (1889: lám. LXIX, figs. 1 a 6) amplía brevemente la descripción de *P. strepens* y figura diez osteodermos, de los que se identificaron en el MACN A 771 aquéllos de las figuras 2 a 6; los cinco osteodermos asociados restantes de la figura 1 no han sido ubicados.

Moreno y Mercerat (1891) identifican acertadamente como *P. strepens* parte de los materiales ilustrados por Ameghino (1889: lám. figs. 9-13 y 18) y dados a conocer por él como parte de la serie tipo de *Cochlops muricatus*; además, atribuyen a *P. strepens* un fragmento de la región parieto-occipital de un cráneo (MLP 69-IX-5-8), aunque al no estar asociado a osteodermos de la coraza dicha identificación no está justificada y es asignable a *Peltephilus* sp.

Ameghino (1894) brinda un breve listado sinonímico de *P. strepens* y le asigna y ofrece medidas de una rama mandibular. En la Colección Ameghino hay un fragmento de

rama mandibular derecha MACN A 7954 etiquetado como *P. strepens* que conserva los M5-7. Dado que la serie tipo de esta especie consiste en osteodermos aislados, la asignación de un fragmento mandibular aislado no está justificada y debe atribuirse a *Peltephilus* sp.

Lydekker (1894: lám. XLII, figs. 6-19; lám. XLIII, figs. 3-6) figura varios ejemplares y realiza un largo listado sinonímico de *P. strepens*, en el cual incluye, sinonimias previamente reconocidas, así como varias sinonimias equivocadas que son discutidas en los apartados correspondientes a los respectivos taxones (*Peltephilus pumilus*, *Stegotherium tessellatum*, *Vetelia puncta*, *Vetelia pygmaea*, *Peltephilus ferox*). Más allá de los especímenes figurados y las sinonimias propuestas por Lydekker (1894), este autor no aporta caracteres relevantes de *P. strepens*. Si bien Lydekker (1894), no ofrece números de colección, los especímenes que figura son el MLP 69-VIII-13-3 (lám. XLII, figs. 3 y 3a), MLP 69-VIII-13-1 (lám. XLII, figs. 4 y 4a), MLP 69-VIII-13-2 (lám. XLII, figs. 5 y 5a), MLP 69-IX-9-17 (lám. XLII, fig. 6) y MLP 69-IX-9-18 (lám. XLIII, fig. 19). De todos estos especímenes los únicos asignables a *P. strepens* son los osteodermos del lote MLP 69-IX-9-18; el cráneo MLP 69-IX-9-17 es reasignado a *P. ferox*; por último, tres mandíbulas, MLP 69-VIII-13-1, MLP 69-VIII-13-2 y MLP 69-VIII-13-3 son asignables a *Peltephilus* sp.

Ameghino (1895, inédito hasta 1920), en respuesta a la obra de Lydekker (1894), rechaza todas las sinonimias propuestas por este autor para *P. strepens* y asigna sin ningún fundamento la mandíbula MLP 69-VIII-13-2 ilustrada por Lydekker (1894: lám. XLII, figs. 5 y 5a) a *P. pumilus*.

Ameghino (1895, inédito hasta 1920) menciona que el osteodermo cefálico central de *P. strepens* (**Lám. 2, Fig. 2.A**) es un tercio más pequeño que el de *P. giganteus*. Ameghino (1898: fig. 83. IV) ilustra dicho osteodermo y comenta que es del doble de tamaño que el de *P. ferox*.

El osteodermo cefálico central asignado a *P. strepens* por Ameghino (1895, inédito hasta 1920; 1898), junto a otros ocho osteodermos de otra región del escudo cefálico

erróneamente identificados e ilustrados por Ameghino (1889: lám. L, figs. 9-13 y 15-17) como *C. muricatus*, se encuentran numerados como MACN A 7955-7957; en este lote además se encuentra un osteodermo de la serie de osteodermos ilustrados y asignados correctamente a *P. strepens* por Ameghino (1889: lám. LXIX, fig. 2), así como otros osteodermos de la coraza no asignables a *P. strepens*. El número de catálogo 7975-7977 indica formalmente especímenes colectados en la campaña de 1892-1893, es decir, varios años después de haberse dado a conocer los especímenes en cuestión (1889). Es posible que aquellos osteodermos ilustrados por Ameghino (1889: lám. L, figs. 9-13 y 15-17), asignados en ese trabajo erróneamente a *C. muricatus* junto a un osteodermo de *P. strepens* figurado por Ameghino (1889: lám. LXIX, fig. 2), por algún motivo desconocido hayan sido reunidos en el lote MACN A 7955-7957. De donde se deduce que estos osteodermos deben pertenecer, en realidad al lote MACN A 771 (**Lám. 2**), el único lote de osteodermos asignable a *P. strepens* de la Colección Ameghino, ilustrado en su obra de 1889, y que además incluye un osteodermo cefálico central asociado a osteodermos de la coraza, lo que le da un especial valor sistemático, dado que este tipo de osteodermo ha sido utilizado para identificar otras especies de *Peltephilus*; y los restantes osteodermos del lote MACN A 7955-7957 se asignan en esta Tesis a *P. pumilus*.

Bordas (1936) ofrece un listado sinonímico de *P. strepens*, manteniendo las sinonimias de Scott (1903), luego identifica como tipo de esta especie el lote MACN A 7955-7957 y asigna el lote MACN A 771 a *P. strepens*.

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Ameghino (1887) indica que los osteodermos fijos, que identifica como aquéllos que no presentan tecla, así como los móviles, son rectangulares, con una figura longitudinal central y de dos a cuatro grandes forámenes anteriores. Más tarde, Ameghino (1889) ofrece medidas e ilustraciones de varios osteodermos pero no provee ningún carácter significativo.

Los osteodermos en general son de aspecto rugoso y con numerosas puntuaciones; además los márgenes laterales y el posterior son denticulados. Las figuras longitudinales de la superficie están muy suavemente indicadas. Los osteodermos móviles de la coraza, aquellos que poseen una región articular anterior o “tecla”, son de forma rectangular y, en la región anterior, cerca del inicio de la “tecla” se ubican dos forámenes conspicuos (**Lám. 1, Figs. A.1-A-5, B.3-B-6, C.1, D; Lám. 2, Figs. LL-N**). A su vez, los osteodermos fijos, aquellos sin tecla y correspondientes a la región posterior de la coraza, presentan varias morfologías generales: pentagonal, cuadrangular u ovoide. Pueden tener dos o cuatro forámenes conspicuos, en este último caso no alineados, es decir dos anteriores y dos posteriores, siempre en la región anterior del osteodermo (**Lám. 1, Figs. A.7-A.10, B.7-B.10; Lám. 2, Fig. Ñ**). No se han observado osteodermos de la coraza con un solo foramen o con tres; algunos osteodermos cefálicos presentan tres o cuatro forámenes anteriores.

Los forámenes son pequeños en relación al tamaño total del osteodermo, por ejemplo un osteodermo móvil del lote MACN 771 mide 27.6 (DAP) y 17.1 (A), y los forámenes 1.8 (D), la proporción es de 14.83 (DAP/D), y la misma proporción es de 3.74 y 9.4 para los osteodermos de *P. pumilus*, y de 7.5 en *P. giganteus*.

*Peltephilus pumilus* Ameghino, 1887: 25

### Lámina 3

#### Sinonimia

*Peltephilus pumilus*: Ameghino, 1889: 860, Lám. LXIX, figs. 7-9; Moreno y Mercerat, 1891: 62; Ameghino, 1894: 435; 1895 (inédito hasta 1920: 409); 1898: 220; Trouessart, 1898: 1122; 1905: 804; Scott, 1903: 101; Bordas, 1936: 7 (tipo, MACN A 866-870); 1938: 274; Hoffstetter, 1958: 562; Scillato-Yané, 1980: 10 (holotipo, MACN A 866-870); Mones, 1986: 233 (material tipo, MACN A 866-870); Patterson *et al.*, 1989: 33; Vizcaíno y Fariña, 1997: 80.

*Peltephilus strepens*: Lydekker, 1894: 68 (*partim*).

*Peltephilus strepens*: Scott, 1903: 99 (*partim*).

*Peltephilus pumilis*: Gaudin y Wible, 2006: 157 (Según ICZN, Art. 33.3, “*pumilis*” es una grafía posterior incorrecta de “*pumilus*”).

**Sintipo.** MLP (? , ver nota y comentarios), número indeterminado de osteodermos de la coraza.

**Localidad tipo.** “Barrancas del río Santa Cruz”, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Nota.** En la caracterización original, Ameghino (1887) no ofrece detalles que permitan identificar con certeza los osteodermos a base de los cuales reconoció este taxón; en el MLP, donde originalmente se depositaron los especímenes, el lote MLP 67-XI-13-1 a 3 (**Lám. 3, Fig. A**), con etiqueta de puño y letra de Ameghino asignándolo a *P. pumilus*, y el lote MLP 67-VIII-12-1c (**Lám. 3, Fig. B**), coinciden con la caracterización de Ameghino (1887) y con aquéllos ilustrados y descriptos posteriormente por Ameghino (1889: lám. LXIX, figs. 7-9) correspondientes en parte al lote MACN A 866-870 (**Lám. 3, Fig. C**). Dado lo complejo de la historias de las Colecciones con las que Ameghino (1887; 1889) realizó dichos trabajos existe la posibilidad que los ejemplares depositados en el Museo de La Plata sean parte de la serie tipo original.

**Material referido.** MACN A 866-870, cinco osteodermos; MACN A 7955-7957, 36 osteodermos de la coraza; MLP 67-XI-13-1 a 3, cuatro osteodermos; MLP 67-VIII-12-1c, dos osteodermos. YPM PU 15390, ocho osteodermos del escudete cefálico, 157 osteodermos de la coraza dorsal y miembro posterior derecho completo.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** Sin localidad: MACN A 7955-7957; “barrancas del río Santa Cruz”: MACN A 866-870; Monte León (?): MLP 67-XI-

13-1 a 3 y MLP 67-VIII-12-1c; Coy Inlet: YPM PU 15390. Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacruzense.

**Caracterización original** (Ameghino, 1887: 25). “Tamaño mucho más pequeño que el de la especie anterior (*Peltephilus strepens*). Figura central longitudinal más aparente. Placas de 9 á 13 mm de largo por 8 á 10 mm de ancho”.

**Diagnosis.** Osteodermos de la coraza dorsal mucho más pequeños que los de *P. depressus*, *P. granosus*, *P. strepens* y *P. giganteus*. Forámenes anteriores de la superficie de los osteodermos de mayor tamaño en relación al tamaño total del osteoderma que en *P. strepens*. Figuras longitudinales de los osteodermos más indicadas que en *P. granosus*, *P. depressus*, *P. strepens* y *P. giganteus*. Osteodermos no tan rugosos como los de *P. granosus*, *P. strepens* y *P. giganteus*. Osteoderma cefálico central del tamaño de *P. strepens*, pero mucho más pequeño que el de *P. giganteus*.

**Comentarios.** Ameghino (1887) caracteriza *Peltephilus pumilus* a base de un número indeterminado de osteodermos de la coraza; estos osteodermos no se pueden ubicar con certeza en su repositorio original (MLP).

Ameghino (1889: lám. LXIX, figs. 7-9) amplía brevemente la descripción de *P. pumilus* y figura 15 osteodermos, algunos de los cuales se identifican con el MACN A 866-870 (**Lám. 3, Fig. C**).

Moreno y Mercerat (1891) describen brevemente y asignan a *P. pumilus* un fragmento de rama mandibular aislado con los m2-4 que no se ubica en el MLP, aunque probablemente corresponda a aquella mandíbula figurada por Lydekker (1894: lám. XLIII, figs. 3 y 3a) y dada de baja para efectuar análisis de dentina (MLP 69-VIII-13-3); sin embargo, dado que la serie tipo de esta especie son osteodermos de la coraza, esta asignación carece de sustento.

Ameghino (1894) ofrece medidas mandibulares en la caracterización de *P. pumilus*. En la Colección Ameghino hay un ejemplar de rama mandibular (MACN A 7952), pero al no

presentar osteodermos asociados su asignación a esta especie no está fundamentada y debe atribuirse a *Peltephilus* sp.

Ameghino (1895, inédito hasta 1920), en respuesta a la obra de Lydekker (1894), reconoce *P. pumilus* como una especie válida, describe brevemente la mandíbula comparada con la de *P. ferox* y asigna a *P. pumilus* el ejemplar MLP 69-VIII-13-2, que Lydekker (1894: lám. XLII, figs. 5 y 5a) atribuye a *P. strepens*; sin embargo, como ha comprobado reiteradamente el autor de esta Tesis las asignaciones de ramas mandibulares aisladas a especies representadas solamente por osteodermos de la coraza no están justificadas.

Ameghino (1898) menciona que *P. pumilus* es una mitad menor que *P. ferox* sin mayores especificaciones.

Scott (1903: lám. XVI, figs. 3-5) ilustra y describe un nuevo ejemplar, el YMP PU 15391 y mantiene las sinonimias propuestas por Ameghino (1895, inédito hasta 1920). Dado que este nuevo ejemplar consiste en un cráneo aislado y que el material tipo de *P. pumilus* consiste en osteodermos aislados de la coraza, la asignación realizada por Scott (1903) no tiene sustento y dicho espécimen se asigna a *Peltephilus* sp. Además, Scott (1903: lám. XVI, figs. 7-14) ilustra un nuevo lote de osteodermos (YPM PU 15390), y describe brevemente el osteodermo cefálico principal, a base del cual asigna este espécimen a *P. strepens*, sin embargo los osteodermos a él asociados no se asemejan a los de *Peltephilus strepens* conocidos, sino a los de *P. pumilus*.

Bordas (1936) mantiene las sinonimias de *P. pumilus* propuestas por Scott (1903), identifica como tipo de esta especie el lote MACN A 866-870 e ilustra y reasigna a *P. pumilus* el ejemplar MACN A 7784-7798 (**Lám. 4**) (Bordas, 1936: figs. 3 y 4), identificado previamente como *P. ferox* por Ameghino (1897: 510, fig. 86; 1898: 220, fig. 85) y Scott (1903). Dado que *P. pumilus* fue descrito a base de osteodermos de la coraza y no hay ningún osteodermo cefálico ni restos cráneo-mandibulares asociados con certeza a dichos osteodermos originales, la asignación a *P. pumilus* del ejemplar MACN A 7784-7798 no está

fundamentada. Bordas (1936) menciona aquellos ejemplares de la Colección Ameghino (MACN) asignados a *P. pumilus*, reasignados aquí a *Peltephilus* sp: MACN A 2124, MACN A 4942-4965, MACN A 5041-5086 y MACN A 7952.

Hoffstetter (1958: fig. 17) ofrece una descripción genérica de *Peltephilus* e ilustra el ejemplar YMP PU 15391, asignado a *P. pumilus* por Scott (1903).

Patterson *et al.* (1989: fig. 14) describen la región auditiva de los especímenes YMP PU 15391 y AMNH 9524; estos autores indican que son asignables a “*Peltephilus pumilus* (= *P. ferox*)” (sic); de hecho ninguno de los dos especímenes son asignables a *P. pumilus*.

Vizcaíno y Fariña (1994) realizan un estudio morfo-funcional de *Peltephilus* y mencionan el ejemplar MACN A 7784, atribuyéndolo a *Peltephilus* sp.

Vizcaíno y Fariña (1997: fig. 1) realizan un estudio paleobiológico de *Peltephilus pumilus*, asignando a esta especie los ejemplares MACN A 7784-7798 y MACN A 4902; el primero de éstos está ilustrado y además consignan una serie de caracteres cráneo-mandibulares de dichos ejemplares. Además, Vizcaíno y Fariña (1997) y Vizcaíno *et al.* (2006) utilizan el ejemplar YPM PU 15390, para estimar la habilidad fosorial de *Peltephilus*.

Gaudin y Wible (2006) realizan un análisis filogenético en el que incluyen *Peltephilus pumilus*, aclarando que los caracteres cráneo-mandibulares están tomados de Scott (1903) y Vizcaíno y Fariña (1997).

Como se observa, se han asignado sin fundamentación restos cráneo-mandibulares sin osteodermos asociados a *P. pumilus* Ameghino (Moreno y Mercerat, 1891; Ameghino, 1894; Scott, 1903; Bordas, 1936). A partir del trabajo de Bordas (1936), en el cual reasigna el ejemplar MACN A 7784-7798 (cráneo con escudo cefálico y mandíbula) a *P. pumilus*, este ejemplar fue tomado como paradigma de *P. pumilus* por los autores posteriores (Hoffstetter, 1958; Vizcaíno y Fariña, 1997; Gaudin y Wible, 2006); sin embargo, dado que la especie fue reconocida a base de osteodermos y este cráneo no posee osteodermos asociados, se reasigna

a *Peltephilus* sp. hasta que nuevos especímenes o nuevos estudios permitan una asignación específica.

En síntesis, si bien la serie tipo original de *P. pumilus* no puede identificarse con certeza, es muy probable que algunos osteodermos de dicha serie correspondan a los lotes MLP 67-XI-13-1 a 3 y MLP 67-VIII-12-1c. Si bien ninguno de estos lotes presenta una procedencia estratigráfica precisa y la asociación de los osteodermos es dudosa, estos ejemplares son claramente diferentes de *P. strepens* y *P. giganteus*.

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Ameghino (1887) simplemente indica que los osteodermos son mucho menores que los de *P. strepens*. Ameghino (1889) amplía la descripción en parte a base de la serie tipo y en parte a nuevos materiales y básicamente repite los caracteres ofrecidos anteriormente (Ameghino, 1887), pero destaca que algunos osteodermos presentan la figura longitudinal central mejor definida y el par de grandes forámenes más desarrollados.

En un grupo los forámenes anteriores son de mayor tamaño en relación al tamaño del osteoderma, esto es el osteoderma mide 10.8 mm (DAP), 9.8 mm (A) y los forámenes 2.9 mm (DF), y la proporción es 3.74 (DAP/DF). Y en el otro grupo de osteodermos, la proporción es de 9.4, y los tamaños del osteoderma es de 12.9 mm (DAP), 9.6 mm (A) y el foramen de 1.4 mm (DF). La misma proporción en *P. strepens* es de 14.83.

En ambos casos, los osteodermos, como lo destaca Ameghino (1887), son de menor tamaño que en *P. strepens*, los forámenes son mayores en relación al tamaño del osteoderma y el tamaño de los osteodermos es menor. También como lo afirma Ameghino (1889) un grupo de osteodermos presenta la figura central mejor definida.

**Lámina 5**

**Sinonimia**

*Peltephilus giganteus*: Lydekker, 1894: 70; Ameghino, 1895 (inédito hasta 1920: 407); 1898: 220; Trouessart, 1898: 1122; Mones, 1986: 234 [material tipo, MACN A (?)].

*Peltephilus grandis*: Scott, 1903: 103 (*partim*); Bordas, 1936: 11 (*partim*). **Nueva sinonimia.**

*Peltecoelus grandis* Bordas, 1938: 275 (*partim*); Scillato-Yané, 1980: 10 (*partim*). **Nueva sinonimia.**

**Sintipo.** MACN A 4891-4900, ocho osteodermos del escudo cefálico y dos osteodermos de la coraza dorsal (**Lám. 5, Fig. A**), y MACN A 5914, un M3 (**Lám. 5, Fig. B**).

**Localidad tipo.** Sheuhen (MACN A 4891-4900) y Monte Observación (MACN A 5914), Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Caracterización original** (Ameghino, 1894: 435). “*Esta especie sobrepasa en más del doble la talla del Peltephilus strepens; y desde este punto de vista se acercaba a las especies del género Propalaeohoplophorus. Infortunadamente, sólo me es conocida por piezas aisladas y una gran parte del casco cefálico. El primer diente superior tiene 7 milímetros de diámetro anteroposterior y 11 milímetros de diámetro transverso; el mismo diente del Peltephilus ferox sólo tiene 3 mm, 5 de diámetro anteroposterior y 5 milímetros de diámetro transverso; la pieza media superior del casco cefálico tiene 43 milímetros de diámetro anteroposterior, 47 milímetros de diámetro transverso hacia atrás y 25 milímetros hacia adelante; la misma pieza del Peltephilus strepens tiene 35 milímetros de diámetro anteroposterior, 35 milímetros de diámetro transverso hacia atrás y 19 milímetros hacia adelante; en el Peltephilus ferox, la misma pieza mide 26 milímetros de diámetro anteroposterior, 26 milímetros de diámetro transverso hacia atrás y 16 milímetros hacia adelante. Las otras piezas del casco cefálico, los dientes sueltos, etc., conservan las mismas proporciones*”.

**Diagnosis.** Osteodermos de la coraza dorsal mucho más grandes que los de *P. pumilus*, pero de menor tamaño que los conocidos de *P. strepens*. Forámenes anteriores de la superficie de los osteodermos de menor tamaño en relación al tamaño total del osteodermo que en *P. strepens*, pero cercano a *P. pumilus*. Figuras longitudinales de los osteodermos bien indicadas como en *Peltephilus pumilus* y más que en *P. depressus*, *P. granosus* y *P. strepens*. Osteodermos más rugosos que *P. strepens*, *P. pumilus*, *P. depressus* y *P. granosus*. Osteodermo cefálico central de mayor tamaño que en *P. pumilus* y *P. strepens*, y sin los márgenes elevados.

**Comentarios.** Ameghino (1898: fig. 83.III) ilustra el osteodermo cefálico principal del lote MACN A 4891-4900 (**Lám 5, Fig. A.1**), como parte del sintipo de *P. giganteus*.

Scott (1903: lám. XVI, figs. 1 y 2) incluye a *P. giganteus* como sinónimo de *P. grandis*, pero ilustra y caracteriza *P. grandis* a base de parte del sintipo de *P. giganteus* (MACN A 4891-4900), por lo cual dichos caracteres se comentan en la descripción anatómica de este último y dicha sinonimia no es aceptada.

Bordas (1936) mantienen las hipótesis de Scott (1903) y asigna erróneamente a *P. grandis* el molariforme que es parte del sintipo de *P. giganteus* (MACN A 5914) (**Lám. 5, Figs. B.1-B.3**); este autor menciona además el ejemplar MACN A 7953 asignado a *P. giganteus* por Ameghino, que es reasignado aquí a *Peltephilus* sp.; Bordas (1936) describe este molariforme y se comentan dichos caracteres en la descripción anatómica. Bordas (1938) incluye a *Peltephilus giganteus* en *Peltecoelus grandis*, sin ninguna fundamentación.

El sintipo de esta especie consiste, por un lado en osteodermos de la coraza y por otro en un molariforme aislado, de dos localidades fosilíferas diferentes. Dado que la asignación de osteodermos a elementos cráneo-mandibulares es prácticamente imposible sin más evidencia, la hipótesis más económica, en el contexto de que ya existen dos especies válidas reconocidas a base de osteodermos, es la designación de un lectotipo tomado de los osteodermos de la serie tipo, excluyendo al molariforme.

## Descripción anatómica

**Osteodermo cefálico central.** Scott (1903) menciona que un osteodermo del lote MACN A 4891-4900 (**Lám 5, Fig. A.1**) es más amplio que el de *P. ferox* y *P. pumilus*; mide 40 mm de largo, 45.5 mm de ancho posteriormente y 22 mm de ancho anteriormente (**Tabla 1**); la superficie expuesta es muy rugosa y presenta depresiones irregulares. Este osteodermo no presenta elevaciones marginales tan desarrolladas como las de *P. strepens* y *P. ferox*.

**Coraza dorsal.** En el lote MACN A 4891-4900 hay dos osteoderms móviles de aproximadamente el mismo tamaño (**Lám. 5, Figs. A.8-A-9**); el de mayor tamaño alcanza 17.5 mm (DAP), 12.8 mm (A), y los forámenes 2.2 mm (DF). Se obtiene una proporción de 7.5 (DAP/DF). Además presentan una figura longitudinal central y dos laterales bien indicadas.

**Molariformes superiores.** Según Bordas (1936) el MACN A 5914 (**Lám. 5, Figs. B.1-B.3**), mencionado como un M1 por Ameghino (1894), corresponde a un M3; mide 20 mm de alto y 9 mm en la base; es de sección triangular y su forma es piramidal con un surco perpendicular anterior.

## *Peltephilus* sp.

### Materiales y procedencia geográfica y estratigráfica

Prov. de Santa Cruz: Sin localidad: MACN A 7784-7798, MACN A 7910-7940, MACN A 11230, MACN A 14519, MLP 69-VIII-8-2, MLP 69-VIII-13-1, MLP 69-VIII-13-2, MLP 69-VIII-13-3, MLP 69-IX-5-5, MLP 69-IX-5-8, MLP 69-IX-9-17, MLP 69-IX-5-19 y MLP 69-XII-26-14. Ea. La Bajada: MLP 84-III-8-32 y MLP 84-III-8-37. Karaiken (“Notohippidense”, Fm. Santa Cruz): MACN A 2124. 7 millas al Sur de Monte León (Fm. Santa Cruz): MLP 69-IX-5-9, MLP 69-IX-8-8, MLP 69-IX-13-2 y AMNH 9524. Corriguen Kaik (Fm. Santa Cruz): MACN A 7941-7943. Monte Observación (Fm. Santa Cruz): MACN A 4876-4890, MACN A 5041-5086 y MACN A 7944-7951. Cueva (Fm. Santa Cruz): MACN

A 7952, MACN A 7953 y MACN A 7954. Sheuhen (Fm. Santa Cruz): MACN A 2278-2280, MACN A 4942-4965 y MACN A 4966-5040. Coy Inlet (Fm. Santa Cruz): YMP PU 15391. La Olguita (Santacruzense?): MPM-PV-MAN-001 y MPM-PV-MAN-002. La Porteña (Santacruzense?): MPM-PV-PORT-001 y MPEF Pv 1393.

Prov. de Neuquén: Cañadón del Tordillo (Colloncureense, Fm. Collón Curá): MLP 91-IV-1-35, MLP 91-IV-1-62 y MLP 91-IV-1-134.

### 3.2.1.2 *Epipeltephilus* Ameghino, 1904: 289

**Especie tipo.** *Epipeltephilus recurvus* Ameghino, 1904.

**Especies incluidas.** Sólo la especie tipo.

**Nota.** Especie tipo por monotipia original (ICZN, Art. 68.3).

**Diagnosis.** Cráneo mucho mayor que *Peltephilus*. La región posterior del cráneo es más baja y amplia que *Peltephilus* y los parietales y temporales muy extendidos lateralmente. Las crestas sagital y occipital están poco indicadas en *Epipeltephilus* y muy desarrolladas en *Peltephilus*. La rama mandibular presenta la morfología de *Peltephilus*, pero con los molariformes se implantados verticalmente mientras que están inclinados anteriormente en *Peltephilus*. Los molariformes inferiores y superiores son subelípticos (convexos labialmente y suavemente cóncavos lingualmente) mientras que son prismático-triangulares en *Peltephilus*. El último molariforme no presenta diferencias significativas de tamaño con el anteúltimo a diferencia de *Peltephilus* donde es muy pequeño.

**Lámina 6**

**Sinonimia**

*Epipeltephilus recurvus*: Rovereto, 1914: 37: lám. 2, figs. 2 y 2a; Bordas, 1936: 15; 1938: 276; Scillato-Yané, 1980: 11 (holotipo, MACN A 11641); Mones, 1986: 232 (material tipo, MACN A 11641); Vizcaíno y Fariña, 1997: 80 (holotipo, MACN A 11641).

**Holotipo.** MACN A 11641, región occipital y frontal de neurocráneo, porción derecha de maxilar con dos molariformes y porción de rama mandibular derecha con los últimos tres molariformes (**Lám. 6**).

**Localidad tipo.** Lago Blanco (=Laguna Blanca), Prov. del Chubut, Fm. Río Mayo, Mayoense.

**Caracterización original.** Ameghino (1904) ofrece una extensa descripción, la cual se comenta en la descripción anatómica.

**Diagnosis.** Igual a la del género por monotipia.

**Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Dado que el holotipo consiste en restos cráneo-mandibulares, hasta que no se encuentren restos de osteodermos asociados a estos últimos, la asignación de elementos aislados de la coraza es impracticable. Se remarca que existen cuatro lotes de osteodermos (MLP 16-2, MLP 69-XII-19-5, MLP 69-XII-19-9 y MLP 91-IX-7-14) procedentes de la localidad tipo y de otras también asignadas al Mayoense, que podrían corresponder a esta especie, pero por el momento se asignan a Peltephilidae gen. et sp. indet.

**Cráneo y molariformes superiores.** Ameghino (1904) destaca que se trata de una especie mucho mayor que aquéllas del género *Peltephilus*. La región posterior del cráneo es más baja y amplia que en *Peltephilus* y los parietales y temporales muy extendidos lateralmente (**Lám. 6, Fig. A**). Las crestas sagital y occipital están apenas indicadas en *Epipeltephilus* y muy

desarrolladas en *Peltephilus*; *Epipeltephilus* presenta menos forámenes en los parietales que *Peltephilus* (**Lám. 4, Figs. A, B y C**); el foramen auditivo es de mayor tamaño y se encuentra en la misma posición que en *Peltephilus*; el escamoso presenta un foramen ausente en *Peltephilus*. En la porción de maxilar se observa el alvéolo del último molariforme, y los molariformes penúltimo y antepenúltimo; éstos están implantados verticalmente y disminuyen de tamaño posteriormente; son de sección elíptica en lugar de ser de sección triangular; el último molariforme, según lo indica su alveolo, no era pequeño como en *Peltephilus*.

Dado que no se conserva en este ejemplar la región anterior del maxilar no se conoce la fórmula dentaria; por lo tanto, se hace referencia a molariforme último, penúltimo y antepenúltimo; lo mismo ocurre para la fórmula dentaria inferior.

**Mandíbula y molariformes inferiores.** Ameghino (1904) destaca que la rama mandibular presenta la morfología de *Peltephilus*, pero que los molariformes se implantan verticalmente, mientras que están inclinados anteriormente en *Peltephilus*, y son subelípticos, convexos labialmente y suavemente cóncavos lingualmente (**Lám. 6, Figs. B, C y D**), mientras que son prismático-trianguulares en *Peltephilus* (**Lám. 4, Figs. D y E**) El último molariforme está bien desarrollado y en *Peltephilus* es muy pequeño; mide 8 mm de diámetro antero-posterior y 4 mm de diámetro transversal; los molariformes penúltimo y antepenúltimo aumentan de tamaño desde el último. La altura de la rama horizontal debajo del último molariforme es de 21 mm.

### 3.2.1.3 *Peltephilidae* sp. nov.? De Barrio *et al.*, 1984: 547

#### Lámina 7

**Material.** MLP 82-VI-3-1, porción anterior de cráneo con todos los molariformes (**Lám. 7**).

**Procedencia geográfica y estratigráfica.** MLP 82-VI-3-1, Laguna Olín (Ea. La Marcelina), Mioceno de la Prov. de Santa Cruz.

**Comentarios.** De Barrio *et al.* (1984: lám. 1.A) asignan el espécimen MLP 82-VI-3-1, consistente en la porción anterior del cráneo con el paladar y la dentición casi completos, a *Peltecoelus* sp. nov., y discuten que es una especie comparable a *Peltecoelus grandis* (Moreno y Mercerat, 1891) aunque de tamaño algo menor. Más tarde Vizcaíno y Fariña (1997) mencionan dicho el ejemplar asignándolo a *Peltecoelus* sp.

Sin embargo, *Peltecoelus* fue reconocido a base de osteodermos de la coraza, por lo tanto la asignación de este cráneo al mencionado género no está plenamente justificada dado que no posee osteodermos asociados. Por otro lado, tampoco es posible asignar este cráneo aislado con certeza a *Peltephilus*, por lo tanto lo más recomendable es aguardar nuevos hallazgos de elementos cráneo-mandibulares asociados a osteodermos.

#### **3.2.1.4 Peltephilidae gen. et sp. indet.**

##### **Materiales y procedencia geográfica y estratigráfica**

Prov. de Santa Cruz: Loma de la Lluvia (“Pinturense”, Fm. Pinturas): MPM-PV-PINT-012. Portezuelo Sumich Norte (“Pinturense”, Fm. Pinturas): MPM-PV-PINT-020; Portezuelo Sumich Sur (“Pinturense”, Fm. Pinturas): MPM-PV-PINT-029. Prov. de Santa Cruz. Arroyo Ecker (Mioceno): YMP PU 15918.

Prov. de Río Negro: Pilcaniyeu Viejo (Colloncurense, Fm. Collón Curá): MLP 74-II-1-23.

Prov. del Chubut: Cerro Zaballos (Mioceno): LIEB PV-6028. Río Guenguel (Mayoense, Fm. Río Mayo): MLP 69-XII-19-5. Cerro Guenguel (Mayoense, Fm. Río Mayo) (DUKE-MLP): MLP 91-IX-7-14; río Huemules (Mayoense, Fm. Río Mayo): MLP 16-2 y MLP 69-XII-19-9.

### 3.2.1.5 Peltephilidae *nomen dubium*

*Peltephilus ferox* Ameghino, 1891c: 327

#### **Sinonimia**

*Peltephilus ferox*: Ameghino, 1891d: 352; 1894: 433 (*partim*); 1895 (inédito hasta 1920: 407) (*partim*); 1897: 510 (*partim*); 1898: 220 (*partim*); Trouessart, 1898: 1122; Scott, 1903: 102 (*partim*); Trouessart, 1905: 804; Bordas, 1936: 8; 1938: 274; Hoffstetter, 1958: 562 (*partim*); Scillato-Yané, 1980: 10 (holotipo, MACN A 4901); Mones, 1986: 233 (material tipo, MACN A 4901); Vizcaíno y Fariña, 1997: 80 (holotipo, MACN A 4901); Vizcaíno *et al.* 2006: 259.  
*Peltephilus strepens*: Lydekker, 1894: 68 (*partim*).

**Estatus.** *Nomen dubium*.

**Holotipo.** MACN A 4901, cráneo sin mandíbula y sin osteodermos de la coraza dorsal asociados.

**Localidad tipo.** Monte Observación, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Material referido.** MACN A 7908-7909, cráneo aislado; MLP 69-IX-9-17, cráneo aislado.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** Sin localidad: MLP 69-IX-9-17; Cueva: MACN A 7908-7909. Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Caracterización original** (Ameghino, 1891c: 327). “*De tamaño menor que Peltephilus strepens, pero considerablemente más grande que P. pumilus; los dientes anteriores del cráneo son muy desarrollados y la última muela pequeña y cilíndrica. Longitud del cráneo de la cresta occipital á la punta de los nasales, 11 centímetros; longitud de la serie dentaria superior en línea recta, 39 milímetros; longitud del paladar sobre la línea media, 5 centímetros*”.

**Comentarios.** En la caracterización original Ameghino (1891c) no ilustra ni hace referencia a números de colección que permitan identificar el espécimen en cuestión.

Ameghino (1891d) sinonimiza *Peltephilus clarazianus* Moreno y Mercerat, 1891 con *P. ferox* sin brindar ningún argumento. Esta sinonimia es mantenida por todos los autores subsiguientes (Scott, 1903; Bordas, 1936; 1938; Scillato-Yané, 1980). En el Museo de La Plata sólo hay un cráneo mal conservado, el MLP 69-IX-9-17, que podría corresponder al ejemplar al que hacen referencia Moreno y Mercerat (1891); dadas las medidas que ofrecen, la mandíbula correspondería al individuo MLP 69-VIII-13-1, pero ambos son asignables a *Peltephilus* sp.

Ameghino (1894: fig. 66) ilustra un cráneo asignándolo a *P. ferox* y menciona que posee en su colección un espécimen más completo con el escudo cefálico y los arcos cigomáticos; menciona, además, medidas mandibulares de esta especie, pero en ningún momento hace referencia a números de colección que permitan identificar los especímenes.

Lydekker (1894) sinonimiza *P. ferox* con *P. strepens* sin ofrecer fundamentación alguna.

Ameghino (1895, inédito hasta 1920), en respuesta a Lydekker (1894), menciona que *P. ferox* es más pequeño que *P. strepens* y *P. giganteus*, dado el menor tamaño del osteodermo cefálico central; Ameghino (1895, inédito hasta 1920) destaca que ya había ilustrado un cráneo completo de *P. ferox*, y asigna un nuevo cráneo más completo, pero no lo figura ni indica número de colección; además, Ameghino (1895, inédito hasta 1920) atribuye a *P. ferox* los ejemplares figurados por Lydekker (1894: lám. XLII, fig. 6 y lám. XLIII, figs. 3, 3a, 4 y 4a) asignados por este último a *P. strepens*; en esta Tesis se reasigna el ejemplar MLP 69-IX-9-17 a *Peltephilus* sp., mientras que los restantes se reasignan a *Peltephilidae* gen. et sp. indet.

Ameghino (1898: figs. 83. V. y 85) ilustra varios especímenes como *P. ferox*, sin indicar número de colección; de cualquier manera, se identifican con el MACN A 7784-7798, que Ameghino ya había figurado (Ameghino, 1897: fig. 86). Ameghino (1898: fig. 84) reproduce la misma ilustración de un cráneo de *P. ferox* que realizó años antes (Ameghino,

1894: fig. 66); esta ilustración pareciera haberse efectuado con el ejemplar MACN A 4901, aunque no mantiene sus proporciones.

Scott (1903: lám. XVI, figs. 1 y 2) ilustra y describe *P. ferox* a base de los ejemplares MACN A 4901 (holotipo) y MACN A 7784-7798.

Bordas (1936: fig. 5) ilustra y describe brevemente el holotipo de *P. ferox* (MACN A 4901) y mantiene las sinonimias ya conocidas; este autor reasigna a *P. pumilus* el ejemplar MACN A 7784-7798, asignado por Ameghino (1897; 1898) y Scott (1903) a *P. ferox*; sin embargo, en las referencias de las ilustraciones de Bordas (1936: figs. 2-4) el ejemplar MACN A 7784-7798 está erróneamente identificado como *Peltephilus strepens*.

Bordas (1936) menciona los ejemplares asignados a *P. ferox* en la Colección Ameghino, pero excepto el MACN A 7908-7909, son reasignados a *Peltephilus* sp.: MACN A 2278-2280, MACN A 4902-4918, MACN A 4966-5040, MACN A 7910-7940, MACN A 7941-7943 y MACN A 7944-7951.

Hoffstetter (1958: fig. 16) ofrece una descripción genérica de *Peltephilus* e ilustra el ejemplar MACN A 7784-7798 asignándolo a *P. ferox*.

Vizcaíno y Fariña (1997) mencionan y aportan una serie de caracteres cráneo mandibulares del holotipo de *P. ferox* (MACN A 4901) y utilizan el ejemplar MACN A 7910-7940, que también asignan a esta especie, para estimar la habilidad fosorial del género; este último ejemplar también es mencionado por Vizcaíno *et al.* (2006).

En síntesis, Ameghino (1891c) describe *P. ferox* a base de un cráneo sin mandíbula y sin osteodermos cefálicos ni de la coraza dorsal asociados (MACN A 4901). Para esta fecha, Ameghino (1887) ya había reconocido dos especies de *Peltephilus*, *P. strepens* y *P. pumilus*, ambas a base de osteodermos de la coraza. En la Colección Ameghino (MACN) no hay ningún resto cráneo-mandibular asociado a osteodermos asignado con certeza a *P. strepens* y/o *P. pumilus* que Ameghino pudiera haber utilizado para la descripción comparativa en la descripción original de *P. ferox*; por lo tanto, hasta el hallazgo de restos más completos de *P.*

*strepens* y/o *P. pumilus*, en esta Tesis se mantiene *P. ferox* como una especie válida, aunque en realidad este cráneo podría corresponder a alguna de las dos especies mencionadas, y se reasignan los restantes restos cráneo-mandibulares a *Peltephilus* sp.

Por otro lado, Ameghino (1894; 1895, inédito hasta 1920; 1897; 1898) ilustra y ofrece varios caracteres del ejemplar MACN A 7784-7798, consistente en un cráneo con mandíbula y escudo cefálico, que este autor asigna a *P. ferox*. Scott (1903) realiza una descripción detallada de esta especie a base del holotipo y a base del MACN A 7784-7798.

Posteriormente, Bordas (1936) destaca acertadamente que este ejemplar no es asignable a *P. ferox*, pero lo asigna sin una adecuada fundamentación a *P. pumilus* (la situación del ejemplar en cuestión se discute en el acápite referente a *P. pumilus*).

### **Descripción anatómica**

**Cráneo.** Luego de la caracterización original de Ameghino (1891c), Bordas (1936) es el primer autor en ofrecer caracteres del holotipo de *P. ferox* (MACN A 4901) en relación a un ejemplar asignado a *P. pumilus* (MACN A 4901); indica principalmente que *P. ferox* es más robusto y las bulas timpánicas son más divergentes posteriormente que en *P. pumilus*; los nasales son amplios en *P. ferox* y estrechos en *P. pumilus* y el arco cigomático es más sobresaliente en *P. pumilus*.

*Peltephilus nanus* Ameghino, 1898: 220

### **Sinonimia**

*Peltephilus nanus* Ameghino, 1898: 220, fig. 83.VI; Scott, 1903: 104; Bordas, 1936: 10 (Tipo, MACN A 7958-7959); Mones, 1986: 233 (Material tipo, MACN A7959-7959).

*Peltephilus lydekkeri* Ameghino 1895 (inédito hasta 1920: 409). **Nueva sinonimia.**

*Anantiosodon nanus* Bordas, 1938: 275; Scillato-Yané, 1980: 11 (holotipo, MACN A 7958-7959); Mones, 1986: 232 (Material tipo, MACN A 7959-7959); Vizcaíno *et al.*, 2006: 259.

**Nueva sinonimia.**

**Estatus.** *Nomen dubium*.

**Sintipo.** MACN A 7958-7959, fémur izquierdo y dos osteodermos de la coraza dorsal.

**Localidad tipo.** Cueva, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Caracterización original** (Ameghino, 1898: 220). “...de talla todavía menor [que *P. pumilus*], comparable a la del *Zaedius (Dasypus) minutus*: el fémur sólo tiene 62 mm. de largo y las placas de la coraza 8 mm. de largo por 5 a 6 de ancho”.

**Comentarios.** Ameghino (1898: fig. 83.VI) ilustra el fémur y un osteodermo de *P. nanus*, aunque la descripción es sumamente breve.

Scott (1903) destaca que los osteodermos permiten asignarlo a *Peltephilus* y el pequeño tamaño del fémur (62 mm de largo) indica una especie diferente.

En la descripción de *Peltephilus lydekkeri* que aparece publicada en 1920, pero que fue escrita por Ameghino en 1895, claramente se observa, una actitud irónica de Ameghino al dedicar la especie, dado que a lo largo de toda la obra constantemente hace referencia a la de Lydekker (1894) en términos severamente críticos, generalmente refutando la mayoría de las hipótesis planteadas por este último autor. Según una nota de pie de página de A. J. Torcelli, editor de las “Obras Completas y Correspondencia Científica” de F. Ameghino, se interrumpió la publicación del trabajo de 1895 debido a que W. H. Flower le pidió a F. Ameghino que no vapuleara del tal manera a R. Lydekker.

Lo curioso es que la descripción de *Peltephilus nanus* realizada por Ameghino (1898) coincide con la descripción de *P. lydekkeri* de Ameghino 1895 (inédita hasta 1920); por otro lado, no hay en la Colección Ameghino (MACN) ningún material asignado a *P. lydekkeri* y

solamente el sintipo de *P. nanus* corresponde con los caracteres de la descripción del primero, razones por las que se lo considera sinónimo objetivo.

Bordas (1936; 1938) identifica el material tipo de *Peltephilus nanus*, y lo incluye en el género *Anantiosodon*, sin ninguna fundamentación.

Por último, Vizcaíno *et al.* (2006) utilizan el sintipo de esta especie para estudios paleobiológicos.

Dado que aún no se ha realizado un estudio comparativo del postcráneo del género *Peltephilus* y que no tenemos certeza de la asociación de los especímenes del sintipo no tenemos evidencias suficientes para sustentar o rechazar esta especie fundamentada originalmente en caracteres del fémur. Dos osteodermos de la coraza del mismo lote son de un tamaño mucho menor que los de cualquier Peltephilidae conocido, pero tampoco se conoce con precisión la variación de las dimensiones de los osteodermos en las distintas regiones de la coraza de un ejemplar y es probable que estos osteodermos pertenezcan a un juvenil, posiblemente de alguna de las especies descritas. Por estas incertidumbres se considera a *Peltephilus nanus* como *nomen dubium*.

*Anantiosodon* Ameghino, 1891c: 327

#### **Sinonimia**

*Anatiosodon*: Mones, 1986: 232. Según ICZN, Art. 33.3, es una grafía posterior incorrecta de *Anantiosodon*.

*Peltephilus*: Scott, 1903: 88 (*partim*).

**Estatus.** *Nomen dubium*.

**Especie tipo.** *Anantiosodon rarus* Ameghino, 1891c.

**Nota.** Especie tipo designada por monotipia original (ICZN, Art. 68.3).

**Sinonimia**

*Anantiosodon rarus*: Ameghino, 1894: 435; 1895 (inédito hasta 1920: 411); 1898: 220; Lydekker, 1894: 70; Trouessart, 1898: 1122; 1905: 804; Bordas, 1936: 14 (tipo, MACN A 31-9); 1938: 275; Scillato-Yané, 1980: 11 (holotipo, MACN 31-9); Mones, 1986: 232 (material tipo, MACN A 31-9); Vizcaíno y Fariña, 1997: 80 (holotipo, MACN A 31-9).  
? *Peltephilus rarus* Scott, 1903: 104.

**Estatus.** *Nomen dubium*.

**Holotipo.** MACN A 5119, fragmento de rama mandibular izquierda con los m1-4.

**Localidad tipo:** Monte Observación, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Caracterización original** (Ameghino, 1891d: 327). “*La rama horizontal es delgada y con su borde inferior invertido hacia adentro en toda su longitud; la sínfisis es ancha y redondeada. Sobre la rama horizontal no hay más que cuatro dientes comprimidos y con un diámetro mayor un poco oblicuo, de estructura aparentemente igual a la de los Dasypoda. Todo el trozo en su conjunto es fuertemente arqueado. Longitud del espacio ocupado por los cuatro dientes, 18 milímetros; alto de la rama debajo de los dientes, 10 milímetros*”.

**Comentarios.** Ameghino (1895, inédito hasta 1920) menciona nuevamente aquellos caracteres que ofreciera en la caracterización original.

Scott (1903) destaca que el ejemplar tipo es muy fragmentario e incluye la especie con dudas en *Peltephilus*, destacando que incluso podría corresponder a alguna de las especies descritas de este género, pero no ofrece mayores precisiones.

Bordas (1936) identifica el holotipo de *A. rarus* con MACN A 5119 (=31-9) y destaca que la existencia de solo cuatro molariformes inferiores justifica el reconocimiento de *Anantiosodon rarus* como taxón válido.

Vizcaíno y Fariña (1997) realizan un estudio paleobiológico de *Peltephilus*, y mencionan el ejemplar MACN A 5919 y el MACN 31-9 como dos ejemplares diferentes de *Anantiosodon rarus*, pero en realidad son el mismo espécimen cuyo número actual es MACN A 5119; destacan además, que quizá la porción mandibular pertenezca a un individuo juvenil.

La rama mandibular MACN A 5119 esta mal conservada como lo indica (Scott, 1903) y no se pueden observar muchos de los caracteres ofrecidos por Ameghino (1891d). Además, si se tiene en cuenta que es probable que pertenezca a un juvenil (Vizcaíno y Fariña, 1997), el reconocimiento de un género y especie no está debidamente fundamentado. Sin embargo, el hallazgo de nuevos especímenes o un análisis anatómico detallado de los Peltephilidae permita reconocer caracteres diagnósticos, por el momento ausentes.

### 3.2.1.6 Peltephilidae *nomen vanum*

*Peltephilus grandis* Moreno y Mercerat, 1891: 62

#### **Sinonimia**

*Peltephilus grandis*: Scott, 1903: 103 (*partim*); Trouessart, 1905: 804 (*partim*); Bordas, 1936: 11 (*partim*); Mones, 1986: 233 [material tipo, MLP (-)].

*Peltephilus strepens*: Ameghino 1891d: 352 (*partim*). **Nueva sinonimia.**

*Peltecoelus grandis* Bordas, 1938: 275 (*partim*); Scillato-Yané, 1980: 10 [holotipo, MLP (-)].

**Nueva sinonimia.**

**Estatus.** *Nomen vanum*.

**Holotipo.** MLP (-), dos primeros molariformes inferiores.

**Localidad tipo.** “Barrancas del río Santa Cruz”, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacruzense.

**Caracterización original** (Moreno y Mercerat, 1891: 62). “*La sección transversal del  $d_1$  es un triángulo casi equilátero. La arista antero-externa del prisma constituido por este diente es más redondeada que las demás. El diámetro antero-posterior de este diente es 5.4 y el diámetro transversal 6.8. Estos dientes denotan un animal de talla doble de *P.(?)strepens*”.*

**Comentarios.** Moreno y Mercerat (1891) no ilustran o indican números de colección que permitan identificar el espécimen en cuestión, y en el Museo de La Plata no se han encontrado dichos molariformes.

Ameghino (1891d) considera que *Peltephilus grandis* es sinónimo de *Peltephilus strepens* aunque no fundamenta dicha sinonimia.

Scott (1903) considera *P. grandis* como una especie válida, incluye en ésta a *P. giganteus* y la describe brevemente; sin embargo, Scott (1903) caracteriza *P. grandis* a base del osteodermo cefálico que es parte del sintipo de *P. giganteus* Ameghino, y no el verdadero holotipo de *P. grandis*, que incluye los m2-3, por lo tanto no aporta una adecuada fundamentación que sustente esta sinonimia.

Bordas (1936) mantiene las hipótesis sinonímicas de Scott (1903) y asigna además a *P. grandis* el molariforme MACN A 5914, pero este molariforme es parte del sintipo de *P. giganteus* y no hay evidencias para asignarlo a *P. grandis*.

Bordas (1938) incluye a *Peltephilus grandis* en el género *Peltecoelus*, aunque este último género está representado sólo por osteodermos de la coraza (Ameghino, 1902b); dado que el holotipo de *Peltephilus grandis* son dos molariformes, esta sinonimia no está fundamentada.

Scillato-Yané (1980) mantiene los cambios propuestos por Bordas (1938) e indica que el holotipo de *Peltecoelus grandis* (= *Peltephilus grandis*) consiste en dos incisiviformes superiores.

En la primer y única descripción del holotipo de *P. grandis*, se indica como carácter distintivo gran tamaño de dos molariformes, y la presencia de una arista redondeada en la cara

labial. En cuanto al tamaño, dado que *Peltephilus* presenta molariformes prismático-trianguulares, dichas dimensiones dependen del nivel al que se tomen y de la porción que se haya conservado del molariforme, por lo tanto es un carácter muy variable; la presencia de aristas y surcos en los molariformes se ha observado en numerosos ejemplares de las demás especies de *Peltephilus*. Por estas razones, y dado que no presenta caracteres diagnósticos, se considera *Peltephilus grandis* como un *nomen vanum*.

*Peltephilus heusseri* Moreno y Mercerat, 1891: 61

### **Sinonimia**

*Peltephilus strepens*: Ameghino 1891d: 352; 1894: 435; Scott, 1903: 99; Bordas, 1936: 5; 1938: 274; Scillato-Yané, 1980: 10 (*partim*). **Nueva sinonimia.**

*Peltephilus heusseri*: Mones, 1986: 233 [material tipo, MLP (-)].

**Estatus.** *Nomen vanum*.

**Holotipo.** MLP (?), rama mandibular, región postero-superior del cráneo, cuatro primeras vértebras, elementos postcraneanos indeterminados y número indeterminado de osteodermos de un mismo espécimen.

**Localidad tipo.** Monte León, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacruceño.

**Caracterización original** (Moreno y Mercerat, 1891: 61). Estos autores ofrecen una serie de medidas de los molariformes inferiores y de la rama mandibular, pero ningún otro carácter relevante ni diagnóstico.

**Comentarios.** Moreno y Mercerat (1891) no ofrecen caracteres diagnósticos de los ejemplares en cuestión, y tampoco números de colección. En el Museo de La Plata el tesista encuentra una región parieto-occipital asociada a fragmentos postcraneanos (MLP 69-IX-8-8) y cuatro primeras vértebras (MLP 69-IX-5-9); de acuerdo a las medidas ofrecidas, la porción mandibular podría corresponder al ejemplar MLP 69-IX-13-2.

Ameghino (1891d; 1894) considera que *Peltephilus heusseri* es sinónimo de *Peltephilus strepens*, aunque no fundamenta dicha sinonimia. Esta sinonimia es mantenida por todos los autores subsiguientes (Scott, 1903; Bordas, 1936, 1938; Scillato-Yané, 1980).

Sin embargo, los especímenes identificados así como las descripciones originales no ofrecen caracteres claramente diagnósticos y se clasifican como *Peltephilus* sp., por lo cual se considera *P. heusseri* como un *nomen vanum*.

## **Orden Cingulata Illiger, 1811**

### **3.2.2 Familia Dasypodidae Gray, 1821**

#### **Subfamilia Dasypodinae Gray, 1821**

##### **3.2.2.1 Tribu Stegotheriini Ameghino, 1889**

###### **3.2.2.1.1 *Stegotherium* Ameghino, 1887: 25**

### **Sinonimia**

*Scotaeops* Ameghino, 1887: 24.

*Peltephilus*: Lydekker, 1894: 67 (*partim, nec* Ameghino, 1887).

**Especie tipo.** *Stegotherium tessellatum* Ameghino, 1887.

**Nota.** Especie tipo designada por monotipia original (ICZN, Art. 68.3).

**Especies incluidas.** La especie tipo, *S. tauberi*, *S. simplex*, *S. notohippidensis*, *S. variegatum*, *S. pascuali* y *S. caroloameghinoi*.

**Nota.** Las especies *S. pascuali* Fernicola y Vizcaíno 2008 y *S. caroloameghinoi* Fernicola y Vizcaíno, 2008 no se analizaron dado que se registran fuera de las edades contempladas en el plan de Tesis Doctoral, aunque se incluyen en las diagnosis de las especies tratadas.

**Distribución geográfica y cronológica.** Colhuehuapense, Gran Barranca y valle del río Chubut (Ameghino, 1902b; Bordas, 1938); “Pinturense”, Gran Barranca (Carlini *et al.*, 2005a) y “Pinturense”, valle del río Pinturas (revisado en esta Tesis).

**Diagnosis** (Fernicola y Vizcaíno, 2008: 324): “*Tamaño entre el de Dasypus novemcinctus Linné, 1758 y Dasypus kappleri Kraus, 1862. Espesor de los osteodermos del caparazón entre 3 y 7.5 mm. A diferencia de los restantes Dasypodidae, la superficie externa expuesta de los osteodermos se encuentra completamente delimitada por forámenes pilíferos. Dicha superficie es de aspecto granuloso o finamente perforada. Con o sin cresta longitudinal dorsal. Con o sin figuras pequeñas anteriores. Superficie lateral de los osteodermos lisa o con crenulaciones muy suaves, que se ubican a lo largo de una angosta franja que representa menos del 20% del alto de la cara lateral y se extiende a lo largo de toda la extensión anteroposterior. Superficie anterior y posterior de los osteodermos biselados siempre lisa y oblicua, de forma tal que en vista lateral describe un paralelogramo, característica ausente en los restantes Dasypodidae. Las superficies de articulación anterior y posterior se presentan planas, cóncavas o convexas, mientras que las de los lados son suavemente cóncavas*”.

**Comentarios.** De las seis especies de *Stegotherium* descritas, cinco de ellas se han diagnosticado a base de caracteres de la superficie expuesta de los osteodermos; la especie restante, *S. simplex*, está representada por una fracción mandibular y su validez es dudosa, incluso el holotipo se encuentra extraviado y no se pueden observar directamente los caracteres diagnósticos; por lo tanto, los únicos elementos cráneo-mandibulares y postcraneanos pertenecen a *S. tauberi*, el cual presenta osteodermos asociados. Dado que los elementos cráneo-mandibulares y postcraneanos no permiten diferenciar especies y que estos ya fueron descritos por otros autores, se estima innecesario describirlos nuevamente..

**Lámina 8**

**Sinonimia**

*Stegotherium tessellatum*: Ameghino, 1889: 878; 1895 (inédito hasta 1920: 713); 1898: 220; Trouessart, 1898: 1123; Ameghino, 1902b: 136 (*partim*); Scott, 1903: 37 (*partim*); Trouessart, 1905: 811 (*partim*); Scillato-Yané, 1980: 16 (*partim*) [holotipo MLP (-)]; Mones, 1986: 231 (*partim*) [material tipo MLP (-)]; Vizcaíno, 1990: 144 (*partim*) [holotipo MLP 68-VI-25-438 (?)]; Fernicola y Vizcaíno, 2008: 325 (*partim*) [lectotipo MACN A 781, paralectotipo MACN A 782-785]; González y Scillato-Yané, 2008: 643 (*partim*) [holotipo MACN A 781-785].

*Peltephilus strepens*: Lydekker, 1894: 68 (*partim*).

**Lectotipo.** MACN A 781, un osteodermo (**Lám. 8, Fig. B.1**).

**Paralectotipo.** MACN A 782-785, cuatro osteodermos (**Lám. 8, Figs. B.2, B.5-B.7**).

**Localidad tipo.** “Barrancas del río Santa Cruz”, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Nota.** El lote MLP 68-VI-25-438, con etiqueta de puño y letra de F. Ameghino asignándolo a la especie, perteneciente a las “Viejas colecciones del MLP” y cuyos osteodermos de este lote coinciden con la descripción original; otro lote de osteodermos (MACN A 781-785), que consiste en siete osteodermos de la coraza, cuya procedencia indicada es “Santa Cruz” y que fue colectado por C. Ameghino, coinciden también con la descripción original. Vizcaíno (1990) designa el lote MLP 68-VI-25-438 como el holotipo (al estar trabajo inédito este trabajo, dicha designación no tiene validez formal), mientras que Fernicola y Vizcaíno (2008) y González y Scillato-Yané (2008) creen que el material tipo es el MACN A 781-785; sin embargo, y a la luz de la historia de las colecciones de cingulados de los trabajos de Ameghino de 1887 y 1889, no es posible determinar con certeza la serie tipo original, dado

que si bien algunos de los osteodermos ilustrados por Ameghino (1889) coinciden con el lote MACN A 781-785 (**Lám. 8, Fig. B**), existe la posibilidad que Ameghino (1887) describiera la especie a base del lote MLP 68-VI-25-438 (**Lám. 8, Fig. A**), ya que no hay evidencia directa que nos diga lo contrario.

Si bien Fernicola y Vizcaíno (2008) identifican como lectotipo MACN A 781 y como paralectotipo MACN A 782-785, no hay suficientes evidencias para descartar como probable sintipo el espécimen rotulado por Ameghino y depositado en el MLP.

**Material referido.** MACN A 5987-5118 (-), un molariforme y osteodermos; MLP 68-VI-25-438, 11 osteodermos de la coraza.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** Sin localidad

(“Santacrucense”, *in schedula*): MLP 68-VI-25-438; Monte Observación: MACN A 5987-5118 (-). Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Caracterización original** (Ameghino, 1887: 25). “*Talla pequeña, comparable a la del Euphractus villosus. Placas rectangulares, pequeñas y muy gruesas, con la cara externa casi lisa y el borde periférico sobre los cuatro lados con una fila continuada de agujeros profundos para la implantación de pelos; sobre las placas de los anillos la fila de agujeros rodea el cuerpo dando vueltas sobre el surco transversal. Longitud de las placas de 7 a 11 mm por 5 a 6 de ancho*”.

**Diagnosis** (Fernicola y Vizcaíno, 2008: 325). “*Osteodermos rectangulares a cuadrados, con la superficie dorsal expuesta completamente circunscrita por forámenes pilíferos. El diámetro de estos últimos varía entre 0,5 y 0,8 mm. En la hilera anterior se destaca un foramen cuyo diámetro varía entre 1,4 y 1,6 mm. La única figura central delimitada presenta una superficie dorsal plana o suavemente cóncava, con una ornamentación tuberosa y atravesada por diminutos forámenes vasculares, mientras que en las restantes especies del género se observa una cresta longitudinal central*”.

**Diagnosis enmendada** (de Fernicola y Vizcaíno, 2008). *S. tessellatum* presenta un solo gran foramen en la hilera anterior de forámenes de los osteodermo, a diferencia de *S. variegatum*, *S. pascuali*, *S. caroloameghinoi*, *S. notohippidensis* y *S. tauberi*. Al igual que *S. notohippidensis*, *S. tessellatum* no presenta una cresta o carena longitudinal en la figura central del osteodermo o ni figuras latero-anteriores, como las que presentan *S. variegatum*, *S. pascuali*, *S. caroloameghinoi* y *S. tauberi*.

**Comentarios.** Ameghino (1887) describe de manera preliminar *S. tessellatum* a base de osteodermos de la coraza, sin ilustraciones ni indicación de números de colección; amplía esta descripción e ilustra una serie de osteodermos en 1889 (Ameghino, 1889: lám. LXIX, figs. 10, 10a, 10b, 11, 11a). Lydekker (1894) considera a *Stegotherium tessellatum* sinónimo de *Peltephilus strepens* Ameghino, 1887. Ameghino (1895, inédito hasta 1920) desestima acertadamente la sinonimia de Lydekker (1894) y ofrece nuevos caracteres de *S. tessellatum*. Ameghino (1902; 1902b), por medio de unas ilustraciones que le muestra W. B. Scott, sinonimiza *Scotaeops simplex* Ameghino, 1887 con *Stegotherium tessellatum* (ambos taxones descritos en el mismo trabajo), luego revalidada como una especie independiente (*Stegotherium simplex*) por Scott (1903) (Ver *Stegotherium simplex*). Scott (1903: lám. I-IV) ofrece un listado sinónimo de *Stegotherium tessellatum* y da a conocer dos nuevos especímenes (YMP PU 15565 y YMP PU 15566) que incluyen restos muy completos de coraza, cráneo, mandíbulas y postcráneo, a los cuales describe e ilustra. Dado que *S. tessellatum* sólo se conocía a base de pocos osteodermos, estos especímenes fueron tomados como referencia por autores modernos para estudios anatómicos y paleobiológicos (Patterson *et al.*, 1989; Vizcaíno, 1990; Vizcaíno, 1994; Vizcaíno y Fariña, 1994; Vizcaíno *et al.*, 2006) y para la asignación de nuevos especímenes (Tauber, 1994; 1997a; González *et al.*, 2005), pero recientemente González y Scillato-Yané (2008) reconocieron a base de ambos especímenes una nueva especie, *Stegotherium tauberi* (Ver *Stegotherium tauberi*). Por lo tanto, *Stegotherium tessellatum* está representado por ahora solamente por los tres

especímenes asignados originalmente por Ameghino, uno de ellos extraviado. Fernicola y Vizcaíno (2008) ofrecen una revisión sistemática de *Stegotherium*, en la cual se provee una revisión detallada de *Stegotherium tessellatum*, pero dado que incluyen en esta especie especímenes a base de los cuales González Ruiz y Scillato-Yané (2009) reconocen una nueva especie (*Stegotherium tauberi*), sólo se mencionaran aquellos caracteres que se refieran a los especímenes originales asignados por Ameghino.

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Luego de la descripción original (Ameghino, 1887), Ameghino (1889) prácticamente reitera los caracteres mencionados anteriormente y agrega que la morfología general de los osteodermos es en forma de bisel; Ameghino (1895, inédito hasta 1920) ofrece una descripción de esta especie agregando un nuevo carácter. La presencia de un gran foramen circular en la hilera de forámenes menores de la región anterior del osteodermo (**Lám. 8, Figs. A y B**).

Vizcaíno (1990) destaca la ausencia en esta especie de una cresta longitudinal en la superficie expuesta de los osteodermos y Fernicola y Vizcaíno (2008) describen detalladamente los osteodermos de *S. tessellatum*.

*Stegotherium tauberi* González y Scillato-Yané 2008: 644

### **Láminas 9-10**

#### **Sinonimia**

*Stegotherium tessellatum*: Ameghino, 1902b: 136 (*partim*); Scott, 1903: 37 (*partim*); Hoffstetter, 1958: 557 (*partim*); Paula Couto, 1979: 221 (*partim*); Paterson *et al.*, 1989: 14; Vizcaíno, 1990: 144 (*partim*); 1994: 285; Tauber, 1994: 170; Vizcaíno y Fariña, 1994: 195; Tauber, 1997a: 420; Vizcaíno *et al.*, 2006: 259; Abrantes y Bergqvist, 2006: 261; Vizcaíno, 2009: 349.

*Stegotherium variegatum*: Fernicola y Vizcaíno, 2008: 327 (*partim*).

**Holotipo.** YPM PU 15565, cráneo completo (**Lám. 9**), porción anterior de coraza (**Lám. 10**), vertebras cervicales excepto la 6.<sup>a</sup> y 7.<sup>a</sup>, dos vértebras torácicas y el pie derecho.

**Localidad tipo.** Killik Aike Norte, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Material referido.** CORD-PZ 1352, porción de coraza dorsal y algunos osteodermos aislados; MPM-PV 1811, 4 osteodermos y porciones de otros dos, todos de un mismo individuo; YPM PU 15566, porción anterior de coraza, mitad derecha del cráneo, rama mandibular izquierda, atlas, vértebras cervicales, 7 torácicas y 4 lumbares, sacro, vértebras caudales, excepto las últimas 3 ó 4, dos costillas, escápula izquierda, humero izquierdo, cintura pélvica, ambos fémures y ambas tibia-fibulas; YPM PU 15611, cuatro osteodermos de la coraza y dos metapódidos.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** Cañadón Las Totoras: CORD-PZ 1352; Killik Aike Norte: MPM-PV 1811 y YPM PU 15611; Coy Inlet (?): YPM PU 15566. Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Diagnosis** (González y Scillato-Yané, 2008: 64). “*Superficie expuesta de las placas más áspera que en S. variegatum y que en Stegotheriini n. gen., n. sp. “A”. Placas con una cresta longitudinal estrecha, ausente en S. tessellatum, que recorre toda la región expuesta de la placa, a ambos lados de la cresta se ubica una región finamente punteada. Cresta más estrecha que en S. variegatum y en Stegotheriini n. gen., n. sp. “A”. Placas con una gran perforación en la región anterior central, a semejanza de S. tessellatum. Varias perforaciones de tamaño mediano constituyen una hilera transversal en la región anterior de la placa, que puede formar un arco por delante de la perforación mayor, patrón ausente en la misma región de S. variegatum, Stegotheriini n. gen., n. sp. “A” y S. tessellatum*”

**Diagnosis enmendada** (de González y Scillato-Yané, 2008). A diferencia de *S. tessellatum* y *S. notohippidensis*, los osteodermos presentan una cresta o carena longitudinal en la figura central más estrecha que en *S. variegatum*, *S. pascuali* y *S. caroloameghinoi*. Los osteodermos

presentan un gran foramen en la hilera anterior a semejanza de *S. tessellatum*; En *S. tauberi* la hilera anterior de forámenes constituyen una hilera transversal que puede formar un arco por delante del foramen mayor, dicho patrón no se encuentra en *S. variegatum*, *S. pascuali*, *S. caroloameghinoi*, *S. tessellatum* y *S. notohippidensis*.

**Nota.** El *Stegotheriini* n. gen., n. sp. "A" incluido en la diagnosis original de *S. tauberi* por González y Scillato (2008) es un taxón inédito descrito en la Tesis inédita de Vizcaíno (1994), pero que en la diagnosis enmendada aquí ofrecida no se incluye. En primer lugar, tal vez no fue apropiado incluirla en el trabajo original de Gonzalez y Scillato-Yané (2008), dado que es un taxón inédito y por otro lado dado que el material tipo nunca fué ingresado formalmente a un repositorio (Vizcaíno, *pers. com.* a LRG 2007).

**Comentarios.** Scott (1903) asigna los especímenes YPM PU 15565 y YPM PU 15566 a *S. tessellatum* y describe detalladamente tanto los osteodermos como los elementos craneanos y postcraneanos; ambos especímenes fueron utilizados posteriormente en numerosos estudios paleobiológicos y anatómicos (Paula Couto, 1979; Patterson *et al.*, 1989; Vizcaíno, 1990; Vizcaíno y Fariña, 1994; Vizcaíno, 1994; Vizcaíno *et al.*, 2006) manteniendo su asignación a *S. tessellatum*; Tauber (1994; 1997a) da a conocer un espécimen que también asigna a *S. tessellatum*; en una revisión del género, Fernicola y Vizcaíno (2008) reasignan estos dos especímenes a *S. variegatum*; por último González y Scillato-Yané (2008) reconocen, a base de los dos especímenes de Scott (1903), el de Tauber (1994) y otros nuevos restos, la especie *S. tauberi*.

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** La descripción de la coraza sigue mayormente las pautas establecidas por Scott (1903). En las porciones de corazas disponibles no se observa un escudo escapular; asimismo, no se ha conservado la región posterior, por lo cual no es posible asegurar que *Stegotherium tauberi* tuviera escudo pélvico.

En el ejemplar YPM PU 15565 se cuentan 23 bandas móviles (imbricadas) (**Lám. 10, Fig. A**), al menos 17 en YPM PU 15566 y 21 en CORD PZ-1352 (Tauber, 1994), pero el número total debe haber sido mayor, pues en estos ejemplares se conserva solamente la región media-anterior de la coraza. En el ejemplar YPM PU 15565 se contaron 41 osteodermos en la banda móvil más completa. Como mencionara Scott (1903), en la región media de la coraza los osteodermos son tres veces más largos que anchos. La porción anterior, cubierta, ocupa alrededor de un tercio de la longitud de la placa, es más gruesa que la porción expuesta y, dorsalmente, la línea de unión entre ambas porciones está marcada por un abrupto escalón. Los osteodermos de la región anterior de la coraza, pequeños y cortos, son marcadamente diferentes de los osteodermos de la región media, que son más grandes y largos; asimismo, los osteodermos son más gruesos. También se observa en esta región, en el ejemplar YPM PU 15565, la duplicación de una de las bandas.

Entre los osteodermos de la región anterior (**Lám. 10, Fig. B**) y aquéllos de la región media (**Lám. 10, Fig. C**) no hay un cambio morfológico abrupto, como sí ocurre en los géneros que poseen un escudo escapular bien definido, sino una transición gradual. Esta gradación es evidente, tanto por el cambio en el tamaño y la forma de los osteodermos como por la conformación de la tecla. Esta última, en los osteodermos medios, está bien desarrollada y separada de la sección expuesta por un escalón. Tanto el escalón como la tecla se van reduciendo hacia la región anterior de la coraza y la tecla se inclina progresivamente hacia abajo. El escalón llega a desaparecer en los osteodermos más anteriores y la tecla se inclina oblicuamente hacia abajo; asimismo, como lo recalcará Ameghino (1889), el margen posterior de estos osteodermos presenta una morfología inversa a la descrita para el margen anterior, permitiendo de esta manera la imbricación de osteodermos de dos hileras sucesivas.

El dibujo de los osteodermos consiste en una cresta media longitudinal, baja, aguda y estrecha en toda su longitud; a ambos lados de la cresta, la superficie resulta finamente punteada. La cresta adopta usualmente una dirección oblicua hacia fuera y se torna menos

perceptible (aunque no desaparece) hacia la región anterior de la coraza (**Lám. 10, Figs. B y C**). Esta cresta, ausente en *S. tessellatum*, es más aguda que la de *S. variegatum*. Cerca de la línea de unión entre las porciones expuesta y cubierta de los osteodermos, hay una serie de forámenes conspicuos de forma y tamaño irregular; de ellos, el de posición central generalmente es el mayor, de manera similar a lo que ocurre en *S. tessellatum*. Esta diferencia en tamaño entre los forámenes de esta región de los osteodermos no se observa en *S. variegatum*. El patrón es característico: tanto en los osteodermos de la región media como en las anteriores los forámenes de menor tamaño pueden formar un arco por delante del foramen mayor o alinearse y formar junto a este último una hilera transversal. Los bordes laterales y el posterior poseen una línea continua de forámenes, que pueden ser de igual o menor tamaño que los que acompañan al foramen mayor de la región anterior de la superficie expuesta de los osteodermos.

**Cráneo y mandíbula.** Ésta es la única especie que posee dos especímenes con todos estos elementos asociados [YPM PU 15566 y YMP PU 15565 (**Lám. 9, Figs. A-F**)]. Fueron detalladamente descritos por Scott (1903); más tarde Patterson *et al.* (1989) describen la región auditiva de estos especímenes; asimismo una moderna descripción permanece inédita (Vizcaíno, 1990), mientras que estos ejemplares se han utilizado para estudios paleobiológicos, en donde se dan a conocer caracteres novedosos (Vizcaíno, 1994; Vizcaíno y Fariña, 1994; Vizcaíno *et al.*, 2006). Por último, estos especímenes han sido utilizados para análisis filogenéticos (Abrantes y Bergqvist, 2006; Gaudin y Wible, 2006), en los cuales se menciona un extenso listado de caracteres cráneo-mandibulares y de postcráneo.

**Lámina 11**

**Sinonimia**

*Stegotherium tessellatum*: Vizcaíno, 1990: 144 (*partim*); Fernicola y Vizcaíno, 2008: 325 (*partim*); González y Scillato-Yané, 2008: 643 (*partim*).

**Holotipo.** MLP 84-III-5-10, 105 osteodermos y 25 fragmentos de osteodermos (**Lámina 11**).

**Localidad tipo.** Ea. La Josefina, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, “Notohippidense” (?).

**Material referido.** MLP 68-I-17-172, 25 osteodermos de la coraza.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** Cerro Centinela: MLP 68-I-17-172. Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, “Notohippidense” (?).

**Diagnosis** (González Ruiz y Scillato-Yané, 2009: 84). “*Stegotherium notohippidensis* difiere de *S. tessellatum* por presentar más de un gran foramen en la región anterior del osteodermo. Estos forámenes anteriores son de mayor tamaño que aquellos de *S. variegatum*, *Stegotheriini n. gen., n. sp. “A”* y *Stegotherium n. sp. S. notohippidensis* no presenta figuras periféricas latero-anteriores presentes en *Stegotheriini n. gen., n. sp. “A”* ni una cresta longitudinal en la superficie expuesta de los osteodermos, como la que poseen *S. variegatum*, *Stegotherium n. sp.* y *Stegotheriini n. gen., n. sp. A”*.”

**Diagnosis enmendada** (de González Ruiz y Scillato-Yané, 2009). *Stegotherium notohippidensis* difiere de *S. tessellatum* por presentar más de un gran foramen en la hilera anterior de forámenes del osteodermo; estos son de mayor tamaño que aquéllos de *S. variegatum*, *S. pascuali*, *S. caroloameghinoi* y *S. tauberi*; *S. notohippidensis* no presenta figuras periféricas latero-anteriores como *S. variegatum*, ni una cresta longitudinal en la superficie expuesta de los osteodermos, como la que poseen *S. variegatum*, *S. pascuali*, *S. caroloameghinoi* y *Stegotherium tauberi*.

**Comentarios.** Estos dos especímenes fueron originalmente asignados a *S. tessellatum* por varios autores (Vizcaíno, 1990; Fernicola y Vizcaíno, 2008; González y Scillato-Yané, 2008); sin embargo, estudios detallados revelaron que representan una nueva especie de este género (González Ruiz y Scillato-Yané, 2009).

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** González Ruiz y Scillato-Yané (2009) identifican tres morfologías de osteodermos que se corresponden con tres regiones en la coraza de esta especie: 1) Osteodermos móviles de la región anterior: presentan la superficie articular anterior reducida en relación al cuerpo del osteodermo y ubicada de manera oblicua hacia abajo (**Lám. 11, Figs. A-C**). 2) Osteodermos móviles de la región media; presentan una bien desarrollada superficie articular, claramente diferenciada del cuerpo del osteodermo por un escalón; la superficie articular también puede dirigirse oblicuamente hacia abajo, a medida que se acerca a la región anterior (**Lám. 11, Figs. D-F**). 3) Osteodermos de la región posterior: presentan una superficie articular cóncava en vista fronto-lateral; esta superficie articular puede dividirse en dos superficies menores, ambas manteniendo la concavidad; en ambos casos las carillas articulares se dirigen oblicuamente hacia abajo (**Lám. 11, Figs. G-L**).

El dibujo de la superficie expuesta de los osteodermos es similar en todos los conservados de *Stegotherium notohippidensis*, independientemente de su tamaño o morfología. Presentan una superficie lisa, sin crestas como las vistas en *S. variegatum* o *S. tauberi*. La superficie expuesta está circunscripta por una hilera continua de forámenes; estos son de mayor tamaño en la hilera anterior y se encuentran en número de dos a cinco, en contraste con *S. tessellatum*, que sólo presenta un foramen de mayor tamaño en esta hilera, *S. notohippidensis* presenta algunos forámenes menores intercalados entre los mayores; algunos forámenes de gran tamaño también pueden encontrarse en las hileras laterales. En esta especie no se han observado figuras lateroanteriores como las que presenta *S. variegatum*.

*Stegotherium* sp. 1

**Lámina 12, Figura A**

**Material.** MLP 91-IV-1-66, un osteodermo (**Lám. 12, Fig. A**).

**Procedencia geográfica y estratigráfica.** Cañadón del Tordillo: MLP 91-IV-1-66. Prov. de Neuquén, Colloncureense.

**Comentarios.** El osteodermo Colloncureense fue citado por Pardiñas (1991) y la descripción e ilustraciones realizadas por Vizcaíno (1990) permanecen inéditas. Los osteodermos mencionados no se corresponden con ninguna de las especies de *Stegotherium* descritas; los forámenes que forman la hilera que circunscribe la figura central son de pequeño tamaño y en general isodiamétricos y presentan figuras latero-anteriores bien definidas, a la vez que las crestas o carenas de la superficie del osteodermo están ausentes. Sin embargo, es conveniente aguardar el hallazgo de más especímenes para una diagnosis formal, dado que en algunos *Stegotheriini* (*i.e.*, *S. variegatum*) la morfología de los osteodermos pueden variar en una misma coraza.

*Stegotherium* sp. 2

**Lámina 12, Figura B**

**Material.** MPM-PV-MAN-009, dos osteoderms (**Lám. 12, Fig. B**); MPM-PV-MAN-010, un osteodermo.

**Procedencia geográfica y estratigráfica.** La Olguita (=Manantiales): MPM-PV-MAN-009 y MPM-PV-MAN-010. Prov. de Santa Cruz, Santacrucense (?).

**Comentarios.** Estos materiales fueron dados a conocer como *Stegotherium tessellatum* por González *et al.* (2005), aunque luego de esta revisión, se reasignan a *Stegotherium* sp. 2.

Estos osteodermos presentan figuras lateroanteriores, ausentes por el momento en las especies de *Stegotherium* santacruceses descritas y todos los forámenes que circunscriben la figura central y definen la figura lateroanterior, son isodiamétricos. En estos aspectos coinciden con aquél osteoderma MLP 91-IV-1-66 de Fm. Collón Curá, asignado a *Stegotherium* sp. 1, sin embargo estos osteodermos del Santacrucesense *s.l.*, a diferencia del primero presentan una carena o cresta bien desarrollada que recorre toda la superficie del osteoderma.

Al igual que en el caso anterior de *Stegotherium* sp. 1, una mayor cantidad de osteodermos son necesarios para formalizar el reconocimiento de una nueva especie.

***Stegotherium* sp. nov.**

**Lámina 13**

**Sintipo.** MPM-PV-PINT-033, 35 osteodermos de la coraza dorsal (**Lám. 13, Figs. A-Ñ**).

**Localidad tipo.** Portezuelo Sumich Sur, Prov. de Santa Cruz, Fm. Pinturas, "Pinturenses".

**Material referido.** MPM-PV-PINT-002, 14 osteodermos; MPM-PV-PINT-008, cinco osteodermos; MPM-PV-PINT-025, ocho osteodermos.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** Cerro de los Monos: MPM-PV-PINT-002; Loma de las Ranas: MPM-PV-PINT-008; Portezuelo Sumich Norte: MPM-PV-PINT-025. Prov. de Santa Cruz, Fm. Pinturas, "Pinturenses".

**Diagnosis.** A diferencia de las demás de *S. pascuali*, *S. variegatum*, *S. caroloameghinoi*, *S. tessellatum*, *S. tauberi* y *S. notohippidensis*, *Stegotherium* sp. nov. presenta además de la hilera de forámenes que circunscribe la figura central, una hilera transversal accesoria de forámenes entre la figura central y la tecla del osteoderma. Estos forámenes a diferencia de las restantes especies de *Stegotherium* no se ubican en la misma línea, sino que aparecen alternados; la hilera que circunscribe la figura central presenta además, forámenes más numerosos que en las demás especies del género.

**Descripción y comentarios.** González *et al.* (2006), en una contribución preliminar, mencionan esta nueva especie, aunque no ofrecen una descripción anatómica.

Los osteodermos de *Stegotherium* sp.nov. no presentan en su superficie una cresta o carena longitudinal como la que poseen los de *S. variegatum* y *S. tauberi*. Los forámenes que rodean a la figura central son de tamaño uniforme (**Lám. 13, Fig. A-Ñ**), a diferencia de *S. tauberi* y *S. notohippidensis* en donde aparecen osteodermos mayores y menores.

Esta nueva especie presenta además caracteres que la relacionan a las especies colhuehuapenses (*S. variegatum*, *S. pascuali* y *S. caroloameghinoi*), tales como la presencia de una doble hilera de forámenes anteriores y también caracteres en común con especies santacrucenses (*S. tessellatum*, *S. tauberi* y *S. notohippidensis*), por ejemplo la ausencia de figuras latero-anteriores desarrolladas.

*Stegotherium variegatum* Ameghino 1902b: 136

#### **Lámina 14**

**Sintipo.** MACN A 12680, osteodermos de la coraza dorsal (**Lám. 12**).

**Lectotipo.** MACN A 12680a, un osteoderma intermedio de la coraza dorsal.

**Paralectotipo.** MACN A 12680b: un osteoderma biselado. MACN A12680c: fragmento anterior de un osteoderma intermedio. MACN A 12680d: un osteoderma de la coraza dorsal. MACN A 12680e: 21 osteodermos de la coraza dorsal. MACN A 10443a-e: osteodermos de la coraza dorsal.

**Diagnosis** (Fericola y Vizcaíno, 2008: 327). “*Osteodermos rectangulares a cuadradas con la superficie dorsal expuesta delimitada por un gran número de forámenes pilíferos, cuyos diámetros darían entre 0,4 y 0,7 mm. Estos forámenes demarcan una única figura central, cuya superficie es granosa, mientras que en Stegotherium caroloameghinoi se presentan además de esta última de 1 a 3 figuras menores en la porción anterior. Sobre la línea media de cada osteoderma se desarrolla una conspicua cresta longitudinal, ausente en Stegotherium*

*tessellatum*, limitada lateralmente por dos depresiones que la recorren en toda su extensión, mientras que en *Stegotherium pascuali* se observa un foramen a cada lado de la porción anterior de la cresta longitudinal”.

**Distribución geográfica y estratigráfica.** Fauna colhuehuapense y Fauna “pinturense” de Gran Barranca (Prov. del Chubut) (Ameghino, 1902b; Carlini *et al.*, 2005a) y “capas con *Colpodon*” del valle del río Chubut, Barranca Sur (Bordas, 1939).

**Nuevo Material.** MPM-PV-PINT-001, dos osteodermos; MPM-PV-PINT-009, siete osteodermos; MPM-PV-PINT-015, 15 osteodermos; MPM-PV-PINT-024, 14 osteodermos (Lám. 13, Figs. A-I); MPM-PV-PINT-032, cinco osteodermos.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del nuevo material.** Cerro de los Monos: MPM-PV-PINT-001; Loma de las Ranas: MPM-PV-PINT-009; Loma de la Lluvia: MPM-PV-PINT-015; Portezuelo Sumich Norte: MPM-PV-PINT-024; Portezuelo Sumich Sur: MPM-PV-PINT-032. Prov. de Santa Cruz, Fm. Pinturas, “Pinturense”.

#### 3.2.2.1.2 *Stegotheriini* gen. et sp. indet.

**Nuevo material.** MLP 16-7b, un osteodermo y MLP 16-8b, un osteodermo.

**Procedencia geográfica y estratigráfica.** Río Senguer: MLP 16-7b y MLP 16-8b. Mioceno de la Prov. del Chubut.

## Subfamilia Euphractinae Winge, 1923

### 3.2.2.2 Tribu Eutatini Bordas, 1933

#### 3.2.2.2.1 *Stenotatus* Ameghino, 1891b: 253

##### **Sinonimia**

*Euphractus*: Ameghino, 1887: 26 (*partim, nec Euphractus* Wagler, 1830: 36).

*Dasypus*: Ameghino, 1889: 864 (*partim, nec Dasypus* Linné, 1758: 50).

*Prodasyopus* Ameghino, 1894: 428.

**Especie tipo.** *Stenotatus karaikensis* Ameghino, 1891b: 26.

**Nota.** *Stenotatus karaikensis* fue sinonimizado con *Stenotatus patagonicus* (Ameghino, 1887) y este último fue originalmente descrito como *Euphractus patagonicus* Ameghino, 1887.

**Especies incluidas.** *S. patagonicus* (Ameghino, 1887), *S. hesternus* (Ameghino, 1889), *S. ornatus* (Ameghino, 1897), *S. centralis* (Ameghino, 1902b), *S. planus* Scillato-Yané y Carlini, 1998, *Stenotatus* sp. nov.? Croft *et al.*, 2007 y *Stenotatus* sp. nov.

**Nota.** Las especies, *S. ornatus*, *S. centralis* y *Stenotatus* sp. nov.? no fueron analizadas en detalle por registrarse en edades no contempladas en el Plan de Tesis o fuera del área de estudio, aunque se incluyen en las diagnósis de las especies tratadas.

**Distribución geográfica y cronológica en Argentina.** Fauna de “La Cancha”, Tinguiririquense, Patagonia (Carlini *et al.*, 2005a); Deseadense, Patagonia (Ameghino, 1897); Colhuehuapense, Patagonia (Ameghino, 1902b); Fauna “pinturense” de Gran Barranca (Carlini *et al.*, 2005a); Fm. Chinchas, Santacruces, San Juan (Carlini *et al.*, 1996; López *et al.*, 2009); Santacruces y “Friasense”, Patagonia (revisado en esta Tesis).

**Distribución geográfica y cronológica fuera de Argentina.** Mioceno medio-Mioceno temprano, Cerdas, Bolivia (Croft, *et al.*, 2009); Santacruces, Chucal, Chile (Croft *et al.*, 2004).

**Diagnosis** (Croft *et al.*, 2007: 783): “Differs from *Proeutatus* in having simple oval maxillary teeth (bilobed in *Proeutatus*) and in smaller size (15%-20% smaller base don dimensions of long bones and osteoderms) (Scott, 1903a). Differs from *Meteutatus* in smaller size lateral piliferous pits on the osteoderms between the central and lateral longitudinal ridges. Differs from *Pseudeutatus*, *Anteutatus*, *Eutatus*, *Doellotatus*, and *Ringueletia* in having large diastemata separating the first several maxillary teeth (the teeth are more closely positioned in these taxa) and moveable band osteoderms with three pronounced longitudinal ridges (osteoderms are differently ornamented in the other taxa) (Scott, 1903a; Bordas, 1933; Simpson, 1948). Further differs from *Ringueletia* in having a single caudal row of piliferous pits (two rows in *Ringueletia*; Bordas, 1933; Scillato-Yané *et al.*, 1995). Differs from *Chasicotatus* in having an unreduced pelvic buckler and narrower (anteroposteriorly) caudal rows of piliferous pits on the osteoderms (Scillato-Yané, 1977a)”.

**Comentarios.** Las tres especies de *Stenotatus* analizadas están representadas por osteodermos móviles de la coraza, dos de ellas además por osteodermos del escudo pélvico (*S. patagonicus* y *S. planus*) y sólo una por restos cráneo-mandibulares y de postcráneo (*S. patagonicus*).

Dado que las diagnosis de especies del mismo género deben realizarse a base de restos homólogos, para su elaboración se utilizan caracteres de los osteodermos móviles y del escudo pélvico.

*Stenotatus patagonicus* (Ameghino, 1887: 26) Scott 1903: 86

#### Lámina 16-17

#### Sinonimia

*Euphractus patagonicus* Ameghino, 1887: 26; Mones, 1986: 227 [material tipo, MLP (-)].

*Dasybus patagonicus* Ameghino, 1889: 866; Lydekker, 1894: 60.

*Stenotatus karaikensis* Ameghino, 1891b: 253; Ameghino, 1894: 429; Trouessart, 1898: 1142; Mones, 1986: 230 (material tipo, MACN A 2142).

*Prodasyopus patagonicus* Ameghino, 1894: 429; Ameghino, 1895 (inédito hasta 1920: 687); Ameghino, 1898: 218; Trouessart, 1898: 1141; Mones, 1986: 229.

*Stenotatus patagonicus* Scott, 1903: 86; Trouessart, 1905: 814; Scillato-Yané, 1980: 20 [holotipo, MLP (-)].

**Sintipo.** MLP (? , ver nota y comentarios), número indeterminado de osteodermos móviles y fijos de la coraza.

**Localidad tipo.** “Barrancas del río Santa Cruz”, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Nota.** El lote MLP 67-VIII-12-1a (**Lám. 16**) y el MLP 55-XII-13-138, tienen etiqueta de puño y letra de F. Ameghino asignándolos a *Euphractus patagonicus* (= *Stenotatus patagonicus*), sin embargo, tienen además varias etiquetas que hacen dudar del grado de asociación de los materiales; por otro lado la descripción original no ofrece caracteres que permitan identificar con seguridad algún osteodermo en particular. A pesar de estos interrogantes, es posible que ambos (o uno de ellos) sean parte de la serie tipo original

**Holotipo del sinónimo junior *Stenotatus karaikensis*.** MACN A 2142, porción anterior de rama mandibular con cuatro molariformes y un molariforme aislado.

**Material referido.** MACN A 898-900, 50 osteodermos; MACN A 2201, más de 60 osteodermos; MACN A 2142, porción de mandíbula; MACN A 4874-4875, 35 osteodermos y fracción de rama mandibular; MACN A 7801-7802, diez osteodermos y fracción de rama mandibular; MACN A 7800, 15 osteodermos; MACN A 7803-7805, ocho osteodermos; MACN A 8235, porción de coraza; MLP 16-185a, cinco osteodermos; MLP 16-186a, tres osteodermos; MLP 55-XII-13-128, porción de coraza; MLP 55-XII-13-138, 39 osteodermos; MLP 67-VIII-12-1a, más de 150 osteodermos; MLP 69-VIII-1-10, porción de coraza; MLP 69-XII-19-11, cinco osteodermos; MLP 69-XII-26-12, más de 60 osteodermos; MLP 71-V-14-1, 26 osteodermos; MLP 84-III-1-42, 22 osteodermos; MLP 69-XII-26-12, más de 60

osteodermos; YPM PU 15563, porción de coraza; YPM PU 15863, porción de coraza, cráneo y elementos postcraneos; YMP PU 15911, tres osteodermos. Sin número de colección: CORD PZ, Tauber (1999).

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** Karaiken: MACN A 2142. Fm. Santa Cruz, "Notohippidense". Sin localidad: MACN A 2201, MLP 69-VIII-1-10, MLP 69-XII-26-12 y MLP 71-V-14-1; Puesto Ea. La Costa: CORD PZ, Tauber (1999); "barrancas del río Santa Cruz": MACN A 898-900 y YMP PU 15911; Cueva: MACN A 7800, MACN A 7803-7805 y MACN A 8235; Monte Observación MACN A 4874-4875 y MACN A 7801-7802; Monte León: MLP 55-XII-13-128, MLP 55-XII-13-138, MLP 67-VIII-12-1a y MLP 84-III-1-42; Killik Aike Norte: YPM PU 15563 y YPM PU 15863. Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Caracterización original** (Ameghino, 1887: 26). "*Tamaño un poco mayor que Euphractus villosus y más robusto. Placas de los anillos movibles con la figura longitudinal mediana bien delimitada y muy convexa. Placas de los anillos de 18 a 20 mm de largo por 6 a 8 de ancho. Placas de la sección fija de 8 a 9 mm de largo, por 7 a 8 de ancho y 4 a 5 de espesor*".

**Diagnosis.** A diferencia de *S. ornatus*, *S. centralis*, *S. hesternus* y *S. planus*, la figura central de los osteodermos móviles es angosta y elevada en toda su extensión; *S. patagonicus* presenta las figuras laterales de los osteodermos divididas en dos figuras menores por un surco transversal profundo; los surcos longitudinales son más profundos que en *S. ornatus*, *S. centralis*, *S. planus* y *S. hesternus*, y los forámenes que se ubican en ellos son menos conspicuos que los de *S. hesternus*. Osteodermos del escudo pélvico con la figura central más angosta y las figuras periféricas más elevadas que en *S. ornatus*, *S. centralis* y *S. planus*.

**Comentarios.** Ameghino (1887) reconoce *Euphractus patagonicus* (= *Stenotatus patagonicus*) a base de osteodermos móviles y fijos de la coraza y da una breve descripción sin caracteres diagnósticos y sin detalles que permitan identificar con certeza los especímenes tipo.

Ameghino (1889: lám. LXVIII, figs. 39, 43 y 44) amplía la descripción, en parte a base de

nuevos materiales, incluyendo la especie en el género *Dasyopus* (= *Chaetophractus*) pero las ilustraciones carecen del detalle suficiente como para identificarlos. Un lote de osteodermos MACN A 898-900 es el único asignado a *Euphractus patagonicus* (= *S. patagonicus*) en la colección Ameghino (MACN), estos restos no poseen fecha de ingreso pero presentan la numeración de aquellos especímenes que corresponderían a la primer campaña patagónica de C. Ameghino, en 1887, derivada a la colección personal de F. Ameghino.

Ameghino (1894) crea el género *Prodasypus* e incluye en él a *Dasyopus patagonicus* (= *Stenotatus patagonicus*) y *Dasyopus hesternus* (= *Stenotatus hesternus*), pero no designa especie tipo; cuando describe el género ofrece caracteres mandibulares, por lo tanto, como “*Dasyopus hesternus*” está representado solo por osteodermos, se basa en la mandíbula de “*Dasyopus patagonicus*”.

Lydekker (1894: lám. XXXIII, figs. 10, 10a y lám. XLIII, fig. 1) reconoce como válido a “*Dasyopus patagonicus*” e ilustra nuevos especímenes y describe brevemente los osteodermos; de los materiales ilustrados se identifican el MLP 71-V-14-1 y el MLP 69-XII-26-12 (lám. XXXIII, fig. 10 y 10a) y el MLP 69-VIII-1-10 (lám. XLIII, fig. 1). Lydekker (1894) menciona además que esta especie es el tipo de *Prodasypus*. Ameghino (1895, inédito hasta 1920), en respuesta a Lydekker (1894), menciona a “*Prodasypus patagonicus*” como taxón válido, rechaza las sinonimias propuestas por Lydekker (1894) y ofrece una discusión de los caracteres ya conocidos.

Scott (1903: lám. VI, figs. 19-26 y lám. VII figs., 1-2.) incluye a “*Prodasypus patagonicus*” en el género *Stenotatus* Ameghino, representado hasta ese momento por la especie *Stenotatus karaiensis*, que Scott (1903) pasa a la sinonimia de la primera; además, ilustra dos nuevos especímenes (YMP PU 15863 y YPM PU 15563).

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Luego de la descripción original (Ameghino, 1887), Ameghino (1889) da una descripción ampliada de ellos, mencionando que los osteodermos móviles miden de 18 a

20 mm de largo y 6 a 8 de ancho; además, presentan la figura longitudinal central elevada y convexa, con los surcos laterales bien marcados y con algunos forámenes pilíferos; poseen dos figuras periféricas largas y angostas, una a cada lado, formando los bordes laterales del osteodermo, sin las divisiones transversales que las dividen en figuras más pequeñas, o si hay algunas, se reducen a dos, una a cada lado y apenas indicadas; en el margen posterior presentan tres o cuatro forámenes pilíferos muy grandes (**Lám. 16, Fig. A; Lám. 17, Fig. G**). Los osteodermos del escudo pélvico miden de 6 a 9 mm de largo, 6 a 8 mm de ancho y 3 a 5 de espesor; se distinguen por la figura central no muy larga, más elevada y rodeada anterior y lateralmente por un surco relativamente muy profundo, en el cual se ven anteriormente algunos forámenes glandulares; en el margen posterior presenta no más de cuatro o cinco forámenes pilíferos (**Lám. 16, Fig. B**).

Lydekker (1894) describe una gran porción de coraza (MLP 69-VIII-1-10) mencionando la presencia de por lo menos diez bandas móviles. Estos osteodermos tienen grandes forámenes pilíferos. También figura dos fragmentos de escudo pélvico (actualmente desarticulados, MLP 71-V-14-1 y MLP 69-XII-26-12) en donde se observa el margen posterior denticulado de la coraza.

Scott (1903) se refiere a la morfología general de *Stenotatus* en la descripción genérica, pero dado que sólo de *S. patagonicus* se conocen restos completos, no hace referencia a *S. hesternus*. El escudo cefálico está conformado por osteodermos pequeños, delgados y poligonales, de tamaño y forma irregular y finamente punteados; los osteodermos móviles presentan tres crestas longitudinales, de igual amplitud y elevación; la figura central usualmente no alcanza el margen posterior del osteodermo; el escudo pélvico consiste en 11 hileras de osteodermos, la figura central no alcanza el margen posterior de estos (excepto en las tres últimas hileras), pero se vuelve confluyente con el margen elevado posterior, formando una “T” invertida. Scott (1903) agrega en la descripción de la especie que los osteodermos móviles presentan tres crestas longitudinales sub-iguales y que en cada surco limitante de la

cresta media hay tres o cuatro pequeños forámenes glandulares; ofrece medidas de osteodermos de los especímenes YMP PU 15863 (**Lám. 17, Fig. G**) y YPM PU 15563.

**Cráneo y mandíbula.** Ameghino (1891b) describe el primer resto mandibular de esta especie (MACN A 2142); luego el mismo Ameghino (1894) describe otro resto mandibular (MACN A 4872).

Lydekker (1894) menciona que *Dasypus patagonicus* (= *Stenotatus patagonicus*) corresponde a este género dado que posee un cráneo que concuerda en sus caracteres esenciales con las especies actuales de *Dasypus* (= *Chaetophractus*); pero no menciona más detalles, ni materiales; sin embargo, hay sólo un resto cráneo-mandibular asignado a esta especie en el MLP (MLP 55-XII-13-310), pero al no presentar osteodermos asociados corresponde asignarlo a *Stenotatus* sp.

Scott (1903) ofrece una descripción detallada del cráneo de *Stenotatus* a nivel genérico; sin embargo hace mención a un solo espécimen, el YPM PU 15863 (**Lám. 17, Figs. A-F**), que corresponde a *S. patagonicus*, el cual posee ambas ramas mandibulares y una porción de coraza asociada, así como el neurocráneo, bastante deformado y privado de muchos elementos óseos. Cabe destacar que este ejemplar y el mencionado en el párrafo anterior son los únicos dos con elementos cráneo-mandibulares que se conocen.

Autores más modernos sintetizan ciertos caracteres craneanos a nivel genérico (Hoffstetter, 1958; Paula Couto, 1979). También se han realizado estudios paleobiológicos con aportes acerca de la morfología cráneo-mandibular de los ejemplares MLP 55-XII-13-310 y YPM PU 15863 (Vizcaíno y Fariña, 1994).

**Lámina 18**

**Sinonimia**

*Dasypus hesternus* Ameghino, 1889: 922; Mones, 1986: 226 (erróneamente identifica el material tipo con el ejemplar MACN A 4873).

*Prodasyopus hesternus* Ameghino, 1894: 429; Trouessart, 1898: 1141; Ameghino, 1899: 8.

*Prodasyopus externus*: Ameghino, 1898: 218.

*Stenotatus hesternus*: Scott, 1903: 87; Trouessart, 1905: 815; Scillato-Yané, 1980: 20 (holotipo, MACN).

**Sintipo.** MACN A 871-878 (ver nota), tres osteodermos móviles articulados (**Lám. 18, Fig. A.1**).

**Localidad tipo.** “Río Gallegos”, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Nota.** Ameghino (1889: lám. 81) ilustra en la Fig. 11 una porción anterior de osteodermo móvil (Lám. 18, Fig. A.2), en la Fig. 12 una porción media de osteodermo móvil (Lám. 18, Fig. A.7), en la Fig. 13 tres osteodermos móviles articulados (Lám. 18, Fig. A.1) y en la Fig. 14 dos osteodermos fijos articulados (Lám. 18, Fig. A.9). En el mismo lote (MACN A 871-878) hay además seis osteodermos móviles desarticulados no figurados por Ameghino (1889) pero reproducidos aquí (Lám. 18, figs. A.3-A-6, A.8 y A.10).

Entonces, dado que Ameghino ilustró parte de los osteodermos incluidos en el lote MACN A 871-878 no hay certeza acerca de los osteodermos que utilizó para reconocer *S. hesternus*, máxime cuando la numeración indicaría que originalmente había ocho elementos en el lote, y no diez como hay hoy día.

Sin embargo, teniendo en cuenta la caracterización original de Ameghino (1889) de *S. hesternus* se observa que solamente en los osteodermos ilustrados por Ameghino (1889: lám. 81, fig. 13) se encuentran los caracteres ofrecidos, y en los demás hay una cierta similitud

pero que no es suficiente para incluirlos en una especie independiente. De hecho, los demás osteodermos ilustrados (incluso aquéllos no ilustrados) son asignables a *Stenotatus* sp.

En conclusión, tenemos certeza que Ameghino (1889) basó *S. hesternus* en el lote de osteodermos por el ilustrado (Ameghino: 1889: lám. 81, figs. 11-14) que corresponden al sintipo (ICZN, Art. 73.2) y tal vez pertenezcan a este seis osteodermos incluidos en el lote MACN 871-878 pero no ilustrados por Ameghino (1889). Independientemente de esto último, solamente los osteodermos ilustrados por Ameghino (1889: lám. 81, fig. 13) efectivamente justifican el reconocimiento de *S. hesternus* como una especie válida, por lo tanto se los designa como lectotipo (ICZN, Art. 74). Se destaca que dichos osteodermos no poseen un número independiente dentro del lote numerado MACN A871-878, por lo tanto se mantiene dicha numeración.

**Material referido.** MACN A 4873, porción de coraza con osteodermos móviles, varias costillas y vértebras (**Lám. 18, Fig. B**).

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** Monte Observación: MACN A 4873. Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Caracterización original** (Ameghino, 1889: 922). “*Nueva especie extinguida, del tamaño del Dasypus villosus, o quizás todavía algo más pequeña, de la que se distingue fácilmente por las placas de las bandas movibles, que presentan en la cara externa dos filas de grandes perforaciones circulares y profundas, cada fila compuesta de solo 2 á 4 agujeros, colocados en el fondo de los surcos que delimitan la figura longitudinal del centro de cada placa*”.

**Diagnosis.** A diferencia de *S. ornatus*, *S. centralis*, *S. planus* y *S. patagonicus*, la figura central de los osteodermos móviles es amplia y baja en los primeros dos tercios y angosta y elevada en el último tercio; *S. hesternus* no presenta las figuras laterales de los osteodermos divididas en figuras menores; los forámenes que se ubican en los surcos longitudinales son más conspicuos que en *S. patagonicus* y *S. planus* y se encuentran en los dos tercios anteriores de los surcos.

**Comentarios.** Luego de la descripción original de Ameghino (1889), Scott (1903: lám. VII, fig. 3) incluye la especie en el género *Stenotatus* y figura un espécimen identificado aquí con el MACN A 4873; Mones (1986) también identifica el material tipo de esta especie con el espécimen MACN A 4873; sin embargo, este ejemplar fue colectado en la campaña de C. Ameghino del año 1890-1891 en Monte Observación, mientras que la especie fue publicada en 1889 y creada a base de osteodermos procedentes de río Gallegos (Ameghino, 1889).

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Luego de la descripción original de Ameghino (1889), Scott (1903) describe brevemente los osteodermos móviles de esta especie (MACN A 4873), mencionando que se distinguen por poseer tres o cuatro muy grandes y conspicuos forámenes en cada una de los surcos longitudinales que delimitan las respectivas figuras longitudinales y escasos forámenes menores, ubicados transversalmente cerca del margen anterior de la porción expuesta del osteoderma (**Lám. 18, Figs. A.1 y B**).

Los osteodermos no presentan las dos figuras longitudinales laterales divididas en figuras menores por surcos transversales; los primeros dos tercios de la figura longitudinal central son más amplios y, es a este nivel, donde se ubican los grandes forámenes presentes en los surcos; en último tercio de la figura central, ésta es angosta y elevada; en el sintipo los grandes forámenes son más circulares y la figura central más amplia (**Lám. 18, Figs. A.1 y B**).

*Stenotatus planus* Scillato-Yané y Carlini, 1998: 50

### **Láminas 19-20**

**Holotipo.** MLP 91-I-10-54, osteodermos móviles y del escudo pélvico no articulados pertenecientes a un mismo individuo (**Lám. 19**).

**Localidad tipo.** Cerro Boleadoras, Prov. de Santa Cruz, Fm. Cerro Boleadoras, Santacrucense (?).

**Material referido.** MPM-PV-PORT-003, porción de coraza asociada con al menos 7 bandas imbricadas y un osteodermo. MPM-PV-PORT-004, un osteodermo y dos fragmentos; MPM-PV-MAN-011, 12 osteodermos y tres fragmentos; MPM-PV-MAN-012, un osteodermo (**Lám. 20, Fig. B**); MPM-PV-MAN-013, dos osteodermos (**Lám. 20, Fig. A**); MPM-PV-MAN-014, 40 osteodermos y 27 fragmentos; MPM-PV-MAN-015, 20 osteodermos y varios fragmentos; MPM-PV-MAN-016, 61 osteodermos, 19 fragmentos y porción de rama mandibular; MPM-PV-MAN-017, 12 osteodermos y 23 fragmentos (**Lám. 20, Fig. C**).

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** La Porteña: MPM-PV-PORT-003 y MPM-PV-PORT-004; La Olguita (=Manantiales): MPM-PV-MAN-011, MPM-PV-MAN-012, MPM-PV-MAN-013, MPM-PV-MAN-014, MPM-PV-MAN-015, MPM-PV-MAN-016 y MPM-PV-MAN-017. Prov. de Santa Cruz, Santacrucense (?).

**Diagnosis** (Scillato-Yané y Carlini, 1998: 50). “*Placas móviles con la figura central más ancha y plana que en Stenotatus patagonicus. Dos figuritas periféricas a cada lado, aplanadas, separadas entre sí por un surco estrecho. Placas fijas del escudo pelviano con la figura central más ancha y plana que en Stenotatus patagonicus, ligeramente desviada hacia el lado externo. Generalmente seis figuritas periféricas, ocasionalmente cinco o siete, de las cuales dos a los lados y una a tres anteriores; de superficie aplanada, apenas convexa en las placas de las bandas posteriores del escudo pélvico. Placas de la región anterior de este escudo con la figura central muy deprimida en su mitad anterior, en la zona de los forámenes glandulares*”.

**Diagnosis enmendada** (Croft *et al.*, 2009: 180): “*Differs from S. patagonicus primarily in having a wider, flatter primary figures. Lacks the large, conspicuous piliferous pits present in longitudinal sulci of S. hesternus (Ameghino 1889). Distal row of piliferous pits in moveable band osteoderms smaller than those of S. ornatus and S. centralis (Ameghino 1897, 1902)*”.

**Diagnosis enmendada** (de Scillato-Yané y Carlini, 1998 y Croft *et al.*, 2009). A diferencia de *S. ornatus*, *S. centralis*, *S. patagonicus* y *S. hesternus*, la figura central y las figuras laterales de los osteodermos móviles son amplias y aplanadas en toda su longitud; figuras laterales divididas en dos figuras menores cada una, por un surco transversal menos profundo que en *S. patagonicus*; los forámenes que se ubican en los surcos longitudinales, al igual que en *S. patagonicus*, no son tan conspicuos como en *S. hesternus*. Los osteodermos del escudo pélvico presentan la figura central y las periféricas más amplias y menos elevadas que en *S. patagonicus*.

**Comentarios.** Esta especie es conocida por pocos osteodermos móviles y fijos de la coraza, todos desarticulados; por lo tanto, no se puede precisar más detalles acerca de la morfología de la coraza. Mientras que los caracteres particulares de los osteodermos están mencionados en la diagnosis y la diagnosis enmendada.

*Stenotatus* sp. nov.

### Lámina 21

**Sintipo.** LIEB PV-6025, 13 osteodermos móviles y 10 osteodermos del escudo pélvico (**Lám. 21**).

**Localidad tipo.** Cerro Zeballos, Mioceno de la Prov. del Chubut.

**Material referido.** LIEB PV-6022, 34 osteodermos completos y numerosos fragmentos; LIEB PV-6024, más de 80 osteodermos completos, numerosos fragmentos y varios elementos posteranceanos; MACN Pv 12546, tres osteodermos.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** Cerro Zeballos: LIEB PV-6022 y LIEB PV-6024; Cañadón Comayo: MACN Pv 12546. Mioceno de la Prov. del Chubut.

**Diagnosis.** La figura central de los osteodermos móviles es más amplia que *S. ornatus*, *S. centralis*, *S. patagonicus*, y más elevada que *S. ornatus*, *S. centralis* y *S. planus*; las figuras

longitudinales laterales no están divididas tan claramente en dos figuras como en *S. patagonicus* y *S. planus*; no presenta los forámenes tan desarrollados como *S. hesternus*. Los osteodermos del escudo pélvico presentan la figura central y las periféricas más amplias que *S. patagonicus* y más globosas que *S. planus*.

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Los osteodermos son del tamaño de *Stenotatus patagonicus* y *Stenotatus planus*.

La figura central de los osteodermos móviles no es tan elevada y angosta como los de *S. patagonicus*, ni tan plana como los de *S. planus*. Tampoco presenta forámenes tan desarrollados como los de *S. hesternus*. Las figuras longitudinales laterales de los osteodermos móviles no están tan evidentemente divididas en dos figuras menores por surcos transversales como en *S. patagonicus* y *S. planus* (**Lám. 21, Figs. A-J**).

La figura central de los osteodermos del escudo pélvico alcanza el margen posterior del osteodermo sin formar la “T” invertida presente en *S. patagonicus*. Esta figura central está más desarrollada que en *S. planus* (**Lám. 21, Figs. K-S**).

### ***Stenotatus* sp.**

### **Materiales y procedencia geográfica y estratigráfica**

Prov. de Santa Cruz: Ea. Ana María (=Loma de las Ranas) (“Pinturense”, Fm. Pinturas): MPM-PV-PINT-007. Ea. El Carmen (“Pinturense”, Fm. Pinturas): MPM-PV-PINT-018 y MPM-PV-PINT-019. Portezuelo Sumich Sur (“Pinturense”, Fm. Pinturas): MPM-PV-PINT-028 y MPM-PV-PINT-030. Ea. Los Toldos (Santacrucense?, Fm. Pinturas): MPM-PV-PINT-004. Ea. La Bajada: MLP 84-III-8-36 y MLP 84-III-8-38. Karaiken (“Notohippidense”, Fm. Santa Cruz): MACN A 2125. Sin localidad (Santacrucense): MLP 69-IX-5-1, MLP 55-XII-13-125 y MLP 55-XII-13-310. “río Gallegos” (*in schedula*) (Fm. Santa Cruz): MACN A 871-878; 15 millas al Sur de Monte León (Fm. Santa Cruz): AMNH

9188; Monte León (Fm. Santa Cruz): MLP 67-X-31-1a, MLP 67-XI-6-1 y MLP 84-III-1-44.  
Monte Observación (Fm. Santa Cruz): MACN A 4872. 10 millas al Sur de Coy Inlet (Fm. Santa Cruz): YMP PU 15193; “río Chico, 15 miles below forks” (*in schedula*) (Fm. Santa Cruz): YMP PU 15085. La Porteña (Santacruzense?): MPM-PV-PORT-007 y MPM-PV-PORT-008.

Prov. de Neuquén: Cañadón del Tordillo (Colloncureense, Fm. Collón Curá): MLP 91-IV-1-80.

Prov. de Río Negro: Pilcaniyeu Viejo (Colloncureense, Fm. Collón Curá): MLP 73-VII-9-5.

Prov. del Chubut: Aguada Escondida (Mioceno): MLP 61-VII-10-32-38. Tranquera Blanca (Mioceno): LIEB PV-6027.

#### 3.2.2.2.2 *Proeutatus* Ameghino, 1891c: 327

##### **Sinonimia**

*Eutatus*: Ameghino, 1887: 25 (*partim, nec Eutatus* Gervais, 1867: 280).

*Proeutatus* Ameghino, 1891c: 327 [primera quincena de agosto (Ameghino, 1894: 429)].

*Thoracotherium* Mercerat, 1891: 42 [segunda quincena de agosto (Ameghino, 1894: 429)].

*Pampatherium*: Ameghino, 1891b: 253 [*partim, Pampatherium* (?) *pygmaeum* Ameghino, 1891b: 253; *nec Pampatherium* Ameghino, 1875)].

**Especie tipo.** *Eutatus oenophorum* Ameghino, 1887.

**Nota.** Ameghino (1891c) designa la especie tipo; especie tipo por designación original (ICZN, Art. 68.2).

**Especies incluidas.** La especie tipo, *P. lagena*, *P. deleo*, *P. carinatus* y *P. postponctum*.

**Nota.** *P. postpunctum* Ameghino, 1902b, no está incluida en el análisis por registrarse durante la Edad Colhuehuapense, no contemplada en el plan, aunque se incluye en las diagnósicos de las especies tratadas.

**Distribución geográfica y cronológica.** Colhuehuapense (Ameghino, 1902b) y Fauna “Pinturense”, Gran Barranca (Carlini, *et al.*, 2005a); Santacrucesense y “Friasense”, Patagonia (revisado en esta Tesis).

**Diagnósicos.** Cráneo de mayor tamaño que *Stenotatus* (Eutatini) pero de menor tamaño que *Eutatus* (Eutatini). La región parietal dorsal es convexa al igual que *Doellotatus* (Eutatini), pero plana en *Eutatus* (Eutatini). Molariformes subtriangulares-bilobados a diferencia de *Stenotatus* (Eutatini), *Doellotatus* y *Eutatus* en donde son elípticos-ovales; estos presentan el eje mayor oblicuo como en *Eutatus*, pero no longitudinal como en *Meteutatus* (Eutatini). En *Proeutatus* el último molariforme no encuentra oculto por la rama ascendente a diferencia de *Ringueletia* (Eutatini) y *Doellotatus* en donde se oculta total o parcialmente. Osteodermos móviles y fijos con un dibujo en forma lageniforme al igual que *Meteutatus*, dicho patrón se es diferente al de los demás géneros de *Eutatini*.

**Comentarios.** Dos de las cuatro especies de *Proeutatus* consideradas válidas por el autor presentan una situación sistemática compleja, cuya resolución excede el marco de esta Tesis Doctoral: 1) *Proeutatus oenophorum* fue reconocida a base de osteodermos de la coraza, actualmente de dudosa identificación en su repositorio (MLP), y sin caracteres claramente diagnósticos; luego se le asignó un espécimen (MACN A 4772-4795) representado por restos cráneo-mandibulares y osteodermos asociados; este último ejemplar es a partir de dicha asignación considerado el paradigma de la especie y no la serie tipo original; 2) *Proeutatus lagena* se reconoció a base de osteodermos de la coraza que, al igual que los de *P. oenophorum*, no pueden identificarse con certeza en el MLP y cuyos caracteres no permiten diferenciarlo de *P. oenophorum*; posteriormente se reconocieron diferencias craneanas entre ambas especies, pero el material craneano de *P. lagena* no pudo ubicarse en el MACN; con

este último material como referencia, se le asigno a *P. lagena* un segundo espécimen (YMP PU 15613), consistente en cráneo, mandíbula y tres osteodermos, que efectivamente presenta diferencias con aquél asignado a *P. oenophorum*, pero que está referido a *P. lagena* sin fundamento sistemático alguno, dado que los osteodermos no son diferenciables de aquellos a base de los cuales se diagnosticaron *P. oenophorum* y *P. lagena* respectivamente.

El autor de esta Tesis cree que la futura solución de estos problemas taxonómicos puede enfocarse formalmente, solicitando a la ICZN que por su poder plenario anule los probables sintipos de *P. oenophorum* y *P. lagena*, y designe como neotipos los restos cráneo-mandibulares con osteodermos asociados que se utilizan actualmente como paradigmas de dichas especies. Así, se podrían utilizar los nombres de acuerdo con la concepción hoy día más generalizada (recomendación del apéndice B y el Art. 75.5 y 75.6 de la ICZN). Otra opción es sinonimizar *P. lagena* con *P. oenophorum*, y crear una nueva especie con el material referido a *P. lagena*; sin embargo, este último es un nombre muy utilizado en la bibliografía y sería recomendable no innovar en este sentido para mantener la estabilidad nomenclatural. Por otro lado, según las recomendaciones de la ICZN (75B) este tipo de problemas no deben ser encarados de manera unilateral, sino que además de solicitar una resolución a la comisión, debe consultarse a los especialistas que investigan con las especies en cuestión.

Para la realización de las diagnósis de *P. oenophorum* y *P. lagena* se consideran los especímenes MACN A 4772-4795 (**Lám. 23**) y YPM PU 15613 (**Lám. 24**), que consisten en restos referidos con los cuales se reconocen las especies hoy día; de modo que se dejan de lado las probables series tipo originales.

**Láminas 22-23**

**Sinonimia**

*Eutatus oenophorum* Ameghino, 1887: 25; Lydekker, 1894: 64, lám. XLII, figs. 3-5, [no es el mismo material al que hace referencia Ameghino (1887)]; Frenguelli, 1930: 69; Mones, 1986: 227 [material tipo, MLP (-)].

*Eutatus bipunctatus* Ameghino, 1887: 25; Mones, 1986: 227 [material tipo, MLP (-)].

*Eutatus oenophorus*: Ameghino, 1889: 873, lám. LXVIII, figs. 5-20, 33 y 34 (según ICZN, Arts. 33.3 y 34.2, es una grafía posterior incorrecta de *Eutatus oenophorum*) [se refiere en parte al material descrito por Ameghino (1887) y en parte a nuevos materiales].

*Proeutatus oenophorum*: 1891d: 351; 1894: 174; Ameghino, 1895 (trabajo inédito hasta 1920: 701); 1898: 219.

*Thoracotherium priscum* Mercerat, 1891: 43; Mones, 1986: 230 (material tipo, MLP 16-1).

*Thoracotherium oenophorum* Mercerat, 1891: 42.

*Proëutatus oenophorum*: Ameghino, 1902: 223 (según ICZN, Art. 27, los nombres no llevan signos diacríticos).

*Proeutatus oenophorus*: Trouessart, 1898: 1143; Scott, 1903: 58, lám. XII, figs. 1-6, lám. XIV, figs. 5 y 6; Trouessart, 1905: 815; Scillato-Yané, 1980: 21 [holotipo MLP (-)]; Mones, 1986: 229 [material tipo, MLP (-)]; Carlini *et al.*, 2005b; Gaudin y Wible, 2006: 157. Ídem, ICZN, Arts. 33.3 y 34.2.

*Proeutatus oenoforus*: Bordas, 1941: 60 (según ICZN, Arts. 33.3 y 34.2, es una grafía posterior incorrecta de *Proeutatus oenophorum*).

**Sintipo.** MLP (? , ver nota y comentarios), número indeterminado de osteodermos fijos y móviles de la coraza.

**Localidad tipo.** “Barrancas del río Santa Cruz”, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacruzense.

**Nota.** En el MLP hay cuatro lotes de osteodermos móviles y fijos asociados a etiquetas de puño y letra de F. Ameghino asignándolos a *Eutatus oenophorum* (= *Proeutatus oenophorum*) que podrían ser la serie tipo o parte de ella: MLP 67-X-30-1 (**Lám. 22**), MLP (sin número), MLP 55-XII-13-127 y MLP 55-XII-13-133; el primero además con etiquetas asignándolo a *Eutatus lagena* (= *Proeutatus lagena*) y *Eutatus bipunctatus*. Todos los osteodermos ajustan la descripción original, pero ninguno de éstos se pudo identificar indudablemente con aquéllos descritos por Ameghino (1887), principalmente porque la descripción original no ofrece caracteres diagnósticos, sumado a que claramente se han confundido las etiquetas o se han utilizado para especímenes que no corresponden al tipo. Sumado a lo anterior, en cierto momento se reunieron todos los osteodermos de diferentes lotes procedentes del Santacruzense dado que se supusieron todos coespecíficos (Scillato-Yané, cuya temprana opinión contraria a esta “mezcla”, adhiriéndose a la de L. J. Parodi, no fue tomada en cuenta en su oportunidad, com. pers. a L.R.G, 2009), lo que explicaría la presencia de varias etiquetas de diferentes especies en un mismo lote.

**Sintipo del sinónimo junior *Eutatus bipunctatus*.** MLP (?), número indeterminado de osteodermos.

**Nota.** Un lote de osteodermos, MLP 67-VII-12-1b, con una etiqueta de puño y letra de F. Ameghino que indica “*Euphractus bipunctatus*”, también tiene etiqueta de “*Eutatus distans*” (= *Paraeutatus distans*); luego, el lote MLP 67-X-30-1, tiene etiquetas de “*Eutatus lagena*” y “*Eutatus oenophorum*”. Con la descripción original de Ameghino (1887) no se puede identificar con certeza dada la falta de caracteres diagnósticos y dado que varios osteodermos de ambos lotes coinciden con la descripción.

**Holotipo del sinónimo junior *Thoracotherium priscum*.** MLP 16-1, rama mandibular izquierda con cinco molariformes.

**Material referido.** CORD- PZ 1176-1/4, cráneo y porción de coraza; CORD-PZ 1453 (*non vide*), CORD PZ 1349 (*non vide*); CORD PZ 1350-1/2 (*non vide*); CORD PZ 1351 (*non vide*); FMNH 13197, cráneo; MACN A 633 (-), osteodermos de la coraza; MACN A 4772-4795, porción anterior de cráneo con los molariformes, mandíbulas y 20 osteodermos; MLP sin número, 114 osteodermos fijos y móviles de la coraza; MLP 16-1, porción de mandíbula; MLP 55-XII-13-127, 12 osteodermos; MLP 55-XII-13-133, nueve osteodermos; MLP 67-VII-12-1b, 65 osteodermos móviles y fijos y cuatro molariformes; MLP 67-X-30-1, 78 osteodermos móviles y fijos de la coraza; MLP 69-VIII-1-9, cráneo; YPM PU 15014, porción anterior de cráneo; YPM PU 15491, cráneo, seis osteodermos y elementos postcraneos.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** Sin localidad: MLP 69-VIII-1-9; “barrancas del río Santa Cruz”: MACN A 633 (-); Monte León: MLP 16-1, MLP 55-XII-13-127 y MLP 55-XII-13-133; Monte León (?): MLP 67-VII-12-1b y MLP 67-X-30-1; Corriguen Kaik: MACN A 4772-4795; Cabo Buen Tiempo: YPM PU 15014; Coy Inlet: YPM PU 15491; Ea. La Costa: CORD- PZ 1176-1/4; Monte Tigre: CORD PZ 1349 y CORD-PZ 1453; Cañadón Las Totoras: CORD PZ 1350-1/2 y CORD PZ 1351; Ea. La Angelina: FMNH 13197. Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Caracterización original** (Ameghino, 1887: 25). “*Talla comparable a la del Eutatus seguini. Placas de la coraza con la figura longitudinal convexa del centro mejor marcada. Placas de los anillos móviles con dos surcos longitudinales marginales en su parte anterior, que se acercan hacia adelante hasta formar una figura parecida a la de una botella. Placas móviles de 28 á 38 mm de largo, por 10 á 13 de ancho. Placas fijas de 22 á 28 mm de largo por 12 á 16 de ancho*”.

**Diagnosis.** Cráneo con la región nasal y maxilar de forma espatulada (tubular en *P. lagena*) y con la porción edéntula más larga que en *P. lagena*. Rama mandibular del tamaño de la de *P. lagena* y con la porción la horizontal más baja a nivel de los m1-3 que en *P. deleo*. Los m1-4 son más chicos que en *P. oenophorum* y *P. deleo*. Los osteodermos móviles no presentan la

figura central elevada a modo de cresta o carena, como sí ocurre en la de *P. carinatus*; pero al igual que en *P. lagena* y a diferencia de *P. deleo*, tanto los osteodermos móviles como los fijos presentan una figura lageniforme bien indicada. *P. oenophorum* no presenta los dos forámenes posteriores en la superficie de los osteodermos fijos presentes en *P. postpunctum*.

**Comentarios.** Ameghino (1887) caracteriza *Eutatus oenophorum* (= *Proeutatus oenophorum*) a base de osteodermos fijos y móviles de la coraza, pero sin brindar caracteres propiamente diagnósticos. Probablemente algunos de estos osteodermos estén incluidos en MLP 67-X-30-1 (**Lám. 22**). Más tarde (Ameghino, 1889), amplía la descripción de esta especie (siempre a base de osteodermos), e incluye en ella, como sinónimo, *Eutatus bipunctatus*, pero nuevamente, aunque ilustra especímenes, no brinda caracteres diagnósticos. Probablemente algunos de los osteodermos ilustrados sean el MACN A 892-897 y MACN A 633 (-).

Ameghino (1891c) crea el género *Proeutatus*, con *Eutatus oenophorum* como la especie tipo, y enuncia unos pocos caracteres craneanos, si bien este espécimen posee osteodermos asociados; éstos presentan un mal estado de preservación y no son diferenciables de aquellos de las especies anteriormente descritas consideradas válidas (*Eutatus oenophorum*, *Eutatus lagena* y *Eutatus distans*); los caracteres permiten reconocer el ejemplar descrito por Ameghino (1891b), MACN A 4772-4795 (**Lám. 23**), dado que es el único ejemplar con restos cráneo-mandibulares asignados a la especie en cuestión en la colección Ameghino (MACN).

Mercerat (1891) crea el género *Thoracotherium*, incluyendo en él a *Eutatus oenophorum* como una especie válida, pero no menciona números de colección de especímenes ni provee descripciones. Ameghino (1891d) desestima la propuesta de Mercerat (1891), remarcando que *Proeutatus oenophorum* es una especie válida por un lado y por otro incluyendo en ésta a *Thoracotherium priscum* Mercerat.

Ameghino (1894) ofrece un listado sinonímico de *Proeutatus oenophorum* y brinda una breve descripción del cráneo previamente mencionado.

Lydekker (1894) sólo reconoce *Eutatus oenophorum* como especie válida sin admitir los cambios propuestos por Ameghino (1891d) e incluyendo en su listado sinónimo, además, *Eutatus lagena* y *Eutatus distans*; Lydekker (1894: lám. XLII, figs. 3-5), además, ilustra tres especímenes identificados aquí, figura 3 (*Proeutatus oenophorum*, MLP 69-VIII-1-9, cráneo, menciona que estaba asociado a osteodermos, en la actualidad los osteodermos están extraviados), figura 4 (*Proeutatus* sp. MLP sin número, porción de escudo pélvico), figura 5 (*Proeutatus* sp., MLP 69-IX-8-11, postcráneo). Ameghino (1895, inédito hasta 1920), en respuesta a Lydekker (1894), reconoce nuevamente como especie válida *Proeutatus oenophorum*.

Scott (1903: lám. XII, figs. 1-6, XIV, figs. 5-6) ofrece un listado sinónimo de *Proeutatus oenophorum* de acuerdo a los cambios introducidos previamente por Ameghino (1891c; 1891d), y asimismo figura un nuevo espécimen, YPM PU 15491.

Es decir que, a base del espécimen MACN A 4772-4795, asignado por Ameghino (1891c) sin fundamentos a esta especie, Scott (1903) asigna y describe el ejemplar YPM PU 15491, Paula Couto (1979) ilustra la mandíbula del YPM PU 15491, Paterson *et al.* (1989) asignan dos especímenes más (FMNH P13197 y FMNH P13203) y describen la región auditiva, Vizcaíno y Fariña (1994) y Vizcaíno *et al.* (2006) utilizan el YPM PU 15491 y el FMNH 13197 para estudios paleobiológicos y ofrecen una descripción general del cráneo, y por último Gaudin y Wible (2006) realizan un análisis filogenético incluyendo FMNH P 3197, FMNH P13203, asignando un nuevo ejemplar (FMNH P13199), y ofreciendo un extenso listado de caracteres cráneo-mandibulares. Por su parte, Abrantes y Bergqvist (2006) incluyen *Proeutatus* en un análisis filogenético, detallando un listado de caracteres cráneo-mandibulares, pero sin especificar sobre qué ejemplares fueron relevados.

En síntesis, si bien se desconoce la serie tipo, existen dos lotes con osteodermos asignados a *Proeutatus oenophorum* a base de los cuales se podría haber descrito la especie. Más tarde, sin fundamento alguno, Ameghino (1891c) asigna a *P. oenophorum* una porción

de cráneo con dos ramas mandibulares y algunos osteodermos procedentes de Corrigen Kaik. Scott (1903) toma este ejemplar como referencia para asignar un nuevo espécimen procedente de Coy Inlet a esta especie y, como se menciona, de aquí en adelante se tomaron estos cráneos como paradigma de *P. oenophorum* para realizar nuevos estudios.

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** El aspecto general de los osteodermos fue remarcado primeramente por Ameghino (1887; 1889) y Lydekker (1894), fundamentalmente a base de elementos desarticulados. Los osteodermos móviles presentan dos surcos longitudinales marginales en su parte posterior, que se acercan anteriormente hasta formar una figura lageniforme; algunos osteodermos móviles presentan dos forámenes conspicuos que en ocasiones pierden el límite externo y se transforman en escotaduras ubicadas en la mitad del cuerpo del osteodermo (uno en cada margen); en este punto los dos surcos marginales se orientan internamente produciendo el cuello de la figura lageniforme. En el margen posterior los forámenes pilíferos son de tamaño mediano y bastante numerosos, pero dispuestos sobre una misma hilera (**Lám. 23, Figs. G-O**).

Los osteodermos del escudo pélvico son cortos y anchos, y presentan la misma figura lageniforme, pero no tan bien definida como en los osteodermos móviles. En la parte anterior, a los lados del “cuello” de la figura lageniforme, se ubican tres o cuatro figuras pequeñas; a menudo entre éstas, en el fondo de los surcos, hay algunos pequeños forámenes. En el margen posterior los forámenes pilíferos son pocos, pero de gran tamaño y dispuestos constantemente en una sola fila.

Los osteodermos móviles miden de 28 a 38 mm de largo y 10 a 13 mm de ancho, y los fijos de 20 a 28 mm de largo y 12 a 16 mm de ancho. Lydekker (1894) acertadamente menciona que los tipos de osteodermos con que se fundaron *Eutatus distans* (= *Paraeutatus distans*) y *Eutatus lagena* (= *Proeutatus lagena*) son similares a aquéllos de las regiones periféricas de la porción móvil de la coraza de *Eutatus oenophorum* (= *Proeutatus*

*oenophorum*). Ameghino (1895, inédito hasta 1920) menciona que esta afirmación de Lydekker acerca de los osteodermos no está fundamentada, pero tampoco él presenta argumentos en contra.

Luego, Scott (1903) brinda además una descripción detallada de la coraza, dado que revisa la colección del MLP y la colección privada de Ameghino. Los osteodermos móviles presentan un dibujo muy parecido a los de *P. robustus*; presentan surcos bien indicados, angostos y poco profundos, formando la figura lageniforme, con el cuello hacia delante y el cuerpo ocupando casi todo el ancho de la mitad posterior del osteodermo; a cada lado del "cuello" de la figura lageniforme hay una figura casi cuadrada y plana; hacia atrás, desde el "cuello" sale una cresta débilmente marcada terminando en un punto antes del margen posterior del osteodermo; en la región media anterior de la coraza la figura lageniforme no es clara y los forámenes pilíferos conspicuos (ya descritos en *P. robustus*) están presentes, pero en la región posterior de las bandas móviles este patrón ocurre a lo largo de todo el ancho de la coraza; a los lados, donde los osteodermos se vuelven curvos, la figura lageniforme está algo distorsionada y tiene un "cuello" elongado. En los osteodermos del escudo pélvico la figura lageniforme es menos clara, mientras que las pequeñas figuras a los lados del "cuello" se dividen en dos cada una y en algunos casos el "cuello" mismo está cortado por un surco transversal, delimitando cinco figuras anteriores pequeñas. El único ejemplar que nombra Scott es el YPM PU 15491, que tiene escasos osteodermos asociados.

**Cráneo y mandíbula.** Ameghino (1891c) menciona que la fórmula dentaria es 10/10 y que los molariformes anteriores están muy comprimidos lateralmente, así como que la rama mandibular es mucho más recta que en *Eutatus*. Si bien hace referencia al género, el único cráneo conocido por Ameghino a esa fecha es MACN A 4772-4795 (**Lám. 23, Figs. A-C**), asignado por él a *Proeutatus oenophorum*.

Luego Mercerat (1891) crea *Thoracotherium priscum* fundamentado en las dimensiones de los molariformes y en las dimensiones de la porción conservada de una mandíbula

izquierda (MLP 16-1), las cuales no difieren del espécimen de Ameghino (MACN A 4772-4795).

Ameghino (1894) menciona que la serie dentaria inferior es más larga que la superior, que no presenta diastemas, da las medidas del ejemplar MACN A 4772-4795 y agrega que la parte anterior del hocico (formado externamente por premaxilares y nasales) es ensanchada y deprimida, casi en forma de espátula (**Lám. 23, Figs. B y C**).

Lydekker (1894), en cuanto a la presencia de diastema en algunos cráneos, no le otorga valor específico. Ameghino (1895, inédito hasta 1920) responde esta hipótesis de Lydekker (1894), afirmando que el hecho de que en ciertas especies el primer molariforme superior esté separado del segundo por un diastema bastante largo es un carácter de valor específico. Luego agrega nuevos caracteres: fórmula dentaria, 9/10, sin diastema, los cinco últimos dientes de cada mandíbula tienen su diámetro mayor en dirección oblicuo a la serie dental, los últimos molares superiores presentan un surco perpendicular externo mientras que los inferiores lo presentan internamente, las series dentales son muy convergentes anteriormente, la parte anterior del hocico es ensanchada, deprimida casi en forma de espátula, y las aberturas de las narinas internas se abren inmediatamente detrás del último par de molariformes.

Scott (1903) describe detalladamente el cráneo de *Proeutatus oenophorum* en forma comparada con el de *Proeutatus robustus*.

El cráneo es algo menor que el de *P. robustus*, pero de forma similar. La región occipital tiene una prominencia para el vermis del *cerebellum*, pero no una cresta nugal; la fosa media dorsal es mucho más angosta y superficial que en *P. robustus*, mientras que la cresta sagital y el área sagital son menos prominentes; el rostro es largo y tubular, pero suavemente expandido y espatulado en el extremo, lo cual es un rasgo muy característico de esta especie.

Los nasales son largos, angostos y a su amplitud anterior se debe la forma espatulada de esta porción del rostro; los premaxilares son muy largos y algo amplios, pero bajos dorso-

ventralmente; el borde alveolar se continúa como una delicada cresta por una corta distancia en frente de los primeros molariformes; en esta región el proceso palatal es transversalmente cóncavo, pero en la mayor parte de su extensión no hay una clara separación entre las superficies palatal y lateral; el foramen incisivo es pequeño y con muy angostas hendiduras, separadas por una delgada espina; las narinas anteriores son amplias y bajas.

Los molariformes superiores de ambos lados forman en cada caso una serie casi continua y el espacio entre M1 y M2 es muy corto, difícilmente más largo que el que hay entre M2 y M3; el M1 es muy pequeño y está implantado completamente en el premaxilar; el M2 es considerablemente más grande que el M1 y el M3 aún mayor que este último, y débilmente estriado en el lado interno; el M4 es simétrico, con estrías verticales opuestas, mientras que el M5 al M8 son de sección transversal, periforme con el extremo menor curvado oblicuamente lingualmente; el M6 es el más grande de la serie superior y detrás de él disminuyen de tamaño hasta el M9 que es oval (**Lám. 23, Fig. C; Tabla 2**).

**Mandíbula.** Los cuatro primeros molariformes son pequeños y lateralmente comprimidos aunque aumentan sucesivamente en tamaño y grosor, mientras que el m5 es mucho más grande; los cinco molariformes posteriores tienen la superficie oclusal con la usual forma triangular con ángulos redondeados; la dentadura inferior apenas supera a la superior en longitud; la sínfisis mandibular es corta y la porción edéntula de cada rama, que tiene un borde dorsal angosto e inclinado, se estrecha rápidamente hacia delante, pasando a ser delgada y comprimida, terminando en un punto redondeado (**Lám. 23, Figs. D-F; Tabla 3**).

Scott (1903) ofrece medidas que surgen de combinar dos especímenes contenidos en la misma matriz de roca, ambos con el número YPM PU 15491; menciona además que revisó un material en la colección Ameghino, una tibia, fémur, fibula, región facial del cráneo y la mandíbula de un individuo algo menor que YMP PU 15491, con 47 mm de longitud de la serie dentaria superior y 51 mm la inferior.

*Proeutatus lagena* (Ameghino, 1887: 26) Ameghino, 1891d: 351

## Láminas 22 y 24

### Sinonimia

*Eutatus lagena* Ameghino, 1887: 26; 1889: 874, lám. LXVIII, figs. 21 a 30 [no es el material al que hace referencia Ameghino (1887)]; Mones, 1986: 227 [material tipo, MLP (-)].

*Thoracotherium vetum* Mercerat, 1891: 44; Mones, 1986: 230 [material tipo, MLP (-)].

*Thoracotherium lagenum* Mercerat, 1891: 44 (según ICZN, Art. 31.2.1 y 34.2.1, “*lagena*” es un sustantivo en aposición por lo tanto no necesita concordar en genero gramatical con el nombre genérico, por tanto de acuerdo al ICZN, Art. 33.3, “*lagenum*” es una grafía posterior incorrecta).

*Proeutatus lagena*: Ameghino, 1894: 430; 1895 (inédito hasta 1920: 703); 1898: 219; Trouessart, 1898: 1142; Scott, 1903: 64, lám. XIII, figs. 1-3, 7; lám. XIV, fig. 7; lám. XV, figs. 7 y 8; Trouessart, 1905: 815; Scillato-Yané, 1980: 21 [holotipo MLP (-)].

*Eutatus oenophorum*: Lydekker, 1894: 64 (*partim*).

*Proëutatus lagena*: Ameghino, 1899: 11 (según ICZN Art. 27, los nombres no llevan signos diacríticos).

**Sintipo.** MLP (? , ver nota y comentarios), número indeterminado de osteodermos.

**Localidad tipo.** “barrancas del río Santa Cruz”, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacruzense.

**Nota.** El lote MLP 67-X-30-1 (**Lám. 22**) y el MLP 55-XII-13-290, poseen etiquetas de puño y letra de Ameghino indicando su pertenencia a esta especie. Ambos entran dentro del rango de la descripción original, sin embargo, también tiene etiquetas asignándolos a “*Eutatus oenophorum*” y “*Eutatus bipunctatus*”. Sin embargo, ambos (o uno de ellos) podría contener osteodermos de la serie tipo original.

**Sintipo del sinónimo junior *Thoracotherium vetum*.** MLP (-), parte de la coraza y del esqueleto de un individuo y varias piezas del esqueleto de otro individuo.

**Nota.** El sintipo pudo identificarse en el MLP; Mercerat (1891) brinda medidas de molariformes superiores de un espécimen que coinciden con el ejemplar MLP 69-VIII-1-9, pero no tiene osteodermos asociados y no menciona si es parte de alguno de los restos por él mencionados.

**Material referido.** CORD PZ 1345 (*non vide*), CORD PZ 1346 (*non vide*); CORD PZ 1347-1/5 (*non vide*); MACN A 786-787, 13 osteodermos; MACN A 951-953, 13 osteodermos; MLP 55-XII-13-290, 20 osteodermos; MLP 67-X-30-1, 29 osteodermos; MLP 69-VIII-1-9, cráneo; YPM PU 15613, cráneo y tres osteodermos.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** “Barrancas del río Santa Cruz”: MACN A 786-787 y MACN A 951-953; Ea. La Costa: CORD PZ 1345, CORD PZ 1346 y CORD PZ 1347-1/5; Monte León: MLP 55-XII-13-290 y MLP 69-VIII-1-9; Monte León (?): MLP 67-X-30-1; Coy Inlet: YPM PU 15613. Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Caracterización original** (Ameghino, 1887: 26). “*Tamaño mucho más pequeño. Placas de la misma forma y con la misma escultura que las de la especie precedente [Eutatus oenophorum (=Proeutatus oenophorum)] pero mucho más chicas. Placas de los anillos de 20 á 22 mm de largo por 7 á 10 de ancho. Placas fijas de 13 á 15 mm de largo por 8 á 10 de ancho*”.

**Diagnosis.** Cráneo con la región nasal y maxilar de forma tubular (espatulada en *P. oenophorum*) y con la porción edéntula más corta que en *P. oenophorum*. Rama mandibular del tamaño de la de *P. oenophorum* y con la porción horizontal más baja a nivel de los m1-3 que en *P. deleo*. Los m1-4 son más grandes que en *P. oenophorum* y del tamaño de los de *P. deleo*. Los osteodermos móviles no presentan una figura central elevada a modo de cresta o carena como la de *P. carinatus*, pero al igual que en *P. oenophorum* y a diferencia de *P. deleo*, tanto los osteodermos móviles como fijos presentan una figura lageniforme bien

indicada. *P. lagena* no presenta los dos forámenes posteriores en la superficie de los osteodermos fijos presentes en *P. postpunctum*.

**Comentarios.** Ameghino (1887) describe *Eutatus lagena* (= *Proeutatus lagena*) a base de osteodermos fijos y móviles de la coraza; sin embargo, en esta descripción no hace referencia a números de colección y al no brindar caracteres claramente diagnósticos no se pueden identificar con certeza los restos en cuestión en el MLP; igualmente algunas de las medidas se coinciden con las brindadas para *Eutatus oenophorum* (= *Proeutatus oenophorum*). Ameghino (1889: lám. LXVIII, figs. 21-30) amplía la descripción (siempre de osteodermos) a base de nuevos materiales, ilustra algunos pero no menciona números de colección; algunos de los ilustrados por Ameghino se asemejan a los lotes MACN A 951-953 y MACN A 786-787, el primero ingresado como *Eutatus lagena* y el segundo como *Eutatus distans*.

Mercerat (1891) transfiere esta especie a *Thoracotherium lagenum* sin proveer descripción o fundamentación alguna. Ameghino (1891d), en respuesta a Mercerat, revalida *Eutatus lagena* pero dentro del género *Proeutatus*, como *Proeutatus lagena*, e incluye como sinónimo de esta última a *Thoracotherium lagenum*. Mercerat (1891) había creado esta última especie mencionando algunos especímenes no identificables del MLP y dando medidas molariformes superiores que concuerdan con el ejemplar MLP 69-VIII-1-9.

Ameghino (1894) ofrece un listado sinonímico actualizado y una breve descripción craneana.

Lydekker (1894) sinonimiza *Eutatus lagena* con *Eutatus oenophorum*; Ameghino (1895, inédito hasta 1920), en respuesta, revalida nuevamente *Proeutatus lagena* dando caracteres craneanos pero, sin ofrecer caracteres de osteodermos.

Scott (1903: lám. XIII, figs. 1-3; lám. XIV, fig. 7; lám. XV, fig. 7, 8) da un listado sinonímico actualizado de esta especie siguiendo las conclusiones de Ameghino (1894); asimismo, ilustra nuevos especímenes por él identificados como YMP PU 15613, YPM PU 15858, YPM PU 15869 (reasignado a *Proeutatus* sp.) y YMP PU 15553.

Resumiendo, de manera análoga a lo ocurrido con *P. oenophorum*, Ameghino (1894) caracteriza *P. lagena* por caracteres craneanos (en la colección Ameghino no se pudo ubicar ningún cráneo asignado a este taxón) pero la asignación de estos restos cráneo-mandibulares a dicha especie no tiene un adecuado fundamento, dado que el sintipo consiste en osteodermos aislados. Scott (1903) asigna y describe, basado en estos caracteres craneanos, un nuevo ejemplar: YPM PU 15613, el mismo que es reproducido por Hoffstetter (1958) y Paula Couto (1979), utilizado para estudios paleobiológicos por Vizcaíno y Fariña (1994) y Vizcaíno *et al.* (2006).

En síntesis, los restos cráneo-mandibulares que son el paradigma de *P. lagena*, están asignados a esta especie sin una adecuada fundamentación.

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Los osteodermos fueron descritos principalmente por Ameghino (1887; 1889) con la salvedad de que se refiere a diferentes especímenes en los respectivos trabajos. En general Ameghino (1887) indica que los osteodermos (tanto móviles como fijos) son de un tamaño mucho más pequeño que *Eutatus oenophorum* (= *Proeutatus oenophorum*) pero con el mismo dibujo. Luego Ameghino (1889: lám. LXVIII, figs. 21-30) ilustra nuevos especímenes y amplía la descripción, mencionando que los osteodermos presentan el mismo dibujo externo, siendo la figura lageniforme mejor definida, pero la escultura más suave, las figuras menos elevadas, los surcos y las depresiones menos profundos y toda la superficie de los osteodermos más lisa, no granulada sino simplemente puntuada; los forámenes pilíferos del margen posterior son pocos, no muy grandes y siempre dispuestos en una sola hilera; asimismo indica que el tamaño era por lo menos la mitad más pequeño que *Eutatus oenophorum*.

Dado que Ameghino (1891d) incluye en esta especie a *T. vetum* Mercerat, 1891, Mercerat menciona que los osteodermos de esta especie poseen los surcos que determinan la figura longitudinal mediana de los osteodermos de las bandas móviles más anchos y más

profundos que en *Thoracotherium lagenum* y la figura que delimitan es más marcada; al no poder identificar el material no se puede corroborar esto último.

Lydekker (1894) incluye esta especie en *Eutatus oenophorum*, dado que para él esos osteodermos corresponden a aquellos de los márgenes de la coraza de *E. oenophorum*.

Scott (1903) destaca acertadamente que esta especie, en su caracterización original, se distingue de *Eutatus oenophorum* por su menor tamaño; sin embargo, nuevos especímenes demuestran que esta diferencia es ilusoria; también destaca que, según el conocimiento que se tiene de los osteodermos, la coraza de *Proeutatus lagena* los tiene del tamaño y dibujo de aquéllos de *Proeutatus oenophorum* y no se ha descubierto ninguna diferencia constante y característica entre ellos (**Lám. 24, Figs. G-I**).

**Cráneo y mandíbula.** Dado que Ameghino (1891d) incluye a *Thoracotherium vetum* Mercerat, 1891 en *Proeutatus lagena* y como Mercerat describe brevemente un cráneo por él atribuido a *T. vetum*, esta es la primer descripción de un cráneo de *Proeutatus lagena*; esta descripción, consiste en las medidas longitudinal y transversal de cada uno de los molariformes M4-10 y el espacio ocupado por los últimos 8 molariformes.

Ameghino (1894; 1898) añade que esta especie no presenta la parte anterior del hocico ensanchada o espatulada; el primer molariforme superior está separado del segundo por un diastema bastante largo; luego menciona que tanto los nueve molariformes superiores como los diez inferiores ocupan 47 mm y que el largo total del cráneo es de 120 mm; no obstante, no hay ningún cráneo asignado a esta especie en la Colección Ameghino.

Ameghino (1895, inédito hasta 1920), en respuesta a la obra de Lydekker (1894), agrega nuevos caracteres a la descripción de Ameghino (1894); los cinco últimos molariformes tienen su eje mayor en dirección oblicua a la serie dentaria, los últimos molariformes tienen un surco perpendicular (labial los superiores y lingual los inferiores), las series dentarias son muy convergentes anteriormente y las narinas internas abren al nivel del borde posterior del último par de molariformes.

Scott (1903) destaca que Ameghino (1894) define esta especie con caracteres craneanos (ya mencionados) que son constantes y con valor específico, pero dado que se trata de cráneos aislados no está claro qué nombres deberían utilizarse; no obstante, Scott (1903) cree conveniente mantener la nomenclatura de Ameghino.

Scott (1903) ofrece una descripción detallada del cráneo y la mandíbula de *Proeutatus lagena*, de la cual se destacan aquellos que la diferencian de las demás especies del género.

La serie dentaria superior e inferior son casi de la misma longitud que en *P. oenophorum* y en algunos especímenes son iguales; el M1 está implantado en la sutura entre el maxilar y el premaxilar, no principalmente en este último, como ocurre en *P. oenophorum*; el M1 está separado del M2 por un espacio más largo que en *P. oenophorum*, mientras que el M2 y M3 están también más separados y son de menor tamaño; los restantes molariformes superiores son muy parecidos en las dos especies y las diferencias entre ellas difícilmente son mayores que las probables variaciones individuales observables (**Tabla 2**).

El cráneo (YPM PU 15613) se destaca por poseer el rostro elongado y tubular, que es ligeramente, no del todo, más amplio en el extremo anterior, siendo así bastante diferente en apariencia del hocico espatulado de *P. oenophorum*, mientras que toda la porción edéntula del rostro es más angosta y más elongada que en dicha especie. En el occipucio la prominencia del vermis del *cerebellum* está menos desarrollada, pero la cresta nugal es clara, y divide la fosa dorsal en dos depresiones (**Lám. 24, Figs. A-C**). Scott (1903) ofrece medidas cráneo-mandibulares de YPM PU 15613.

En la mandíbula la sínfisis es más larga, la rama horizontal se ahusa más gradualmente que en *P. oenophorum* y es algo más aguda en el extremo anterior, mientras que el borde dorsal edéntulo es más ancho, más aplanado y menos inclinado. La constricción entre la rama horizontal y la rama ascendente es más clara en esta especie, el ángulo es más prominente, la rama ascendente más angosta y la escotadura entre el cóndilo y el ángulo más amplia y profunda que en *P. robustus* (**Lám. 24, Figs. D-F; Tabla 3**).

**Lámina 25**

**Sinonimia**

*Eutatus deleo* Ameghino, 1891b: 254; Mones, 1986: 227 [material tipo, MACN (-)].

*Proeutatus deleo*: Ameghino, 1894: 174; Ameghino, 1898: 219; Trouessart, 1898: 1142;

Scott, 1903: 67; Trouessart, 1905: 815; Scillato-Yané, 1980: 21 (holotipo MACN).

*Proëutatus deleo*: Ameghino, 1902: 223 (según ICZN Art. 27, los nombres no llevan signos diacríticos).

**Sintipo.** MACN A 4800, rama mandibular derecha, MACN A 4801, tres osteodermos, y MACN A 4802, un molariforme (**Lám. 25**).

**Localidad tipo.** Monte Observación, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Nota.** Ameghino (1891b) no figura ni ilustra materiales y originalmente describe los tres osteodermos; posteriormente, Ameghino (1894) describe la rama mandibular.

**Material referido.** CORD PZ 1348 (*non vide*).

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** Ea. La Costa: CORD PZ 1348. Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Caracterización original** (Ameghino, 1891b: 254). “*Tamaño de E. oenophorum, del que se distingue por la ausencia de la escultura externa de la que apenas aparecen vestigios en la parte anterior de las placas, estando reemplazada por una granulación y puntuación regular sobre toda la superficie*”.

**Diagnosis.** Rama mandibular más robusta y con porción la porción horizontal de la rama mandibular más profunda a nivel de los m1-3 que en *P. oenophorum* y *P. lagena*.

Osteodermos móviles del tamaño de los de *P. oenophorum*, *P. lagena* y *P. carinatus*, pero con la figura lageniforme poco indicada, con la superficie granulada y sin ninguna figura central a

modo de cresta o carena. *P. deleo* no presenta los dos forámenes posteriores en la superficie de los osteodermos fijos presentes en *P. postpunctum*.

**Comentarios.** Ameghino (1891b) describe esta especie a base de osteodermos, por lo que es llamativo que Ameghino (1894) describa posteriormente la mandíbula; esta situación hace dudar acerca de la asociación de los especímenes. Scott (1903: lám. XII, figs. 10-12) da un listado sinónimo siguiendo a Ameghino (1891b, 1894) e ilustra dos osteodermos y la mandíbula (MANC A 4800 y MACN A 4801).

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Ameghino (1891b) destaca que *Proeutatus deleo* es del tamaño de *Proeutatus oenophorum*, de la cual se diferencia por estar el dibujo del osteodermo apenas indicado en la región anterior, así como por tener la superficie granulada y puntuada regularmente. Scott (1903) indica que la figura lageniforme está poco o nada indicada y que la mayoría de los osteodermos no tienen un patrón de dibujo definido, pero están groseramente punteados sobre toda la superficie expuesta (**Lám. 25, Figs. D-F**).

**Mandíbula.** Ameghino (1894) ofrece una breve descripción de una rama mandibular derecha, mencionando que es del tamaño de *Proeutatus oenophorum*, pero más robusta; se diferencia también por poseer ramas mandibulares con la porción anterior más alta que en las otras especies; los diez molariformes inferiores ocupan 54 mm de largo, la rama mandibular tiene 13 mm de altura debajo del m2 y 7 mm debajo del m8 (**Lám. 25, Figs. A-C; Tabla 3**). Scott (1903) destaca que la rama horizontal se adelgaza anteriormente menos que en cualquiera de las especies anteriores y la porción de la sínfisis, aunque muy delgada, es profunda verticalmente; menciona además que en tamaño esta especie supera ligeramente a *P. oenophorum* y *P. lagena*.

**Láminas 26-27**

**Sinonimia**

*Eutatus carinatus* Ameghino, 1891b: 254; Mones, 1986: 227 [material tipo, MACN 561 (?)]

*Proeutatus carinatus*: Ameghino, 1894: 175; 1898: 219; Trouessart, 1898: 1143; Scott, 1903: 67; Trouessart, 1905: 815; Scillato-Yané, 1980: 21 [holotipo MACN].

**Sintipo.** MACN A 561, un osteoderma móvil completo y dos fragmentos de otros (**Lám. 26**).

**Localidad tipo.** Sin localidad, Prov. de Santa Cruz, Santacruceño.

**Nota.** En la descripción original, Ameghino describe osteodermos móviles pero no ilustra ni menciona números de colección; sólo un osteoderma móvil del MACN A 561 coincide con la descripción; asimismo, este lote de osteodermos no tiene fecha de ingreso ni procedencia.

Cabe destacar, que C. M. Moyano (colector de dicho lote, MACN *in schedula*) para esa época había visitado varias localidades fosilíferas de Patagonia, aunque sin fines paleontológicos explícitos (Moyano, 1887).

**Material referido.** MACN A 8041-8042, porción de escudo pélvico y seis osteodermos.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** Monte Observación: MACN A 8041-8042, Fm. Santa Cruz, Santacruceño s.s.

**Caracterización original** (Ameghino, 1891b: 254). “*Tamaño de E. oenophorum, del que se distingue inmediatamente por la forma de la figura central longitudinal de la superficie externa de las placas móviles, que es muy angosta, como comprimida lateralmente, elevándose en forma de cresta longitudinal*”.

**Diagnosis.** Osteodermos móviles del tamaño de los de *P. oenophorum*, *P. lagena* y *P. deleo*, pero con una figura longitudinal estrecha a modo de cresta o carena en la superficie del osteoderma y con una figura lageniforme bien indicada. Osteodermos del escudo pélvico con una figura central en forma de ampolla bien indicada que se angosta hacia el margen

posterior, y limitada en su región anterior por dos grandes forámenes. *P. carinatus* no presenta los dos forámenes posteriores en la superficie de los osteodermos fijos presentes en *P. postpunctum*.

**Comentarios.** Otro lote, el MACN A 8041-8042, está ingresado en el MACN como *Eutatus carinatus*; ambos tienen osteodermos móviles con una cresta o carena central elevada coincidente con la descripción, tiene fecha de ingreso de la campaña 1892-93. Si recordamos que esta especie fue descrita en 1891 y si los datos de las fichas son correctos, este último quedaría descartado como sintipo; sin embargo, Scott (1903) dice que vio el tipo de esta especie en la entonces colección privada de Ameghino y que es una porción de coraza. La única disponible en la actual Colección Ameghino es MACN A 8041-8042 (**Lám. 27**). Es curioso que Ameghino en la descripción original no mencionara los osteodermos del escudo pélvico, tan particulares.

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Además de los caracteres dados por Ameghino (1891b) en la descripción original, Scott (1903: lám. VII, fig. 4) ilustra y describe el que, según él, es el ejemplar tipo (MACN A 8041-8042); menciona que los osteodermos indican un tamaño igual a *P. lagena*, pero con dibujo completamente distinto.

En los osteodermos móviles la figura lageniforme está presente, pero la cresta que se dirige hacia la región posterior desde el "cuello" es mucho más prominente (**Lám. 26, Fig. A; Lám. 27, Figs. A y B**).

En el escudo pélvico los osteodermos no tienen la figura lageniforme, pero hay dos grandes y profundos forámenes anteriores, cercanos entre sí y ubicados cerca de la línea media; por detrás de estos hay, una cresta central prominente, en forma de una larga y angosta punta de lanza, apuntando directamente hacia la región posterior. Anteriormente, hay una amplia figura triangular, cuya base ocupa todo el margen frontal y dos figuras cuadradas mucho menores, una a cada lado del par de forámenes (**Lám. 27, Figs. C-F**).

*Proeutatus* sp.

**Comentarios.** Los especímenes MACN A 1063 y MLP 69-IX-8-11 fueron utilizados para estudios paleobiológicos (Vizcaíno, *et al.* 2006).

**Materiales y procedencia geográfica y estratigráfica**

Prov. de Santa Cruz: Loma de las Ranas (=Ea. Ana María) (“Pinturense”, Fm. Pinturas): MPM-PV-PINT-010. Loma de la Lluvia (“Pinturense”, Fm. Pinturas): MPM-PV-PINT-013. Ea. El Carmen (“Pinturense”, Fm. Pinturas): MPM-PV-PINT-016 y MPM-PV-PINT-017. Portezuelo Sumich Sur (“Pinturense”, Fm. Pinturas): LMPM-PV-PINT-027. Ea. La Bajada: MLP 84-III-8-29, MLP 84-III-8-30, MLP 84-III-8-35 y MLP 84-III-8-90/91, MLP 84-III-2-15, MLP 84-III-2-33 y MLP 84-III-2-34. Laguna Olín (Ea. La Irenita): MLP Lo 313. Ea. Los Toldos (Santacrucense?, Fm. Pinturas): MPM-PV-PINT-003 y MLP 84-III-7-1. Gobernador Gregores (Santacrucense?, Fm. Pinturas): MLP 81-XI-20-44 y MLP 81-XI-20-60. Cerro Centinela (“Notohippidense”?, Fm. Santa Cruz): MLP 68-I-17-148-171, MLP 68-I-17-181, MLP 68-I-17-179-188 y MLP 84-III-6-18. Ea. Quién Sabe: MLP 52-XI-3-10. Sin localidad (Santacrucense): AMNH 9546, AMNH 9547, MACN A 552 (-), MACN A 633 (-), MACN A 786-787, MACN A 892-897, MACN A 1063, MACN A 2127, MACN A 2128, MACN A 2129, MACN A 2130, MACN A 2141, MACN Pv 5842, MCZ 8434, MLP Sin número 3, MLP 16-170, MLP 52-X-1-39, MLP 55-XII-13-137, MLP 69-VIII-22-8, MLP 69-IX-5-18, MLP 69-IX-5-23, MLP 69-IX-5-24; MLP 69-VIII-22-8 y MLP 69-IX-8-11. Monte León (Fm. Santa Cruz): MLP 55-XII-13-126, MLP 55-XII-13-296, MLP 55-XII-13-297, MLP 67-VIII-12-1, MLP 67-VIII-12-1b, MLP 67-X-22-1, MLP 67-X-25-1, MLP 67-X-31-1, MLP 67-XI-4-1, MLP 67-XI-6-2, MLP 69-VIII-8-1, MLP 69-XII-26-15, MLP 84-III-1-10/14 y MLP 84-III-1-44. Corriguen Kaik (Fm. Santa Cruz): MACN A 4764-4766 y MACN A 7977-8040; Monte Observación (Fm. Santa Cruz): MACN A 4767, MACN A 4799, MACN A 4770-4771, MACN A 4796, MACN A 4797, MACN A 7906-7907 y MACN A 7960-7961; Shehuen (Fm. Santa Cruz): MACN A 4768-4769, MACN A 4798, MACN A 4803, y MACN

A 8049; Killik Aike Norte (Fm. Santa Cruz): YMP PU 15433, YMP PU 15548, YMP PU 15553, YMP PU 15883, YMP PU 15941 y YMP PU 15601. Coy Inlet (Fm. Santa Cruz): YMP PU 15819 y YPM PU 15958. Puesto Ea. La Costa (Fm. Santa Cruz): CORD PZ 1202-1/17. Cabo Buen Tiempo (Fm. Santa Cruz):: YPM PU 15389. Rincón del Buque (Fm. Santa Cruz): MACN Pv 12202. Yegua Quemada (Fm. Santa Cruz): MACN A 7881-7894, MACN A 7895 y MACN A 7962-7971, AMNH 96273, MACN Pv 14513, MACN Pv 14514, MACN Pv 14516, MACN Pv 14517, MACN Pv 14520, MACN Pv 14521 y MACN Pv 14522; Karaiken (Fm. Santa Cruz): MACN Pv 18231 y MACN PV 18236. Lago Pueyrredón (Santacruzense?): MPM-PV-PUEY-001. La Porteña (Santacruzense?): MPM-PV-PORT-009 y MPM-PV-PORT-010. La Olguita (Santacruzense?): MPM-PV-MAN-19, MPM-PV-MAN-20, MPM-PV-MAN-21, MPM-PV-MAN-22, MPM-PV-MAN-23, MPM-PV-MAN-24 y MPM-PV-MAN-25.

República de Chile: Alto Río Cisnes (ex río Frías) (Friasense s.s., Fm. Río Frías): MLP 16-171, MLP 16-172 y MLP 16-174.

Prov. del Chubut: Río Senguer: MLP 16-4, MLP 16-5, MLP 16-6b y MLP 16-8. Cañadón Comayo: MACN Pv 12545.

Prov. de Neuquén: Río Collón Curá (Colloncureense, Fm. Collón Curá): MLP 16-179, MLP 16-182, MLP 16-184, MLP16-184a, MLP 16-185, MLP 16-189, MLP 69-XII-19-12 y MLP 69-XII-19-13. Paso Flores (Colloncureense, Fm. Collón Curá): MLP 38-X-3-6. Cañadón del Tordillo (Colloncureense, Fm. Collón Curá): MLP 91-IV-1-61, MLP 91-IV-1-99 y MLP 91-IV-1-135.

Prov. de Río Negro: Pilcaniyeu Viejo (Colloncureense, Fm. Collón Curá): MACN Pv 12772, MLP 73-VII-9-3, MLP 73-VII-9-4, MLP 74-II-1-28 y MLP 83-VII-9-2.

### 3.2.2.2.3 *Paraeutatus* Scott, 1903: 68

#### **Sinonimia**

*Pareutatus* Scott, 1903: 68 (este es un género cercano a *Proeutatus*, sin embargo el término “*par*” no es correcto como prefijo, debería ser “*para*”, dado que en ambos géneros se refiere a su cercanía a *Eutatus*, por lo tanto, según el ICZN, Art. 32.5, es una grafía original incorrecta y debe corregirse).

*Propareutatus* Trouessart, 1905: 815 (según ICZN Art 33.3, es una grafía posterior incorrecta de *Paraeutatus* Scott, 1903 y debe corregirse).

*Proeutatus*: Ameghino, 1894: 430; 1895 (inédito hasta 1920: 705) (*partim*).

*Paraeutatus*: Scillato-Yané, 1980: 22 [corrige la grafía original incorrecta de Scott (1903), de acuerdo al Art. 32.5 del ICZN)].

**Especie tipo.** *Paraeutatus distans* Scott, 1903

**Especies incluidas.** Sólo la especie tipo.

**Diagnosis.** Del tamaño de *Stenotatus* (Eutatini), menor que *Proeutatus* (Eutatini), mucho menor que *Eutatus* (Eutatini). El paladar es mucho más corto y ancho que *Proeutatus* y *Stenotatus*. Presencia de un gran diastema entre M1 y M2 mayor que en los demás Eutatini (e. g., *Eutatus*, *Proeutatus*, *Stenotatus*). Molariformes superiores implantados con su eje mayor longitudinal al igual que *Stenotatus* y a diferencia de *Proeutatus* en donde los últimos (M5-M10) se ubican oblicuamente. Los molariformes no son bilobulados como los de *Proeutatus* sino elípticos. Presencia de 8 molariformes superiores, mientras que hay 10 en *Proeutatus* y 9 en *Stenotatus*.

**Comentarios.** Ameghino (1894) ofrece una caracterización de un cráneo (MACN A 7972-7974) y lo asigna erróneamente a *Proeutatus distans*. Más tarde, Ameghino (1895, inédito hasta 1920) agrega nuevos caracteres cráneo-mandibulares y sugiere que es probable que corresponda a un género diferente de *Proeutatus*. Por último, Scott (1903), confiando en la

asignación del material realizada por Ameghino (1894; 1895 inédito hasta 1920) crea el género *Paraeutatus*, para la especie *Proeutatus distans* (Ameghino, 1887). Sin embargo, este cráneo está erróneamente asignado a *Proeutatus distans* y corresponde efectivamente a un nuevo género y especie diferente de *Proeutatus distans*; según la ICZN (Art. 11.10) es un empleo deliberado de una identificación errónea, y Scott (1903) (sin intención) crea un nuevo género y especie: *Paraeutatus distans* Scott, 1903. Y dado que es una especie diferente, *Proeutatus distans* (Ameghino, 1887) también es un taxón válido.

***Paraeutatus distans*** Scott, 1903: 68

### Lámina 28

#### **Sinonimia**

*Proeutatus distans*: Ameghino, 1894: 430 (*partim*); Ameghino, 1895 (inédito hasta 1920: 705, *partim*); Ameghino, 1898: 219 (*partim*); Trouessart, 1898: 1143 (*partim*).

*Pareutatus distans* Scott, 1903: 68; Mones, 1986: 228.

*Paraeutatus distans*: Scillato-Yané, 1980: 22 [holotipo MLP (-)]; Mones, 1986: 228

[menciona que *Paraeutatus* es un *lapsus* por *Pareutatus*; material tipo MLP (-)]; McKenna y Bell, 1997: 84. *Partim*.

*Propareutatus distans* Trouessart, 1905: 815 (*partim*); Mones, 1986: 229 (*partim*).

**Sintipo.** MACN A 7972-7974, porción de cráneo en una matriz de roca, en el cual se observa solamente el paladar casi completo con los M7 y M8, porción de rama mandibular izquierda, dos molariformes y cuatro osteodermos móviles (**Lám. 28**).

**Localidad tipo.** Cueva, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacruceño.

**Nota.** La descripción del cráneo y de los osteodermos es difícil dado que aún está cubierto en parte por la matriz de roca y se aguardará su limpieza para una diagnosis formal dado que solo se observan los molariformes y el paladar.

**Caracterización original del cráneo** (Ameghino, 1894: 430). “*Es la especie más pequeña del género [Proeutatus]. El primer diente superior está separado del segundo por un ancho diastema. Sólo existen 8 molares superiores, todos ellos implantados con su eje mayor en dirección longitudinal; en las demás especies [de Proeutatus], los cuatro o cinco dientes posteriores de cada lado están implantados oblicuamente. Los 8 molares superiores ocupan un espacio de 34 milímetros*”.

**Diagnosis.** Igual que la del género por monotipia.

### **Descripción anatómica**

**Cráneo.** Como se menciona más abajo Ameghino (1894) describe brevemente el cráneo (MACN A 7972-7974) y posteriormente (Ameghino, 1895, inédito hasta 1920; 1898), agrega que todos los molariformes tienen su eje mayor en la misma dirección que la serie dentaria, son de contorno elíptico regular, a diferencia de *Proeutatus*, no presentan surcos labiales o linguales, las series dentarias son poco convergentes anteriormente (casi paralelas) y que probablemente tenía nueve molariformes inferiores (**Lám. 28, Fig. A**).

Scott (1903) describe el cráneo (MACN A 7972-7974), indicando que, de los molariformes, el M1 está separado del M2 por un espacio suavemente mayor que entre los siguientes molariformes, los cuales son relativamente pequeños y de sección transversal oval, no lobulados, de acuerdo a lo que puede observarse del M7 y M8 (son los únicos molariformes en posición) y de los alvéolos de los demás; en tamaño esta especie es considerablemente menor que cualquiera de las especies de *Proeutatus*; menciona que el premaxilar y correspondientes dientes están ausentes, dando una fórmula dentaria de 8/9; las dos hileras de molariformes superiores son casi paralelas (**Lám. 28, Fig. A; Tabla 3**).

El paladar (y el rostro) es mucho más corto y ancho que el de cualquier especie de *Proeutatus*.

**Mandíbula.** Ameghino (1895, inédito hasta 1920; 1898) y Scott (1903) agregan que todos los molariformes tienen su eje mayor en la misma dirección que la serie dentaria, son de contorno elíptico regular y que probablemente tenía nueve molariformes inferiores.

La mandíbula que es parte del sintipo de *Paraeutatus distans* solamente conserva una pequeña fracción y no se pueden observar más caracteres (**Lám. 28, Fig. D**).

**Coraza dorsal.** Los cuatro osteodermos incluidos en el MACN 4972-5974 a base de los cuales Ameghino (1894) identifica este cráneo erróneamente con *Proeutatus distans* (**Lám. 28, Figs. E-H**), si no estuvieran asociados al cráneo (como lo afirma F. Ameghino *in schedula*) serían asignables a *Proeutatus* sp., lo cual genera incertidumbre acerca de la asociación de osteodermos con un cráneo de un género completamente diferente.

A pesar de que Scott (1903) describe estos osteodermos, no expone diferencias con los de las especies de *Proeutatus*. En estos, se observa una figura lageniforme y grandes forámenes en el margen posterior; dada esta circunstancia es muy probable que no estén asociados al cráneo tipo de *Paraeutatus distans*.

#### 3.2.2.2.4 Eutatini gen. et sp. indet.

**Comentarios.** Estos especímenes o están mal conservados o son insuficientes para justificar una asignación más precisa, sin embargo constituyen por sí mismos, nuevos registros para estas localidades “Friasenses” (Ver Bioestratigrafía).

#### **Materiales y procedencia geográfica y estratigráfica**

Prov. del Chubut: Río Senguer: MLP 16-6 y MLP 16-7a. Laguna Blanca (=Lago Blanco) (Mayoense, Fm. Río Mayo): MLP 69-XII-19-2. Río Huemules (Mayoense, Fm. Río Mayo): MLP 69-XII-19-7.

Prov. de Neuquén: Río Collón Curá (Colloncureense, Fm. Collón Curá): MLP 16-185a, MLP 16-186a, MLP 16-188a y MLP 69-XII-19-11.

### 3.2.2.3 Tribu Euphractini Winge, 1923

#### 3.2.2.3.1 *Prozaedyus* Ameghino, 1891c: 327

##### **Sinonimia**

*Euphractus*: Ameghino, 1887: 26 (*partim, nec Euphractus* Wagler, 1830: 36).

*Zaedyus* Ameghino, 1889: 867.

*Prozaedius*: Ameghino, 1894: 429; Engelmann, 1985: 56. Según ICZN, Art. 33.3, es una grafía posterior incorrecta de *Prozaedyus*).

*Dasyus*: Lydekker, 1894: 55 (*partim, nec* Linné, 1758: 50).

*Prozaëdius*: Scott, 1903: 69 (según ICZN, Art. 33.3 y Art. 32.5.2, los nombres no llevan signos diacríticos y además es una grafía posterior incorrecta de *Prozaedyus*).

**Especie tipo.** *Prozaedyus proximus* (Ameghino, 1887) (sp. originalmente en *Euphractus*).

**Nota.** Lydekker (1894) designa la especie tipo posteriormente a su descripción (según ICZN, Art. 69.1, especie tipo por designación posterior).

**Especies incluidas.** La especie tipo, *P. exilis* (Ameghino, 1887), *P. impressus* Ameghino, 1897, *P. planus* Ameghino, 1897, *P. humilis* Ameghino, 1902b, *P. tenuissimus* Ameghino, 1897 y *Prozaedyus* sp. nov.

**Nota.** *P. impressus* (= *P. planus sensu* Loomis, 1914), *P. humilis* y *P. tenuissimus* no se analizan en detalle dado que se registran en edades no contempladas en el Plan de Tesis, aunque se incluyen en las diagnósicas de las especies tratadas.

**Distribución geográfica y cronológica.** Deseadense, Patagonia (Ameghino, 1897); Colhuehuapense, Patagonia (Ameghino, 1902b); Santacrucense y “Friasense” (revisados en esta Tesis); Fm. Chinchas, Santacrucense, San Juan (López, *et al.*, 2009).

**Distribución geográfica y cronológica fuera de Argentina:** Formación Choquecota, Mioceno temprano- Mioceno medio, Bolivia (Hoffstetter *et al.*, 1972); Laventense, Quebrada

Honda, Bolivia (Scillato-Yané y Carlini, 1999; Croft *et al.*, 2009); Mioceno temprano-Mioceno medio, Cerdas, Bolivia (Croft, *et al.*, 2009).

**Diagnosis** (Croft *et al.*, 2009: 181): “*As for other euphractins, characterized by: osteoderms with relatively narrow and straight-sided primary figure; relatively small piliferous foramina; and foramina often present along sides of the osteoderm in addition to posterior edge. Distinguished from other euphractins primarily by small size (typically  $\leq 15-20$  mm  $\times$  5-6 mm for moveable band osteoderms and 8-10 mm  $\times$  5-6 mm for buckler osteoderms; Scott 1903; Tauber 1994). Lateral figures divided into variable number of smaller figures (usually four to five)*”.

**Comentarios.** Todas las especies de *Prozaedyus* se han descrito a base de osteodermos desarticulados de la coraza. En particular, las dos especies estudiadas en este Plan de Tesis (*P. proximus* y *P. exilis*) se caracterizaron originalmente por presentar *P. proximus* osteodermos de mayor tamaño que *P. exilis*. Como se describirá a continuación, los especímenes tipo de ambas especies se han mezclado y su identificación es dudosa; máxime cuando hallazgos posteriores de corazas más completas demostraron que esta diferencia de tamaño no es constante ni diagnóstica en este caso.

Las dos especies de *Prozaedyus* analizadas, presentan una situación sistemática compleja, análoga a la de las especies de *Proeutatus*, cuya resolución excede el marco de esta Tesis Doctoral: 1) *Prozaedyus proximus* fue reconocida a base de osteodermos de la coraza, actualmente de dudosa identificación en su repositorio (MLP); luego se le asignó sin una adecuada fundamentación tres especímenes con restos cráneo-mandibulares: MACN A 4805, MACN A 7830 y YPM PU 15567; el último asociado a osteodermos; 2) *Prozaedyus exilis* se reconoció a base de osteodermos de la coraza, que al igual que los de *P. proximus* no pueden identificarse con certeza en el MLP y cuyos caracteres no permiten diferenciarlo de *P. proximus*; posteriormente por comparación con los restos craneanos erróneamente asignados a *Prozaedyus proximus*, se asignaron a *Prozaedyus exilis* dos nuevos especímenes (MACN A

7835-7880 y YPM PU 15579), consistentes en restos cráneo-mandibulares con osteodermos asociados, que efectivamente presenta diferencias con aquéllos erróneamente asignados a *P. proximus*.

El autor de esta Tesis cree que la futura resolución de estos problemas sistemáticos puede enfocarse formalmente, solicitando a la ICZN que por su poder plenario anule los probables sintipos de *P. proximus* y *P. exilis*, y designe como neotipos los restos cráneo-mandibulares con osteodermos asociados, que se utilizan actualmente como paradigmas de dichas especies, YPM PU 15567 (**Lám. 30**) para *P. proximus* y MACN A 7835-7880 (**Lám. 31**) para *Prozaedyus exilis*. Se procede de esta manera de acuerdo a la recomendación del apéndice B y el Art. 75.5 y 75.6 de la ICZN (ver materiales y métodos).

En síntesis, se mantiene en el material referido de ambas especies aquellos lotes de osteodermos que probablemente sean parte de las series tipo originales, y aquellos nuevos especímenes que tienen posibilidades de ser designados como neotipos en caso de tomarse alguna decisión nomenclatural formal; a base de estos últimos se realizaron las diagnós de ambas especies.

***Prozaedyus proximus*** (Ameghino, 1887: 26) Ameghino, 1891c: 327

### **Láminas 29-30**

#### **Sinonimia**

*Euphractus proximus* Ameghino, 1887: 26; Mones, 1986: 227.

*Zaedyus proximus*: Ameghino, 1889: 867; Mones, 1986: 230.

*Prozaedyus proximus*: Scillato-Yané, 1980: 24 [holotipo MLP (-)]; Mones, 1986: 229.

*Prozaedius proximus*: Ameghino, 1894: 429 (según ICZN, Art. 33.3, grafía posterior incorrecta de *Prozaedyus*); Ameghino, 1895 (inédito hasta 1920: 691); Ameghino, 1898: 219; Trouessart, 1898: 1142; 1905: 818.

*Dasyopus proximus* Lydekker, 1894: 61.

*Prozaedyus proximus*: Ameghino, 1899: 11 (según ICZN, Art. 32.5.2, los nombres no llevan signos diacríticos).

*Prozaedius proximus*: Scott, 1903: 78 (idem ICZN, Art. 32.5.2 y 33.3).

*Zaedius proximus*: Frenguelli, 1930: 69 (idem ICZN, Art. 32.5.2 y 33.3).

**Sintipo.** MLP (? , ver nota y comentarios), número indeterminado de osteodermos.

**Localidad tipo.** “Barrancas del río Santa Cruz”, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacruzense.

**Nota.** El lote MLP 67-VIII-12-1 (**Lám. 29**) coinciden con la descripción original de Ameghino (1887) y están acompañados por una etiqueta de puño y letra de F. Ameghino asignándolos a *Euphractus proximus* (= *Prozaedyus proximus*); sin embargo, también tienen otra etiqueta asignándolos a *Euphractus exilis* (= *Prozaedyus exilis*). Cuatro lotes más de osteodermos concuerdan con la descripción original y tienen la etiqueta de F. Ameghino asignándolos *Euphractus proximus*, MLP 55-XII-13-136, MLP 55-XII-13-291 y MLP 55-XII-13-292. Existe la posibilidad de que se hayan mezclado osteodermos y etiquetas, razón por la cual cualquiera de estos lotes podría contener elementos de la serie tipo original.

**Material referido.** MACN A 788, 40 osteodermos y dos porciones de coraza; MLP 55-XII-13-136, siete osteodermos; MLP 55-XII-13-291, 16 osteodermos; MLP 55-XII-13-292, ocho osteodermos y una falange; MLP 67-VIII-12-1, más de 300 osteodermos, una falange y un metatarsiano; YPM PU 15567, cráneo, osteodermos desarticulados y elementos posteranceanos.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** “Barrancas del río Santa Cruz”: MACN A 788; Monte León: MLP 55-XII-13-136, MLP 55-XII-13-291 y MLP 55-XII-13-292; Monte León (?): MLP 67-VIII-12-1; Coy Inlet: YPM PU 15567. Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacruzense.

**Caracterización original** (Ameghino, 1887: 26). “*Talla intermedia entre Euphractus villosus y Euphractus minutus. Dibujo y forma de las placas parecido a Euphractus minutus. Placas de los anillos de 16 mm de largo por 5 de ancho. Placas de las secciones fijas, de 5 á 7 mm de largo por 4 á 5 de ancho*”.

**Diagnosis.** Cráneo con la región edéntula del maxilar más larga, los primeros cuatro molariformes de menor tamaño y las series dentarias convergen anteriormente menos que en *P. proximus*. Rama horizontal de la mandíbula más alta que en *P. proximus* y menos evertida anteriormente. Osteodermos de las bandas móviles con las figuras laterales longitudinales divididas en más de dos figuras (dos en *P. humilis*) por surcos transversales menos profundos que en *P. exilis* (prácticamente no indicados en *P. impressus*). Los surcos longitudinales que delimitan la figura central son paralelos entre sí (convergentes anteriormente en *P. tenuissimus*) y presentan pequeños forámenes en el fondo (grandes en *P. tenuissimus* y *P. impressus*). Osteodermos del escudo pélvico con dos forámenes en el margen posterior (uno en *P. humilis* y ausentes o rudimentarios en *P. impressus*).

**Comentarios.** Luego de la descripción original (Ameghino, 1887), Ameghino (1889) incluye *Euphractus proximus* (= *Prozaedyus proximus*) en el género *Zaedyus*, *Zaedyus proximus* (= *Prozaedyus proximus*) y amplía la descripción, principalmente a base de nuevos osteodermos, algunos de los cuales ilustra (Ameghino, 1889: lám. LXVIII, figs. 45 a 47). Aunque Ameghino (1889) no indica números de colección, se puede identificar el ejemplar ilustrado en la figura 46 (MACN A 788, pequeña porción de escudo pélvico); las otras dos figuras, consisten en ocho osteodermos móviles articulados (fig. 45) y cuatro osteodermos del escudo pélvico articulados (fig. 47); en el lote MACN A 788 hay varios osteodermos móviles y fijos que concuerdan con la ilustración (de poca resolución), pero están desarticulados.

Ameghino (1891c) incluye *Zaedyus proximus* en el género *Prozaedyus*, sin dar detalles acerca de la especie.

Ameghino (1894) ofrece un listado sinonímico de la especie y menciona brevemente un cráneo. Hay dos cráneos asignados a esta especie en la Colección Ameghino, MACN A 4805 y MACN A 7830. El primero en muy mal estado de conservación, con mucho sedimento y una porción de osteodermo de dudosa asociación, estas condiciones no permiten otra asignación más que *Prozaedyus* sp.; y el segundo, también mal conservado y sin osteoderms asociados, es asignable igualmente a *Prozaedyus* sp.

Lydekker (1894: lám. XXXIII, fig. 9; lám. XLIII, fig. 2) incluye esta especie en el género *Dasytus*, ofrece un listado sinonímico e ilustra y describe brevemente varios especímenes. Aunque Lydekker (1894) no asignó números de colección, se identifican los especímenes MLP 69-IX-8-7 (fig. 9) y MLP 69-IV-5-12 (fig. 2). Ameghino (1895, inédito hasta 1920), en respuesta a la obra de Lydekker (1894), incluye nuevamente esta especie en el género *Prozaedyus*, asignándole sólo el ejemplar MLP 69-IX-8-7 de Lydekker (1894). Sin embargo, ninguno de estos ejemplares presenta caracteres que permitan asignarlo a alguna de las dos especies, y se asigna a *Prozaedyus* sp.

Scott (1903: lám. V; lám VI, figs. 15-18) realiza un listado sinonímico de *Prozaedyus proximus*, figura nuevos especímenes, identificados con los números YMP PU 15237 y YPM PU 15567, y además describe detalladamente la especie, aunque el primero de ellos debe asignarse a *Prozaedyus* sp.

Por último, Hoffstetter (1958) reproduce la ilustración de esta especie de Scott (1903) y ofrece una caracterización genérica.

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Luego de la breve diagnosis de Ameghino (1887), Ameghino (1889) indica que los osteoderms móviles miden entre 12 a 17 mm de largo y 5 a 6 mm de ancho, y los del escudo pélvico entre 5 y 7 mm de largo y 5 a 6 mm de ancho; el dibujo de la superficie expuesta de los osteodermo móviles consiste en una figura central longitudinal angosta; los osteoderms del escudo pélvico muestran esa misma figura central rodeada por figuritas

periféricas pequeñas y casi circulares, separadas por surcos muy profundos (**Lám. 29; Lám. 30, Figs. G-T**).

Lydekker (1894) menciona que esta especie se distingue de *Stenotatus patagonicus* por presentar las figuritas laterales de los osteodermos móviles claramente indicadas (MLP 69-IX-8-7); en el escudo pélvico hay tres figuras laterales, de las cuales las dos anteriores no se fusionan en la línea media (MLP 69-IX-8-7 y MLP 69-IV-5-12). Ameghino (1895, inédito hasta 1920) discute algunos de los caracteres tratados por Lydekker (1894); en primer lugar, menciona que la presencia de dos figuras anteriores fusionadas en los osteodermos pélvicos no tiene valor sistemático, ya que tanto en *Prozaedyus proximus* como en *Stenotatus patagonicus* el par de figuras periféricas se une sobre la línea media en un cierto número de osteodermos de las primeras bandas del escudo pélvico y permanece, por el contrario, separado en las hileras posteriores. De cualquier manera, ambos especímenes son asignados a *Prozaedyus* sp.

Scott (1903) describe la coraza del espécimen YMP PU 15237, destacando que no tiene certeza acerca de la asignación específica (este espécimen no conserva el cráneo ni la mandíbula); destaca que representa un animal algo mayor que *P. exilis* y los dibujos de los osteodermos apenas difieren, en el caso de aquellos de las bandas móviles, por tener una cresta media longitudinal algo más ancha; de todas maneras, estas diferencias no son observables y debe reasignarse el espécimen a *Prozaedyus* sp.

**Cráneo y mandíbula.** Ameghino (1894) menciona que el cráneo de esta especie tiene 80 mm de largo. En la colección Ameghino hay dos especímenes asignados a esta especie, MACN A 4805 y MACN A 7830. Ameghino (1895, inédito hasta 1920), destaca que esta especie se diferencia de *Prozaedyus exilis* por su mayor tamaño, por presentar el cráneo menos globoso posteriormente y por tener los molariformes anteriores más grandes y más cercanos entre sí, aunque dichos especímenes, como se menciona más arriba deben asignarse a *Prozaedyus* sp.

Scott (1903) describe el cráneo y la mandíbula del espécimen YMP PU 15567. Menciona que la fórmula dentaria es 8/10. Los molariformes superiores, aunque de forma similar a los de *P. exilis*, son de mayor tamaño, al igual que los inferiores.

El cráneo es de apariencia similar al de *P. exilis*, pero la región posterior es más abovedada, la constricción por delante de las órbitas más gradual y el rostro más largo y más ahusado; el basioccipital es bastante más aquillado en la línea media ventral y su borde posterior mucho más profundamente recortado, dándole al foramen *magnun* una forma diferente (**Lám. 30, Figs. A-C; Tabla 4**).

La rama horizontal de la mandíbula es más robusta, más recta, con el borde ventral menos sinuoso y la porción edéntula es un poco más corta y mucho menos curva que en *P. exilis*. En adición a los dos forámenes mentonianos de *P. exilis*, hay un tercero en este ejemplar. La rama ascendente es más erecta, menos inclinada posteriormente que en *P. exilis*, el proceso angular es más corto, menos elevado sobre el nivel de la rama horizontal y el cóndilo más grande (**Lám. 30, Figs. D-F; Tabla 5**).

*Prozaedyus exilis* (Ameghino, 1887: 26) Ameghino, 1891c: 327

### **Láminas 29 y 31**

#### **Sinonimia**

*Euphractus exilis* Ameghino, 1887: 26; Mones, 1986: 226.

*Zaedyus exilis* Ameghino, 1889: 868.

*Prozaedyus exilis*: Scillato-Yané, 1980: 24 [holotipo MLP (?)]; Mones, 1986: 229 [material tipo, MLP (-)].

*Prozaedius exilis*: Ameghino, 1894: 429 (según ICZN, Art. 33.3, grafía posterior incorrecta de *Prozaedyus*); Ameghino, 1895 (inédito hasta 1920: 693); Ameghino, 1898: 219;

Trouessart, 1898: 1142; 1905: 818.

*Dasyopus exilis* Lydekker, 1894: 62.

*Dasypus patagonicus* Lydekker, 1894: 60 [*partim*, solamente la fig. 2, según Ameghino, 1895 (inédito hasta 1920: 693)].

*Prozaedyus exilis*: Ameghino, 1899: 11 (según ICZN, Art. 32.5.2, no van signos diacríticos en los nombres).

*Prozaedius exilis*: Scott, 1903: 76 (idem ICZN, Art. 32.5.2 y 33.3).

**Sintipo.** MLP (? , ver nota y comentarios), número indeterminado de osteodermos.

**Localidad tipo.** “Barrancas del río Santa Cruz”, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Nota.** Los osteodermos del lote MLP 67-VIII-12-1 (**Lám. 29**) coinciden con la descripción original de Ameghino (1887) y cuentan con una etiqueta de puño y letra de F. Ameghino asignándolo a *Euphractus exilis* (= *Prozaedyus exilis*); sin embargo, también tienen otra etiqueta asignándolos a *Euphractus proximus* (= *Prozaedyus exilis*). Dada esta situación, es posible que se hayan mezclado osteodermos y etiquetas, por lo tanto, si bien no se puede identificar la serie tipo original con certeza, es probable que algunos osteodermos de este lote pertenezcan a esta última.

**Material referido.** CORD PZ 1200 (*non vide*) y CORD PZ 1201 (*non vide*); MACN A 967-969, más de 60 osteodermos; MACN A 7835-7880, cráneo, ambas ramas mandibulares, porción de escudo pélvico y porción de coraza con las bandas móviles; MLP 67-VIII-12-1, más de 300 osteodermos ; YPM PU 15579, cráneo, osteodermos desarticulados y elementos postcraneanos.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** “Barrancas del río Santa Cruz”: MACN A 967-969; Yegua Quemada: MACN A 7835-7880; Monte León (?): MLP 67-VIII-12-1; Killik Aike Norte: YPM PU 15579; Ea. La Costa: CORD PZ 1200; Cañadón de las Totoras: CORD PZ 1201. Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Caracterización original** (Ameghino, 1887: 26). “Talla bastante menor que la del *Euphractus minutus*. Placas con pequeños agujeritos en el fondo de los surcos longitudinales, mejor marcados. Placas móviles de 10 á 14 mm de largo por 3 á 4 mm de ancho. Placas de las secciones fijas, de 4 á 6 mm de largo por 3 á 5 de ancho”.

**Diagnosis.** Cráneo con la región edéntula del maxilar más corta, los primeros cuatro molariformes de mayor tamaño y las series dentarias convergen anteriormente más que en *P. proximus*. Rama horizontal de la mandíbula más baja que en *P. proximus* y más evertida anteriormente. Osteodermos de las bandas móviles con las figuras laterales longitudinales divididas en más de dos figuras (dos en *P. humilis*) por surcos transversales más profundos que en *P. proximus* (menos profundos en *P. impressus*). Los surcos longitudinales que delimitan la figura central son paralelos entre sí (convergentes anteriormente en *P. tenuissimus*) y presentan pequeños forámenes en el fondo (grandes en *P. tenuissimus* y *P. impressus*). Osteodermos del escudo pélvico con dos forámenes en el margen posterior (uno en *P. humilis* y ausentes o rudimentarios en *P. impressus*).

**Comentarios.** Luego de la descripción original de la especie (Ameghino, 1887), Ameghino (1889: lám. LXVIII, figs. 48 y 49) la incluye en el género *Zaedyus*, amplía la descripción, principalmente a base de nuevos restos, y figura una hilera de seis osteodermos del escudo pélvico articulados y otra hilera de diez osteodermos móviles también articulados. El único lote de osteodermos en la Colección Ameghino (MACN) que coincide de alguna manera con la descripción de Ameghino (1889) es MACN A 967-969, el cual incluye, osteodermos móviles y del escudo pélvico desarticulados, aunque estos no se diferencian de aquellos referidos a *P. proximus*.

Ameghino (1891c) crea el género *Prozaedyus* e incluye en él a *Zaedyus exilis*.

Ameghino (1894) menciona *Prozaedyus exilis*, realizando un listado sinonímico y asignándole un cráneo que describe brevemente; el único cráneo ingresado en la colección Ameghino es MACN A 7835-7880 (**Lám. 31**).

Lydekker (1894) incluye la especie en el género *Dasyopus*, ofreciendo un listado sinonímico y una breve descripción. Ameghino (1895, inédito hasta 1920), en respuesta a la obra de Lydekker (1894), incluye nuevamente la especie en el género *Prozaedyus*, realiza un breve listado sinonímico y le asigna el espécimen MLP 69-IX-5-12, referido por Lydekker (1894) a *Dasyopus proximus* (= *Prozaedyus proximus*), que es asignado aquí a *Prozaedyus* sp.

Scott (1903: lám. VI, figs. 1-14) realiza un listado sinonímico de *Prozaedyus exilis*, ilustra un nuevo ejemplar (YMP PU 15579) y lo describe detalladamente.

Por último, autores más modernos caracterizan el cráneo de esta especie. En primer lugar, Patterson *et al.* (1989) describen la región auditiva del espécimen YPM PU 15579. Luego, Paula Couto (1979) ofrece una breve descripción genérica reproduciendo las ilustraciones de esta especie de Scott (1903). Vizcaíno y Fariña (1994) y Vizcaíno *et al.* (2006) utilizan el espécimen YMP PU 15579 para estudios paleobiológicos y ofrecen una caracterización del cráneo y la mandíbula. Por último, Gaudin y Wible (2006) realizan un análisis filogenético en el que incluyen los ejemplares YPM PU 15579 y YPM PU 15567, este último asignado aquí a *Prozaedyus* sp., ofreciendo un extenso listado de caracteres cráneo-mandibulares.

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Ameghino (1889) amplía la descripción original (Ameghino, 1887) indicando que se distingue de *Zaedyus proximus* (= *Prozaedyus proximus*) por su tamaño notablemente menor; los osteodermos móviles miden entre 8 y 14 mm de largo, 2 a 4 mm de ancho y 1 mm de espesor; la superficie expuesta presenta una figura longitudinal que la recorre en todo su largo, muy angosta y del mismo tamaño en toda su extensión, limitada por dos surcos longitudinales con algunos pequeños forámenes en la intersección de éstos con los surcos transversales que dividen las dos figuras laterales; los osteodermos fijos miden de 4 a 6 mm de largo y 3 a 5 mm de ancho; la figura central alargada de cada osteoderma es muy angosta y está rodeada anteriormente y a los lados por seis u ocho figuritas muy elevadas, separadas por

surcos profundos en los que se encuentran pequeños forámenes; probablemente se refiere a los osteodermos del lote MACN A 967-969.

Lydekker (1894) destaca que esta especie presenta osteodermos algo más pequeños que los de *Dasypus proximus* (= *Prozaedyus proximus*) y que probablemente indican una especie diferente.

Scott (1903) menciona que la coraza YMP PU 15579 no tiene diferencias significativas con *Prozaedyus proximus*, excepto que es menor y que en la mayoría de las bandas móviles las dos figuras longitudinales laterales están algo más claramente divididas en figuras menores por surcos transversales, pero esta diferencia es débil y tal vez no constante; da medidas de dos osteodermos (**Lám. 31, Figs. G-J**).

**Cráneo y mandíbula.** Ameghino (1894) menciona que el cráneo de esta especie tiene 60 mm de largo. Como se menciona, el único cráneo en la colección Ameghino es MACN A 7835-7880. Ameghino (1895, inédito hasta 1920) agrega que esta especie se distingue fácilmente por la caja craneana mucho más globosa y redondeada que la de *Prozaedyus proximus*, por tener las ramas mandibulares más delgadas y por los molariformes anteriores mucho más pequeños y separados entre sí; ofrece otras medidas que coinciden con las del ejemplar MACN A 7835-7880 (**Lám. 31, Figs. A-F; Tabla 4 y 5**).

Scott (1903) describe el espécimen YMP PU 15579, indicando que la fórmula dentaria es 7-8/10. Describe detalladamente los molariformes superiores e inferiores pero no indica diferencia alguna con los de *P. proximus*. Luego menciona que el cráneo posee la región posterior corta, amplia y baja, así como un rostro delgado y ahusado. La rama mandibular horizontal es muy delgada, con una porción edéntula relativamente larga y suavemente curvada; posee dos forámenes mentonianos con aberturas laterales; la rama ascendente, con una inclinación hacia atrás y con el proceso angular largo y prominente.

El supuesto espécimen con la fórmula dentaria 7/10 posee el paladar mal conservado y es probable que en realidad la fórmula sea 8/10.

**Lámina 32**

**Sintipo.** LIEB PV-6029, 15 osteodermos móviles y 8 fijos desarticulados de la coraza dorsal (Lám. 32).

**Localidad tipo.** Cerro Zeballos, Mioceno de la Prov. del Chubut.

**Diagnosis.** Osteodermos móviles y fijos de mayor tamaño y con los márgenes más denticulados que los de *P. humilis*, *P. impressus*, *P. tenuissimus*, *Prozaedyus proximus* y *Prozaedyus exilis*. Osteodermos móviles con la figura longitudinal central amplia, baja y paralela a las figuras laterales (convergente anteriormente en *P. tenuissimus*) y con las figuras longitudinales laterales con más de dos (dos en *P. humilis*) divisiones transversales poco indicadas. Forámenes en los surcos que delimitan la figura central más desarrollados que *P. proximus* y *P. exilis*, pero menos que *P. tenuissimus* y *P. impressus*. Osteodermos fijos con los surcos que delimitan las figuras periféricas no tan profundos y con más de dos forámenes en el margen posterior (dos en *P. proximus* y *P. exilis*, uno en *P. humilis* y ausentes o rudimentarios en *P. impressus*).

**Materiales.** LIEB PV-6013, porción de escudo pélvico con siete osteodermos; LIEB PV-6030, un osteoderma móvil y dos fijos; LIEB PV-6031, un osteoderma fijo; LIEB PV-6032, tres osteodermos móviles y tres osteodermos fijos; MACN Pv 12546, un osteoderma.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** Cerro Zeballos: LIEB PV-6013, LIEB PV-6029, LIEB PV-6030, LIEB PV-6031; Tranquera Blanca: LIEB PV-6032; Cañadón Comayo: MACN Pv 12546. Mioceno de la Prov. del Chubut.

**Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Los osteodermos son de mayor tamaño que los de las especies santacruceses *Prozaedyus exilis* y *Prozaedyus proximus*. Todos los osteodermos presentan los márgenes con mucho más denticulados que los de las especies mencionadas.

Los osteodermos móviles presentan las figuras longitudinales con los surcos transversales que las dividen en figuras menores muy poco indicados (**Lám. 32, Figs. A-H**), a diferencia de aquéllos de *Prozaedyus proximus* y *Prozaedyus exilis* en los cuales son muy marcados y las figuras longitudinales están divididas en varias figuras menores. La figura longitudinal central es más ancha que en *P. proximus* y *P. exilis*.

Los osteodermos fijos al igual que los osteodermos móviles presentan las figuras periféricas no tan indicadas como en las especies santacrucenses, y más de dos forámenes en el margen posterior (**Lám. 32, Figs. I-O**).

### *Prozaedyus* sp.

#### **Materiales y procedencia geográfica y estratigráfica**

Prov. de Santa Cruz: Ea. Los Toldos (Santacrucense?, Fm. Pinturas): MPM-PV-PINT-005. Ea. La Bajada: MLP 84-III-8-9, MLP 84-III-8-11, MLP 84-III-8-15, MLP 84-III-8-31, MLP 84-III-8-38 y MLP 84-III-8-61. Karaiken (“Notohippidense”, Fm. Santa Cruz): MACN A 2126. Sin localidad (Santacrucense): MACN A 11019, MLP 55-XII-13-134, MLP 69-IX-9-6, MLP 69-XII-26-2, MLP 69-IX-8-7 y MLP 69-IX-5-12; Monte Tigre (Fm. Santa Cruz): CORD PZ 1213; “barrancas del río Gallegos” (Fm. Santa Cruz): MACN Pv 18524; Monte León (Fm. Santa Cruz): MLP 55-XII-13-123, MLP 55-XII-13-124, MLP 55-XII-13-136, MLP 55-XII-13-162, MLP 55-XII-13-291, MLP 55-XII-13-292, MLP 55-XII-13-293, MLP 65-XII-13-139, MLP 67-VIII-12-1, MLP 67-X-9-1, MLP 67-X-24-1, MLP 67-X-31-1b, MLP 69-IX-8-2, MLP 69-IX-8-3 y MLP 69-XII-26-13; Corriguen Kaik (Fm. Santa Cruz): MACN A 7831 y MPM-PV 3506; Monte Observación (Fm. Santa Cruz): MACN A 4805, MACN A 4806-4813, MACN A 4866-4869, MACN A 4870, MACN A 7833 y MACN A 9311; Sheuhen (Fm. Santa Cruz): MACN A 4814-4863, MACN A 4864-4865, MACN A 4871 y MACN A 7832; Yegua Quemada (Fm. Santa Cruz): MACN A 7806-7828, MACN A 7829, MACN A 7830, MACN A 7834 y MACN A 9304-9305; 10 millas al Sur de Coy Inlet (Fm.

Santa Cruz): YPM PU 15237; Coy Inlet (Fm. Santa Cruz): YPM PU 15604. La Olguita (=Manantiales) (Santacrucense?): MPM-PV-MAN-003, MPM-PV-MAN-004, MPM-PV-MAN-005, MPM-PV-MAN-006, MPM-PV-MAN-007, MPM-PV-MAN-008; La Porteña: MPM-PV-PORT-003.

Prov. de Neuquén: Río Collón-Curá (Colloncureense, Fm. Collón Curá): MLP 16-188; Cañadón del Tordillo: MLP 91-IV-1-57, MLP 91-IV-1-58, MLP 91-IV-1-63.

Prov. de Río Negro: Pilcaniyeu Viejo (Colloncureense, Fm. Collón Curá): MACN Pv 12773.

### 3.2.2.3.2 *Vetelia* Ameghino, 1891a

#### **Sinonimia**

*Peltephilus*: Lydekker, 1894: 67 (*partim*).

**Especie tipo.** *Vetelia puncta* Ameghino, 1891a:162.

**Nota.** Especie tipo por monotipia original (ICZN, Art. 68.3).

**Especies incluidas.** La especie tipo, *V. perforata* Scillato-Yané, 1979 y *V. gandhii* Esteban y Nasif, 1996.

**Nota.** *V. gandhii* se excluyó del análisis detallado por registrarse en la Edad Huayqueriense, posterior a las estudiadas en esta Tesis Doctoral, aunque se incluye en las diagnósicos de las especies tratadas.

**Distribución geográfica y cronológica.** “Pinturense”, “Notohippidense” y Santacrucense, Friasense s.s., Colloncureense y Mayoense, Patagonia (revisado en esta Tesis); Chasiquense y Huayqueriense de Buenos Aires, La Pampa, San Juan, La Rioja y Catamarca (Esteban *et al.*, 1996, 2001; Ciancio *et al.*, 2006; Georgieff *et al.*, 2004; Scillato Yané 1979).

**Diagnósis enmendada** (de Scillato-Yané, 1982 por Esteban y Nasif, 1996: 329): “*Tamaño variable, desde mayor que el de las especies de Euphractus Wagler, 1830 hasta el de Macroephractus retusus Ameghino, 1887. Placas móviles con figura central muy elevada y*

*figuras laterales indivisas. Placas fijas con figura central subelíptica, bien redondeada en su extremo anterior y figuras periféricas en número de tres a seis”.*

**Comentarios.** Las tres especies válidas de este género (*V. puncta*, *V. perforata* y *V. gandhii*) fueron reconocidas a base de caracteres del dibujo de los osteodermos de la coraza; sólo una de ellas está representada además por elementos cráneo-mandibulares (*V. perforata*); por lo tanto el autor de esta Tesis se limita a realizar descripciones y comentarios sobre los elementos homólogos disponibles de las especies analizadas, es decir osteodermos de la coraza.

*Vetelia puncta* Ameghino, 1891a: 162

#### Láminas 33-34

#### Sinonimia

*Vetelia puncta* Ameghino, 1891a: 162, fig. 70; 1894: 428; 1895 (inédito hasta 1920: 395); 1898: 217; Trouessart, 1898: 1138; Scott, 1903: 106; Trouessart, 1905: 813; Scillato-Yané, 1980: 25 (holotipo, MACN A 2139); Mones, 1986: 230.

*Peltephilus strepens*: Lydekker, 1894: 68 (*partim*, reasigna erróneamente dos osteodermos fijos del sintipo de *Vetelia puncta*).

*Vetelia australe*: Ameghino, 1898: 217 (*partim*); Scott: 1903: 106 (*partim*).

**Sintipo.** MACN A 2139, dos osteodermos móviles (uno actualmente extraviado) y dos osteodermos fijos del escudo pélvico (**Lám. 33**).

**Localidad tipo.** Karaiken, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, “Notohippidense”.

**Material referido.** MPM-PV-PINT-011, cuatro osteodermos fijos (**Lám. 34, Fig. C**); MPM-PV-PINT-023, un osteoderma (**Lám. 34, Fig. B**); MPM-PV-PORT-005, un osteoderma; MPM-PV-PORT-006, un osteoderma y cuatro fragmentos; MPM-PV-MAN-018, 14 osteodermos y 13 fragmentos (**Lám. 34, Fig. A**); MACN A 4804, porción de osteoderma,

MACN A 8236, dos osteodermos, MACN A 8237-8242, un osteodermo fijo y dos fragmentos; MLP 16-172, porción de osteodermo móvil; MLP 69-XII-19-6, un osteodermo; MLP 90-III-5-88, cinco osteodermos; MLP 90-III-5-103, un osteodermo; MLP 91-I-10-58, dos osteodermos; MLP 91-I-10-60, ocho osteodermos; MPM-PV 3652 (*non vide*), un osteodermo.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** Loma de las Ranas (=Ea. Ana María): MPM-PV-PINT-023; Portezuelo Sumich Norte: MPM-PV-PINT-023. Prov. de Santa Cruz, Fm. Pinturas, "Pinturenses". Sheuhen: MACN A 4804 y MACN A 8236; Cueva: MACN A 8237-8242; Campo Barranca: MPM-PV 3652. Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacruces. La Porteña: MPM-PV-PORT-005 y MPM-PV-PORT-006; La Olguita (=Manantiales): MPM-PV-MAN-018; Prov. de Santa Cruz, Santacruces (?). Cerro Boleadoras (DUKE-MLP): MLP 90-III-5-88, MLP 90-III-5-102, MLP 91-I-10-58 y MLP 91-I-10-60. Fm. Cerro Boleadoras, Prov. de Santa Cruz, Santacruces (?). Alto Río Cisnes (=ex río Frías): MLP 16-172. República de Chile, Fm. Río Frías, Friasense s.s.

**Caracterización original** (Ameghino, 1891a: 162). "*Placas de las secciones fijas muy gruesas, de 2 centímetros de largo por 1 ½ de ancho, con una figura convexa y pequeña en el centro, limitada adelante y a los costados por un surco semicircular profundo; borde posterior sin agujeros pilíferos o solo en número de dos o tres y muy pequeños. Placas de los anillos móviles del mismo ancho pero el doble más largas; la parte libre muestra dos surcos longitudinales y paralelos que se pierden mucho antes de su borde posterior y presentan algunos pequeños agujeros en el fondo; estos surcos limitan una figura central casi rectangular que ocupa la mitad del ancho de las placas; borde posterior delgado y con tres o cuatro perforaciones circulares muy pequeñas*".

**Diagnosis.** Se diferencia de *V. perforata* y *V. gandhii* por presentar osteodermos móviles y fijos con forámenes pilíferos más desarrollados en los surcos que delimitan la figura central y las periféricas, de 4 a 8 forámenes en el margen posterior del osteodermo y 1 a cuatro figuras

periféricas anteriores; ambos tipos de osteodermos pueden presentar forámenes pequeños en los márgenes laterales y el margen anterior de los osteodermos.

**Comentarios.** Luego de la descripción original de Ameghino (1891a) la siguiente mención de la especie es del propio Ameghino (1894), reproduciendo la misma figura que en el trabajo original pero sin agregar más detalles. Lydekker (1894) incluye los dos osteodermos fijos asignados por Ameghino (1891a; 1894) a *V. puncta* dentro de *Peltephilus strepens* sin fundamentación alguna; Ameghino (1895, inédito hasta 1920) desestima la reasignación de Lydekker (1894) y brinda una breve descripción del género que en realidad corresponde en general a los caracteres mencionados en la caracterización original de *V. puncta*. Scott (1903) da un listado sinonímico pero no ofrece descripción o comentarios.

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Luego de la caracterización de Ameghino (1891a) no se han publicado trabajos en los cuales se incluyan nuevos caracteres de *V. puncta*. El material tipo (MACN A 2139) es bastante fragmentario y consiste en un osteodermo móvil, un osteodermo del escudo pélvico provisto de una cisterna glandular y un osteodermo de la región lateral del escudo pélvico.

El dibujo del osteodermo móvil consiste en una figura central longitudinal ancha delimitada por dos surcos poco profundos que la separan de dos figuras laterales también anchas, los surcos no alcanzan el margen posterior del osteodermo y por lo tanto ninguna de las figuras lo alcanza; los surcos presentan cuatro forámenes de pequeño tamaño; además, este osteodermo presenta algunos forámenes de pequeños en ambos márgenes laterales; en el margen posterior se ubican cuatro forámenes de gran tamaño con dos o tres menores alternados (**Lám. 33, Fig. A**).

Debido al carácter glandular de los osteodermos fijos el patrón del dibujo está altamente modificado; presenta forámenes pilíferos en los márgenes sumamente reducidos y una sola gran figura anterior. El otro osteodermo posee un mal estado de preservación por lo

que no se pueden observar claramente las figuras, pero sí dos forámenes grandes y dos pequeños en el margen posterior y los restantes márgenes denticulados con algunos forámenes de pequeño tamaño; este último carácter está presente en ambos osteodermos (**Lám. 33, Figs. A y B**).

Nuevos materiales recuperados permiten ampliar la descripción de los osteodermos, que como mencionamos estaba basada en pocos restos y osteodermos particulares. Los osteodermos móviles y semimóviles en general con cuatro forámenes pilíferos grandes, siempre alternados por forámenes menores; en ocasiones estos forámenes son de tamaño intermedio y se pueden contar hasta nueve; los márgenes laterales y anterior presentan una hilera bien definida y continua de forámenes; los surcos longitudinales que delimitan la figura central presentan más de siete forámenes conspicuos cada uno; estos surcos son más profundos (**Lám. 34, Fig. A.1 y B**). Los osteodermos del escudo pélvico presentan tres a ocho forámenes pilíferos conspicuos en el margen posterior, a veces algunos de ellos es de menor tamaño; márgenes lateral y anterior con una hilera continua y bien definida de forámenes; figura central rodeada por cuatro o cinco figuras periféricas; la mayoría de los surcos que delimitan dichas figuras poseen forámenes (**Lám. 34, Fig. A.2-A-3 y C.1.-C.2**)

*Vetelia perforata* Scillato-Yané, 1979: 136

### **Láminas 35-36**

#### **Sinonimia**

*Vetelia perforata* Scillato-Yané, 1979: 136, lám. I, figs., 3a y 3b; 1982: 89.

**Holotipo.** MLP 28-X-11-45, tres fragmentos de osteodermos móviles, dos osteodermos semimóviles, tres osteodermos del escudo pélvico y un osteoderma marginal (**Lám. 35**).

**Localidad tipo.** Arroyo Chasicó, Prov. de Buenos Aires, Fm. Arroyo Chasicó, Chasiquense.

**Diagnosis** (Scillato-Yané, 1979: 136). “*Tamaño grande, comparable al de Vetelia puncta, mucho mayor que el de Euphractus sexcinctus, pero menor que el de Macro euphractus retusus. Placas movibles con una figura central poco elevada, subelíptica; figuras laterales indivisas. Placas fijas con una figura central también subelíptica, rodeada adelante y a los lados por figuritas laterales menores, poco numerosas (en general cinco o seis). Todas las placas llevan un gran número de pequeñas perforaciones pilíferas en su margen posterior, a diferencia de Vetelia puncta, en la que dichas perforaciones están ausentes o son menos numerosas*”.

**Diagnosis enmendada** (por Scillato-Yané, 1982: 89, de Scillato-Yané, 1979: 136). “*Talla comparable a la de V. puncta. Todas las placas de la coraza dorsal llevan un gran número de pequeñas perforaciones pilíferas en su margen posterior, a diferencia de V. puncta, en la que dichas perforaciones están ausentes o son mucho menos numerosas*”.

**Diagnosis enmendada** (de Scillato-Yané, 1982: 89). Talla comparable a la de *V. puncta* pero de menor tamaño que *V. gandhii*. Todos los osteodermos de la coraza dorsal llevan un gran número de pequeños forámenes pilíferos en su margen posterior, a diferencia de *V. puncta* y *V. gandhii* en la que dichos forámenes son de mayor tamaño. En *V. perforata* al igual que *V. gandhii* no se desarrollan forámenes en los márgenes laterales de los osteodermos como en *V. puncta*.

**Nuevo Material.** MLP 91-IX-7-21, doce osteodermos (**Lám. 36**); MLP 69-XII-19-6, un osteoderma.

**Procedencia geográfica y estratigráfica.** Río Huemules: MLP 69-XII-19-6. Prov. del Chubut; Cerro Guenguel: MLP 91-IX-7-21(Duke, MLP). Prov. de Santa Cruz, Fm. Río Mayo, Mayoense.

*Vetelia* sp.

**Materiales y procedencia geográfica y estratigráfica**

Prov. de Neuquén: Cañadón del Tordillo (Colloncurese, Fm. Collón Curá): MLP 90-II-20-28 (Duke-MLP).

Prov. de Río Negro: Cerro Castillo: MLP 90-XII-24-18 (Duke-MLP); Comallo (Colloncurese, Fm. Collón Curá): MLP 91-IX-6-11 (Duke-MLP).

**3.2.2.3.3 Euphractini** gen. et sp. indet.

**Materiales y procedencia geográfica y estratigráfica**

Prov. del Chubut: Río Huemules (Mayoense, Fm. Río Mayo): MLP 16-6a y MLP 16-7.

**3.2.2.4 Dasypodidae** *nomen dubium*

*Stegotherium simplex* (Ameghino, 1887: 24) Scott, 1903: 40

**Sinonimia**

*Scotaeops simplex* Ameghino, 1887: 24; 1889: 658; 1902b: 136; Mones, 1986: 231 [material tipo, MLP (-)].

*Stegotherium tessellatum*: Ameghino, 1902b: 136 (*partim*).

*Stegotherium simplex*: Scillato-Yané, 1980: 16 [material tipo, MLP (-)]; Vizcaíno, 1994: 144; Fernicola y Vizcaíno, 2008: 329; González y Scillato-Yané, 2008: 643.

**Estatus.** *Nomen dubium*.

**Holotipo.** MLP (-), fragmento posterior de rama mandibular derecha.

**Nota.** Según ICZN (Art. 73.1.2) el MLP (-), es el holotipo fijado por monotipia.

**Localidad tipo.** “Barrancas del río Santa Cruz”, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz Santacrucense.

**Caracterización original** (Ameghino, 1887: 24). “*Rama horizontal de la mandíbula inferior edentada en casi todo su largo, con dos pequeños alvéolos cilíndricos en su parte posterior. Rama vertical dirigida hacia atrás como una simple continuación de la rama horizontal. Tamaño muy pequeño. Alto de la rama horizontal en su parte posterior, 7 mm*”.

**Diagnos** (Fericola y Vizcaíno, 2008: 329). “*Presencia de dos molariformes en la mandíbula (Ameghino, 1887; Scott, 1903-1904)*”.

**Comentarios.** Luego de la descripción original de Ameghino (1887), Ameghino (1889) la amplia brevemente. En ninguno de los dos trabajos (Ameghino, 1887; 1889) el autor figura o indica números de colección del espécimen. Ameghino (1902a, 1902b) señala que, basándose en un dibujo que le mostró W.B. Scott de un cráneo con mandíbula asignable a *Scotaeops simplex*, pero asociado a osteodermos que corresponderían a *Stegotherium tessellatum*, Ameghino (1902a) y que preferiría mantener este último nombre para esos especímenes. Scott (1903) acepta la sinonimia a nivel genérico propuesta por Ameghino (1902a, 1902b), aunque conserva provisoriamente *Stegotherium simplex* (Ameghino, 1887) como una especie diferente de *Stegotherium tessellatum* Ameghino. Vizcaíno (1994) mantiene la propuesta de Scott (1903) y reasigna un lote de osteodermos erróneamente atribuidos *S. simplex* (MACN 11760). Fericola y Vizcaíno (2008), además de brindar una reseña histórica de la especie, mantienen igualmente la asignación de Scott (1903), pero discuten brevemente algunos caracteres. Por último González y Scillato-Yané (2008) ofrecen una reseña histórica de *S. simplex*, sin aportar nueva información.

### **Descripción anatómica**

**Mandíbula.** Además de los caracteres ofrecidos en la descripción original (Ameghino, 1887), Ameghino (1889) agrega que el material tipo es un fragmento mandibular que incluye la región posterior de la rama horizontal y la región anterior de la rama ascendente; la rama

horizontal presenta un canal alveolar de gran tamaño en su región inferior; el margen alveolares presenta dos alvéolos pequeños y cilíndricos, de manera que parecería que no tuvo más molariformes. Detrás del último alvéolo, la rama horizontal se prolonga algunos milímetros más, para continuarse con la rama ascendente. Scott (1903) agrega nuevos caracteres y ofrece medidas; destaca que si bien se conservan dos alvéolos, aparentemente los demás alvéolos se obliteraron luego de la pérdida de los molariformes; la separación específica de *Stegotherium tessellatum* estaría indicada por la mayor profundidad y grosor de la rama horizontal a nivel del último molariforme y la delgadez del borde anterior de la rama ascendente. En un trabajo reciente, Fernicola y Vizcaíno (2008) mencionan que la supuesta obliteración alveolar mencionada por Scott (1903) podría ser equivalente a las crestas predentales maxilares y mandibulares descritas por Vizcaíno (1994) para YMP PU 15565 y YMP PU 15566; de ser esto correcto, la presencia de sólo dos molariformes podría ser una diferencia genérica. Sin embargo, la posibilidad de la existencia de alvéolos obliterados (y la presencia de más de dos molariformes) parece una hipótesis más simple que la de una entidad genérica diferente.

***Proeutatus distans*** (Ameghino, 1887: 26) Ameghino, 1891d: 351

### **Sinonimia**

*Eutatus distans* Ameghino, 1887: 26; Ameghino, 1889: 874, lám. LXVIII, fig. 35; Mones, 1986: 227 [material tipo, MLP (-)].

*Proeutatus distans*: Ameghino, 1894: 430 (*partim*); Ameghino, 1895 (inédito hasta 1920: 705, *partim*); Ameghino, 1898: 219 (*partim*); Trouessart, 1898: 1143 (*partim*).

*Eutatus oenophorum*: Lydekker, 1894: 64 (*partim*).

**Estatus.** *Nomen dubium*.

**Sintipo.** MLP (?) número indeterminado de osteodermos móviles de la coraza.

**Localidad tipo.** “Barrancas del río Santa Cruz”, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Nota.** El lote MLP 67-VIII-12-1b tiene etiqueta de puño y letra de F. Ameghino asignándolo a esta especie y los osteodermos coinciden con la descripción original; sin embargo también tiene etiqueta asignándolo a *Euphractus bipunctatus* (= *Proeutatus oenophorum*) y también hay osteodermos que coinciden con la descripción original de este último. Por lo tanto si bien es probable que algunos de estos elementos sea parte de la serie tipo original por el momento no es posible identificarlos con certeza.

**Material referido.** MACN A 786-787, 13 osteodermos; MLP 67-VIII-12-1b, 65 osteodermos de la coraza.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** Sin localidad: MACN A 786-787; Monte León (?): MLP 67-VIII-12-1b. Fm. Santa Cruz, Santacrucense s.s.

**Caracterización original** (Ameghino, 1887: 26). “*Talla pequeña, comparable á la de la especie anterior [Eutatus oenophorum (=Proeutatus oenophorum)]. Placas más angostas, más largas y más gruesas. Figura longitudinal convexa de cada placa, más elevada y limitada por surcos laterales profundos. Figura externa en forma de botella de las especies anteriores, no visible o poco marcada. Placas de los anillos, de 22 á 25 mm de largo por 6 á 8 de ancho*”.

**Comentarios.** Ameghino (1887) describe esta especie a base de osteodermos móviles de la coraza sin ilustrar materiales ni indicar número de colección (probablemente algunos de los osteodermos del MLP 67-VIII-12-1b). Luego Ameghino (1889: lám. LXVIII, fig. 35) ilustra osteodermos móviles (algunos similares a MACN A 786-787) y amplía la descripción, en parte a base de osteodermos diferentes de los descriptos en 1887.

Mercerat (1891) pasa esta especie a *Thoracotherium distans* comentando que, además de los osteodermos que han servido a Ameghino para establecer la especie, posee el Museo de La Plata partes importantes de la coraza de varios individuos; no se pudieron identificar estos

especímenes ya que Mercerat (1891) no brinda detalles significativos. Ameghino (1891d), en respuesta, sinonimiza a *T. distans* y *T. cruentum* con *Proeutatus distans* sin ninguna fundamentación.

Ameghino (1894) da un listado sinonímico y describe un cráneo, asignándolo a *Proeutatus distans*; recuérdese que hasta entonces la especie estaba representada sólo por osteodermos. Este cráneo (MACN A 7972) está asociado a una porción rama mandibular izquierda (MACN A 7973) y a cuatro osteodermos (MACN A 7974), aunque el grado de asociación de estos elementos es altamente cuestionable (Ver *Paraeutatus distans*).

De la descripción original de Ameghino (1887), solamente uno de los caracteres ofrecidos indica una diferencia aparentemente significativa con las otras dos especies de *Proeutatus* descritas por Ameghino (1887) en el mismo trabajo. Este carácter señala que la figura de la superficie del osteodermo está poco marcada o no es visible.

Cuando se analiza el probable sintipo (MLP 67-VIII-12-1b) se observa que este carácter se encuentra en los osteodermos que pertenecen a la región más anterior de la coraza. En esta región de la coraza es usual en los armadillos (Scillato-Yané, pers. com. a LRG, 2010) que tanto el dibujo como la morfología de los osteodermos se modifique, haciendo difícil su visualización o distorsionando el dibujo (Scott, 1903), por lo tanto la asignación de osteodermos aislados de esta región de la coraza a una especie en particular depende de la asociación con osteodermos de otras regiones o a elementos cráneo-mandibulares. Por dicha razón, en general se utilizan osteodermos “típicos” o del centro de las bandas móviles para diagnosticar especies de cingulados a base de osteodermos.

Por otro lado, dado que la mayoría de las especies de *Proeutatus* conocidas poseen un dibujo lageniforme en la superficie del osteodermo, la distorsión de este patrón hacia la región anterior y lateral de la coraza, torna sumamente complicada su identificación, sobre todo en casos en que los osteodermos se encuentran desarticulados y no asociados a osteodermos “típicos”.

Existe la posibilidad entonces que los osteodermos del probable sintipo de *Proeutatus distans* sean efectivamente osteodermos que representan la modificación del patrón típico de una especie diferente, *Proeutatus distans*, en consecuencia, se considera a dicha especie *Proeutatus distans* como un *nomen dubium*, a la espera de nuevos restos o nuevos estudios.

***Proeutatus robustus* Scott, 1903: 42**

**Sinonimia**

*Proeutatus robustus* Scott, 1903: 42, láms. VIII-XI, XIII, figs. 4-5; lám. 14, figs. 1-4; Trouessart, 1905: 815; Scillato-Yané, 1980: 42 (holotipo YMP PU 15214); Mones, 1986: 229 (holotipo YMP PU 15214).

**Estatus.** *Nomen dubium*.

**Holotipo.** YMP PU 15124, la mayor parte del postcráneo, porciones de coraza, cráneo con escudo cefálico y mandíbula; actualmente sólo se conservan una porción de la rama mandibular izquierda, una fracción de roca con algunos osteodermos, nueve fragmentos de osteodermos sueltos, el fémur izquierdo, fragmentos postcraneanos y el autopodio izquierdo.

**Localidad tipo.** 10 millas al sur de Coy Inlet, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Nota.** Según ICZN (Art.73.1.1), dado que Scott (1903: 42) menciona que el ejemplar YMP PU 15124, es el “type-specimen”, este es el holotipo por designación original.

**Diagnosis.** Scott (1903) brinda directamente una descripción comparativa detallada y extensa.

**Material referido.** YMP PU 15957, porción de coraza, varias vertebras, pelvis, miembros anteriores y posteriores.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** 10 millas al sur de Coy Inlet: YMP PU 15957. Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Comentarios.** Cuando Scott (1903) crea esta especie, la describe detalladamente y la utiliza como patrón para describir y diagnosticar las demás especies del género; aunque la descripción de la coraza, postcráneo y elementos cráneo-mandibulares es correcta y detallada y es una referencia para la caracterización del género, la asignación específica esta poco fundamentada.

Scott (1903) menciona que esta especie se distingue por su gran tamaño, pesadas proporciones en relación a las anteriormente descritas y por el patrón de la escultura de la coraza algo diferente; pero destaca que a los lados de la coraza el patrón es como el de *P. oenophorum* y *P. lagena*, la única diferencia es que en estas dos últimas especies citadas la figura lageniforme está en los osteodermos móviles de la porción posterior móvil de la coraza, pero esto no se puede demostrar, dado que no se conocen restos completos de todas las especies. El escudo pélvico no parece ser significativamente diferente de aquél de *P. lagena* y *P. oenophorum*. En lo referido a diferencias cráneo-dentarias, Scott (1903) menciona que falta la parte anterior del rostro (carácter principal para diferenciar *P. lagena* de *P. oenophorum*), destaca además que el M5 y M6 son más cuadrados y menos periformes que en las especies relacionadas y están mucho más claramente divididos en dos lóbulos por un surco vertical interno, mientras que el M6 es más grande; de todos modos, estas diferencias nos son constantes y pueden variar intraespecíficamente e incluso en un mismo individuo, entre una serie dentaria y la otra.

Los especímenes YPM PU 15214, YPM PU 15389 (reasignado a *Proeutatus* sp.), YPM PU 15957 fueron utilizados para estudios paleobiológicos (Vizcaíno, *et al.* 2006).

*Eodasypus* Ameghino, 1894: 429

### **Sinonimia**

*Praeuphractus*: Ameghino 1891b: 252 (*nec* Ameghino, 1886: 208) (según ICZN, Art. 33.3, grafía posterior incorrecta de *Proeuphractus* Ameghino, 1886).

*Dasyopus*: Lydekker, 1894: 55 (*partim, nec* Linné, 1758: 50).

*Proeuphractus*: Ameghino 1898: 218 (*nec* Ameghino, 1886: 208).

?*Eodasypus*: Scillato-Yané, 1980: 30.

**Especie tipo.** *Proeuphractus nanus* Ameghino, 1891b.

**Nota.** *Proeuphractus nanus* Ameghino, 1891b es propuesta por Scillato-Yané (1980) como especie tipo, luego Mones (1986) propone a *Eodasypus nanus* (Ameghino, 1891b).

**Especies incluidas.** La especie tipo, *Eodasypus limus*, *Eodasypus setiger* Ameghino, 1897 y *Eodasypus laevis* Ameghino, 1897.

**Nota.** *Eodasypus setiger* y *Eodasypus laevis* no fueron analizadas por registrarse durante la Edad Deseadense, no contemplada en el plan de Tesis.

**Distribución geográfica y estratigráfica.** Deseadense, Patagonia (Ameghino, 1897); Santacrucense, Patagonia Argentina (revisado en esta Tesis).

**Comentarios.** Primeramente dadas a conocer como *Proeuphractus nanus* y *Proeuphractus limus* por Ameghino (1891b), Ameghino (1894) las incluye en un nuevo género, *Eodasypus*; en el mismo año Lydekker (1894) sinonimiza ambas especies con *Dasyopus patagonicus* (= *Stenotatus patagonicus*) sin fundamentación alguna. En respuesta, Ameghino (1895, inédito hasta 1920) revalida ambas especies pero las asigna nuevamente a *Proeuphractus*, dado que, cuando las incluyó en *Eodasypus*, pensó que no poseían escudo pélvico, pero nuevos hallazgos le demostraron lo contrario; Ameghino (1898) menciona a *Proeuphractus* destacando que se diferencia de *Prodasypus* (= *Stenotatus*) por la figura longitudinal media de los osteodermos móviles muy prominente y oblicua y las figuras laterales sin divisiones transversales; Scott (1903) menciona a *Praeuphractus* (= *Eodasypus*) junto a las dos especies ofreciendo un listado sinónimo; Scillato-Yané (1980) menciona a ?*Eodasypus* con dudas asignándole también con dudas ambas especies e identificando la especie tipo.

*Eodasypus nanus* (Ameghino, 1891b: 253) Ameghino, 1894: 429

### **Sinonimia**

*Praeuphractus nanus* Ameghino, 1891b: 253; Scott, 1903: 105.

*Eodasypus nanus*: Trouessart, 1898: 1144; 1905: 819; Mones, 1986: 226 [material tipo, MACN A 2282 (?)].

*Dasypus patagonicus* Lydekker, 1894: 60 (*partim*).

*Proeuphractus nanus* Ameghino, 1895 (inédito hasta 1920: 687); 1898: 218; Mones, 1986: 29 [material tipo, MACN (?)].

?*Eodasypus nanus*: Scillato-Yané, 1980: 30 (holotipo, MACN).

**Estatus.** *Nomen dubium*.

**Sintipo.** Probablemente, MACN A 2282, diez osteodermos móviles, seis fragmentos de osteodermos móviles y un osteoderma del escudo pélvico.

**Procedencia geográfica y estratigráfica.** Sin localidad, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacruceño.

**Caracterización original** (Ameghino, 1891b: 253). “*Talla muy pequeña, inferior a la de Dasypus villosus. Placas móviles de 18 á 22 milímetros de largo por 5 á 6 de ancho. Placas fijas del mismo ancho y de 10 á 12 milímetros de largo. Todas las placas muy delgadas. Figura central longitudinal de cada placa un poco inclinada á uno de los ángulos posteriores, y no muy levantada, perdiéndose gradualmente hacia atrás. Agujeros pilíferos del costado lateral de la placa, limitados á su parte más posterior*”.

**Nota.** Ameghino (1891b) no ilustra ni indica número de colección para identificar el espécimen, pese a ser el único así ingresado en la Colección Ameghino (MACN). En una descripción posterior (Ameghino, 1895, inédito hasta 1920) menciona que preparó el material que estaba en una matriz de roca; por lo tanto, los osteodermos desarticulados podrían

corresponder al Sintipo, aunque en ese lote hay osteodermos de muy diferente coloración, lo que hace dudar del grado de asociación.

**Comentarios.** Ameghino (1894) pasa la especie *Praeuphractus nanus* a un nuevo género, *Eodasypus nanus* (Ameghino, 1891b). Lydekker (1894) sinonimiza *Eodasypus nanus* con *Dasypus patagonicus* (= *Stenotatus patagonicus*) sin ofrecer fundamentación alguna. Luego Ameghino (1895, inédito hasta 1920), en respuesta a Lydekker (1894), considera a la especie válida pero la incluye nuevamente en el género *Proeuphractus*. Scott (1903) ofrece un listado sinonímico de la especie sin dar descripción indicando que es un género *incertae sedis*. Scillato-Yané (1980) nuevamente asigna esta especie al género *Eodasypus*, pero con dudas.

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Luego de la descripción original (Ameghino, 1891b), Ameghino da una breve descripción que permanece inédita hasta 1920 (Ameghino, 1895, inédita hasta 1920), mencionando que un espécimen en un estado particular de conservación le hizo suponer que los osteodermos de la región posterior de la coraza no formaban un escudo pélvico, pero que nuevos restos y un examen más detallado del ejemplar original le demostraron lo contrario; se caracteriza además por poseer las figuras longitudinales laterales de los osteodermos móviles sin divisiones transversales, la figura longitudinal central orientada oblicuamente, así como por los pequeños y escasos forámenes pilíferos del margen posterior del osteoderma.

Los caracteres ofrecidos por Ameghino (1891b; 1895, inédito hasta 1920) para caracterizar esta especie, corresponden a osteodermos de la región antero-lateral de la coraza, incluso coinciden con los caracteres de esta región de *Stenotatus*. Sin embargo, la presencia de un osteoderma móvil típico y de uno del escudo pélvico en este lote que en efecto no presentan las figuras longitudinales laterales divididas por surcos transversales y los forámenes pilíferos reducidos, podrían indicar un taxón diferente.

*Eodasypus limus* (Ameghino, 1891b: 254) Ameghino, 1894: 429

### **Sinonimia**

*Praeuphractus limus* Ameghino, 1891b: 254; Scott, 1903: 105.

*Eodasypus limus*: Trouessart, 1898: 1144; 1905: 819; Mones, 1986: 226 [material tipo, MACN (-)].

*Dasypus patagonicus*: Lydekker, 1894: 60 (*partim*).

*Proeuphractus limus* Ameghino, 1895 (inédito hasta 1920: 689); Ameghino, 1898: 218.

?*Eodasypus nanus*: Scillato-Yané, 1980: 30 (Holotipo MACN).

**Estatus.** *Nomen dubium*.

**Sintipo.** Probablemente, MACN A 2281, un osteodermo del escudo pélvico.

**Procedencia geográfica y estratigráfica.** Sin localidad, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Nota.** Según la descripción original de Ameghino (1891b) el tipo consiste en osteodermos móviles y fijos del escudo pélvico; el único espécimen ingresado con este nombre en la colección Ameghino (MACN) es el indicado como posible sintipo, y aunque en la ficha se mencionan varios osteodermos, sólo se conserva uno.

**Caracterización original** (Ameghino, 1891b: 254). “*Tamaño del P. recens. Placas movibles con la figura central longitudinal angosta, que se pierde gradualmente hacia abajo, y poco oblicua en su colocación; borde posterior delgado y sin agujeros pilíferos, o reducidos al número de uno o dos y muy pequeños; agujeros pilíferos presentes en la parte media de ambos costados pero rudimentarios. Placas fijas con las figuras anteriores apenas visibles, y agujeros pilíferos sobre los bordes laterales y posteriores rudimentarios*”.

**Comentarios.** Ameghino (1894) incluye la especie *Praeuphractus limus* en el género *Eodasypus*; Lydekker (1894) la incluye en la especie *Dasypus patagonicus* (= *Stenotatus patagonicus*) sin ninguna fundamentación; Ameghino (1895, inédito hasta 1920), en respuesta

a Lydekker (1894), menciona *Proeuphractus limus* como una especie válida pero la incluye nuevamente en el género *Proeuphractus*; Scott (1903) da un listado sinonímico de la especie sin ofrecer descripción alguna indicando que es un género *incertae sedis*. Scillato-Yané (1980) en su catálogo nuevamente incluye esta especie en el género *Eodasypus*, pero con dudas, *?Eodasypus limus*.

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Luego de la descripción original de Ameghino (1891b), en 1895 (inédito hasta 1920) Ameghino destaca que esta especie es dos veces más grande que *Dasypus patagonicus* (= *Stenotatus patagonicus*); además menciona que los osteodermos del escudo pélvico de “*Proeuphractus limus*” tienen, por término medio, de 17 a 18 mm de largo y 12 mm de ancho; esta especie se distingue de “*Proeuphractus nanus*” por la diferencia de tamaño y por la escultura externa de los osteodermos del escudo pélvico, que es menos acentuada y sólo presenta tres o cuatro figuras periféricas.

El único osteodermo que se conserva presenta una morfología similar al osteodermo del escudo pélvico de *Eodasypus nanus*, aunque de mayor tamaño, pero dado lo escaso de los materiales no se pueden realizar mayores consideraciones.

### **3.2.2.5 Dasypodidae nomen vanum**

*Thoracotherium cruentum* Mercerat, 1891: 45

#### **Sinonimia**

*Proeutatus distans*: Ameghino, 1891d: 351 (*partim*).

**Estatus.** *Nomen vanum*.

**Holotipo.** MLP (-), mitad izquierda de la región de la coraza correspondiente a las bandas móviles, parte de la columna vertebral, parte de la pelvis y el fémur izquierdo del mismo individuo.

**Localidad tipo.** No indicada en la publicación original.

**Comentarios.** Mercerat (1891) crea *T. cruentum* e incluye en esta a *Eutatus distans* Ameghino, 1887 (= *Proeutatus distans*). Si bien Mercerat (1891) menciona que el Museo de La Plata posee partes importantes de la coraza de varios individuos, estos no se pudieron identificar ya que el mencionado autor no brinda detalles significativos ni diagnósticos. En consecuencia, se considera *Thoracotherium cruentum* un *nomen vanum*.

Ameghino (1891d) sinonimiza *T. cruentum* con *Proeutatus distans* sin ninguna fundamentación.

### **?*Clamydotherium australe* Ameghino, 1887: 25**

#### **Sinonimia**

*Clamydotherium? australe* Ameghino, 1887: 25; 1889: 858; Mones, 1986: 231 [material tipo, MLP (-)].

*Vetelia australis* Ameghino, 1894: 428 [según ICZN, Art. 33.3, “*australe*” es neutro y “*Vetelia*” femenino, entonces “*australis*” es una grafía posterior incorrecta]; 1898: 217; Scott, 1903: 106; Trouessart, 1898: 1138; 1905: 813; Scillato-Yané, 1979: 138.

*Propalaehoplophorus australis*: Lydekker, 1894: 48 (*partim*, solo el osteodermo cefálico).

**Estatus.** *Nomen vanum*.

**Lectotipo.** MLP 69-IX-5-14, un osteodermo cefálico.

**Sintipo.** MLP 69-IX-5-14, un osteodermo cefálico y una porción de rama mandibular (-).

**Localidad tipo.** “Barrancas del río Santa Cruz”, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Caracterización original** (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*”.

**Comentarios.** Luego de la descripción original (Ameghino, 1887), Ameghino (1889) amplía la descripción tanto del osteodermo cefálico como de la mandíbula de esta especie; Ameghino (1894) incluye esta especie en el género *Vetelia*, como *V. australe*. Lydekker (1894) reasigna el osteodermo cefálico a *Propalaeohoplophorus australis* (Ameghino, 1887). Más tarde, Ameghino (1895, inédito hasta 1920) desestima la reasignación de Lydekker (1894). Por último, Ameghino (1898: fig. 83.I y 83.II) figura nuevamente el tipo de *V. puncta* (83.I) y un nuevo osteodermo cefálico de *V. australe* (MACN A 8239); sin embargo, en las leyendas de las figuras ambos especímenes están asignados a *V. australe*. Scott (1903) ofrece un listado sinonímico de esta especie pero no ofrece más detalles; en la última revisión de esta especie Scillato-Yané (1979) siguiendo a Lydekker (1894) indica que el osteodermo cefálico, parte del sintipo, corresponde a un Glyptodontidae.

De acuerdo a los escudos cefálicos de Glyptodontidae conocidos este osteodermo es asignable 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 no concuerda con los caracteres de mandíbulas de especies de *Vetelia* más modernas (*i.e.*, *Vetelia perforata*, MLP 64-VI-21-3), sino que se asemeja a la de un Eutatini (*i.e.* *Proeutatus*). Por lo tanto esta especie fue incluida en el género *Vetelia* por Ameghino (1894) sin ningún fundamento, entonces debe considerarse el nombre original (*?Clamydotherium australe*) como *nomen vanum*.

En la colección Ameghino hay un solo lote de restos asignados a *V. australe*, el MACN A 8237-8242, colectado por C. Ameghino en la localidad Cueva, de la Prov. de Santa

Cruz, en la campaña del periodo 1892-1893; este lote consta de un astrágalo, un axis, un osteodermo cefálico de *Eucinepeltus petesatus*, dos porciones de osteodermos móviles y un osteodermo del escudo pélvico; estos últimos tres osteodermos efectivamente pertenecen a *Vetelia*, de allí que Ameghino continuara suponiendo que el osteodermo cefálico correspondía también a este género; es destacable que el grado de asociación de todos estos elementos sea altamente cuestionable. Tres de estos osteodermos son referidos aquí a *V. puncta*.

### **?*Pampatherium pygmaeum* Ameghino, 1891b: 253**

#### **Sinonimia**

*Pampatherium? pygmaeum* Ameghino, 1891b: 253; Mones, 1986: 232 [material tipo, MACN (-)].

*Vetelia pygmaea*: Ameghino, 1898: 217; Trouessart, 1898: 1138; Scott, 1903: 106; Trouessart, 1905: 813; Scillato-Yané, 1979: 134.

*Peltephilus strepens*: Lydekker, 1894: 68 (*partim*).

**Estatus.** *Nomen vanum*.

**Holotipo.** MACN A 2143, porción de rama mandibular.

**Nota.** Según ICZN (Art. 73.1.2) el MACN A 2143, es el holotipo fijado por monotipia.

**Localidad tipo.** Sin localidad, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Caracterización original** (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. Descubierta por Carlos Ameghino en el eoceno inferior de Patagonia austral*".

**Comentarios.** Esta especie originalmente descrita como *Chlamydoterium? pygmaeum* Ameghino, 1891b, fue incluida más tarde en el género *Vetelia* por Ameghino (1894). Lydekker (1984) asigna, sin fundamentación alguna, esta mandíbula a *Peltephilus strepens*, pero Ameghino (1895, inédito hasta 1920) desestima acertadamente tal reasignación. Scott (1903) ofrece un listado sinonímico pero no brinda mayores apreciaciones. En una revisión más moderna, Scillato-Yané (1979) afirma que esta mandíbula con tres molariformes pertenece a un Eutatini, sin embargo, no da detalles de la situación del material tipo en el repositorio. Es probable que esta mandíbula fuera similar a la mandíbula que sirviera de holotipo de "*Chlamydoterium ? australe*", razón por la cual F. Ameghino la asignó equivocadamente al género *Vetelia*.

El fragmento mandibular (MACN A 2143) comprende parte de la rama horizontal izquierda, con apenas tres molariformes mal conservados, todos fragmentados, sin la superficie oclusal, pero con las capas de dentina visibles. Está preservada solamente la pared alveolar externa. Es indudable que el fragmento mandibular pertenece a una especie de *Proeutatus*, pues en lo que queda de los molariformes se observa claramente la lobulación característica del género. Sin embargo no hay suficiente evidencia para una asignación específica, por lo que se asigna a *Proeutatus* sp. y Ameghino (1894) incluyó *?Pampatherium pygmaeum* en el género *Vetelia* erróneamente, por lo tanto debe considerarse el nombre original como *nomen vanum*.

### 3.2.3 Familia Glyptodontidae Gray, 1869

#### 3.2.3.1 Subfamilia Propalaeohoplophorinae Ameghino, 1891a

##### 3.2.3.1.1 *Propalaeohoplophorus* Ameghino, 1887: 24

#### **Sinonimia**

*Propalaeohoplophorus*: Lydekker, 1894: 48 (*partim*); Castellanos, 1931: 7; Simpson, 1947: 2; Paula Couto, 1979: 228; Frailey, 1988: 2; Carlini *et al.*, 1997. Según ICZN, Art. 33.3, es una grafía posterior incorrecta de *Propalaeohoplophorus*.

*Propalaeoplophorus*: Trouessart, 1898: 1123. Según ICZN, Art. 33.3, es una grafía posterior incorrecta de *Propalaeohoplophorus*.

*Propalaeophorus*: Trouessart, 1905: 805. Según ICZN, Art. 33.3, es una grafía posterior incorrecta de *Propalaeohoplophorus*.

**Especie tipo.** *Propalaeohoplophorus australis* Ameghino, 1887.

**Nota.** Mones (1986) designa la especie tipo posteriormente a su descripción (según ICZN, Art. 69.1, especie tipo por designación posterior).

**Especies incluidas.** La especie tipo, *P. minus*, *P. bilineatus* y *P. andinus*.

**Nota.** *P. bilineatus* Ameghino, 1902b y *P. andinus* Frailey, 1988 se excluyeron del análisis por registrarse en edades no contempladas en esta Tesis. Tampoco se incluyeron en las diagnósis de las especies aquí tratadas dado que su inclusión en el género *Propalaeohoplophorus* no está fundamentada.

**Distribución geográfica y cronológica en Argentina.** Colhuehuapense, Patagonia (Ameghino, 1902b); Santacrucense, Patagonia (revisado en esta Tesis).

**Distribución geográfica y cronológica fuera de Argentina.** Laventense, Quebrada Honda, Bolivia (Frailey, 1988; Croft *et al.*, 2009).

**Diagnosis.** Cráneo del tamaño de *Cochlops* (Propalaeohoplophorinae) pero más corto, bajo y estrecho dorsalmente que *Eucinepeltus* (Propalaeohoplophorinae). Tamaño mucho menor que cualquier género de Hoplophorinae (e.g., *Eosclerocalyptus*, *Panochtus*), Doedicurinae (e.g., *Doedicurus*) o Glyptodontinae (e.g., *Glyptodon*). A diferencia de los Hoplophorinae (excepto *Plohophorus*) y los Glyptodontinae, los molariformes (M5-M8) presentan el lóbulo postero-externo bilobulado, pero menos marcado que *Cochlops*. Mandíbula robusta, de morfología similar a *Eosclerocalyptus*. Rama horizontal de la mandíbula ventralmente más convexa que *Eucinepeltus* y menos recta que *Cochlops*. Dibujo de los osteodermos en “roseta” (figura central y una hilera de figuras periféricas) al igual que los Hoplophorinae (Hoplophorini y Palaehoplophorini) y Glyptodontinae; pero diferente de los Glyptatelinae (e.g., *Glyptatelus*) en donde la hilera posterior se reduce. Surco que delimita la figura central y periférica de cada osteodermo con paredes convergentes (en forma de “V”) al igual que los Hoplophorinae Hoplophorini (e.g., *Eosclerocalyptus* y *Neosclerocalyptus*) pero diferente de los Glyptodontinae (e.g., *Glyptodon* y *Boreostemma*) en donde las paredes son paralelas (en forma de “U”). Superficie de los osteodermos mucho menos rugosa que los Hoplophorini y Palaehoplophorini. Los osteodermos de la región postero-dorsal y postero-lateral con las figuras periféricas y central globosas o convexas, nunca elevadas en forma de cono como *Cochlops* (Propalaeohoplophorinae), totalmente convexas como *Nopachtus* (Hoplophorinae Panochthini). La figura central está rodeada por una sola hilera de figuras periféricas, a diferencia de los Hoplophorinae “Plohophorini” (e.g., *Phlycgtaenopyga*) y Panochthini (e.g., *Nopachtus*) en donde hay más de una hilera. Escudete cefálico formado por osteodermos con el mismo patrón de dibujo que la coraza, a diferencia de *Eucinepeltus* o *Eosclerocalyptus* en donde no posee figuras periféricas. La coraza caudal está compuesta por una región de anillos caudales seguidos de un pequeño tubo caudal, a diferencia de *Palaehoplophorus*

(Palaehoplophorini) o *Eosclerocalyptus* en donde está muy desarrollado o de *Glyptodon* (Glytodontinae) en donde es completamente anillado.

***Propalaehoplophorus australis* Ameghino, 1887: 24**

### **Láminas 37-41**

#### **Sinonimia**

*Hoplophorus australis* Moreno, 1882: 120; Mones, 1986: 234. Según el ICZN, Art. 12, es *nomen nudum* y no está disponible.

*Propalaehoplophorus australis* Ameghino, 1887: 24; 1889: 794; 1891d: 351; Mercerat, 1891: 35; Ameghino, 1894: 427; Lydekker, 1894: 48 (*partim*); Ameghino, 1895 (inédito hasta 1920: 605); 1898: 210; Trouessart, 1898: 1123; 1905: 805; Hoffstetter, 1958: 576 (*partim*); Paula Couto, 1979: 228; Mones, 1986: 234 [material tipo, MLP (-)]; Croft *et al.*, 2007: 789; Fernicola, 2008: 571.

*Propalaehoplophorus incisivus* Ameghino, 1887: 24; 1889: 798; Mercerat, 1891: 37; Ameghino, 1895 (inédito hasta 1920: 609); 1898: 210; Trouessart, 1898: 1124; Mones, 1986: 234 [material tipo, MLP (-)].

**Sintipo de *Propalaehoplophorus australis*.** MLP (? , ver nota y comentarios), número indeterminado de osteodermos de diferentes individuos y fragmentos de coraza, y un cráneo con al menos los cinco primeros molariformes.

**Localidad tipo.** “Barrancas del río Santa Cruz”, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacruzense.

**Sintipo de *Propalaehoplophorus incisivus*.** MLP (? , ver nota y comentarios), un número indeterminado de osteodermos de diferentes individuos, fragmentos de coraza y un cráneo con los molariformes en posición.

**Localidad tipo.** “Barrancas del río Santa Cruz”, Fm. Santa Cruz, Prov. de Santa Cruz, Santacrucense.

**Material referido.** MLP 16-11, porción de coraza; MLP 16-13, porción de coraza (**Lám. 40**); MLP 16-14, porción de coraza; MLP 16-15, cráneo, gran parte de postcráneo y coraza (extraviada) (**Láms. 37 y 38**); MLP 16-16, porción de estuche caudal (**Lám. 41**); MLP 16-17, porción de estuche caudal; YPM PU 15212, cráneo (extraviado), escudo cefálico (**Lám. 39**), porciones de coraza y elementos postcraneos.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** Sin localidad: MLP 16-11, MLP 16-13, MLP 16-14, MLP 16-16 y MLP 16-17; Monte León o “barrancas del río Santa Cruz”: MLP 16-15; 10 millas al Sur de Coy Inlet: YPM PU 15212. Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Caracterización original de *P. australis*** (Ameghino, 1887: 24). “*Coraza pequeña y gruesa. Primera muela superior colocada a 7 mm detrás del borde de la apertura nasal anterior. Tercera muela superior bilobada al lado externo. Quinta muela superior notablemente más grande que las demás, con la corona de 14 mm de diámetro antero-posterior. Longitud de las cinco primeras muelas superiores, 51 mm*”.

**Caracterización original de *P. incisivus*** (Ameghino, 1887: 24). “*Talla igual a la anterior [*P. australis*], pero un poco más delgada. Placas más pequeñas que en la especie anterior y más parecidas a *Hoplophorus*. Incisivo superior más aparente que en *P. australis*. Primera muela superior sobre el mismo borde que la abertura nasal. Quinta muela superior de 12 mm de largo. Longitud de las 8 muelas superiores, 89 mm. Longitud de las 8 muelas inferiores, 94 mm*”.

**Nota.** En el MLP, repositorio original de la serie tipo, no se han ubicado fragmentos de corazas u osteodermos identificados como parte de la serie tipo de *P. australis* o *P. incisivus*, y las caracterizaciones originales no ofrecen caracteres diagnósticos que permitan identificarlas; en la misma colección están ingresados ocho restos craneanos que podrían

haber sido utilizados para la descripción original de ambas especies, dado que pertenecen a colecciones antiguas; sin embargo, dos de ellos están extraviados (MLP 16-19 y MLP 68-VI-25-296) y los seis restantes están muy deteriorados y no se observan los caracteres mencionados en las caracterizaciones de Ameghino (1887); estos especímenes son: MLP 16-18, MLP 16-21, MLP 68-VI-15-294, MLP 68-VI-25-196, MLP 68-VI-25-297 y MLP 68-VI-324-330.

**Diagnosis.** Cráneo más largo, más amplio dorsalmente y más alto que el de *P. minus*. Los primeros dos o tres molariformes inferiores y superiores más sencillos que en *P. minus* y ubicados en la misma línea longitudinal de la serie dentaria, mientras que la división del lóbulo postero-externo en los demás molariformes está más indicada que en *P. minus*. Rama horizontal mandibular más convexa ventralmente, y sínfisis mandibular más corta y angosta que en *P. minus*. Los m1-2 son prácticamente cilíndricos y la trilobulación de los molariformes aparece a partir del m4-5. Escudo cefálico formado por osteodermos con figuras periféricas.

**Comentarios.** Moreno (1882: 120) menciona que ha coleccionado fragmentos de corazas en “el horizonte superior del depósito del Río Santa Cruz”, correspondientes a una nueva especie que él denomina *Hoplophorus australis*, pero no la describe.

Ameghino (1887) crea un nuevo género, *Propalaeohoplophorus*, y caracteriza brevemente dos especies: *P. australis*, denominada así para mantener el epíteto específico de la especie de Moreno (1882) (*Hoplophorus australis*) y *P. incisivus*, descritas ambas a base de los materiales colectados por F. P. Moreno y por C. Ameghino en “barrancas del río Santa Cruz” (Ameghino, 1889). Ninguno de estos especímenes originales se ha podido ubicar en el repositorio original (MLP)

Ameghino (1889) amplía la descripción de *P. australis* y *P. incisivus*, en parte a base de apuntes y notas que poseía acerca de la serie tipo original y en parte a base de nuevos restos. Los nuevos especímenes asignados a *P. australis* por Ameghino (1889: lám. LI, figs.

6-10; lám. LIII, figs. 9-10; lám. LIII, figs. 3, 3a y 3b) consisten en un pequeño fragmento de rama mandibular con los M3-4 totalmente destrozados (MACN A 1043), asignable a Propalaeohoplophorinae indet.; una porción de escudo cefálico (MACN A 11719), asignable a *Eucinepeltus petesatus* y seis osteodermos de la coraza dorsal (MACN A 1028-1035), asignables a Propalaeohoplophorinae indet. Los nuevos especímenes asignados a *P. incisivus* por Ameghino (1889, lám. LI, figs. 3-5; lám. LXIV, figs. 9-13), consisten en dos osteodermos aislados (MACN A 1044-1045), asignables a Propalaeohoplophorinae indet., así como un ejemplar muy destrozado consistente en fragmentos de un paladar con los M7-8 y un fragmento de rama mandibular con los M3-4 (MACN A 1046-1050), asignable a Propalaeohoplophorinae gen. et sp. indet. Debido a la cantidad de ejemplares erróneamente asignados a estas especies, en la descripción anatómica se comentarán aquellos caracteres ofrecidos por Ameghino (1889) acerca de *P. australis* y *P. incisivus* que se refieran a especímenes de la serie tipo original.

Mercerat (1891) destaca que, además de los materiales de *P. australis* y *P. incisivus* mencionados por Ameghino (1887; 1889) y conservados en el Museo de La Plata, esta institución posee otros restos asignados a *P. australis*: un esqueleto casi completo con la mayor parte de la coraza asociada, un cráneo con la rama mandibular en mal estado de conservación (que este autor describe brevemente), fragmentos de ramas mandibulares, y un fragmento de coraza, y en cuanto a *P. incisivus*, Mercerat (1891) destaca que una porción de rama mandibular de la serie tipo no pertenece a esta especie (ver *Asterostemma granata*), y asigna a *P. incisivus* un cráneo incompleto, elementos de postcráneo y una gran porción de coraza, no asociados entre sí; sin embargo, este autor no menciona caracteres de *P. incisivus*. Mercerat (1891) es, entonces, el primer autor que revisa los materiales de la serie tipo de *P. australis* y *P. incisivus*, o al menos el primer autor que publica en relación a estas especies con los materiales del Museo de La Plata; sin embargo, Mercerat (1891) no ofrece detalles que permitan identificar los materiales a los que hace referencia, excepto el ejemplar MLP 16-

15, asignado a *P. australis*, consistente en un cráneo con la mandíbula, postcráneo casi completo y coraza dorsal (actualmente no ubicada en el MLP).

Lydekker (1894), reconoce *Propalaeohoplophorus australis* como especie válida, pero incluye en ésta *Chlamydotherium (?) australe*, *Propalaeohoplophorus incisivus*, *Cochlops muricatus (partim)*, *Asterostemma depressa*, *A. granata*, *A. laevata* y *Eucinepeltus petesatus*. Dado que la mayoría de las sinonimias propuestas por este autor no son acertadas, sus hipótesis se discuten en la revisión de los respectivos taxones sinonimizados. Aunque Lydekker (1894) sinonimiza *P. incisivus* con *P. australis* sin ofrecer fundamentación alguna, esta propuesta es aceptada por Scott (1903). Se remarca que Lydekker (1894) figura el cráneo y postcráneo del ejemplar MLP 16-15, asignado por Mercerat (1891) a *P. australis*, y figura además cinco grandes porciones de corazas. Asimismo, Mercerat (1891) menciona que el espécimen MLP 16-15 está asociado a una gran porción de coraza. De tal modo, algunos de los restos figurados por Lydekker (1894: lám. XXIX), excepto la figura 3 que corresponde a *Cochlops muricatus*, podría pertenecer al ejemplar MLP 16-15, razón por la cual se mantiene la asignación a *Propalaeohoplophorus australis*.

Ameghino (1894), en un listado de las especies de *Propalaeohoplophorus* que considera válidas, incluye *P. australis* y *P. minus*; la ausencia de *P. incisivus* podría deberse a un olvido de Ameghino, dado que sí la incluye en una obra posterior (Ameghino, 1895, inédito hasta 1920).

Ameghino (1895, inédito hasta 1920), en respuesta a Lydekker (1894), en primer lugar rechaza todas las sinonimias propuesta por este autor; en segundo lugar, provee una breve descripción del cráneo y la coraza de *P. australis* y *P. incisivus*. Dado que la Colección Ameghino (MACN) cuenta con numerosos ejemplares asignados a ambas especies, ingresados entre 1889 y 1895, y que Ameghino (1895, inédito hasta 1920) no hace referencia a ejemplares específicos, en la descripción anatómica se comentarán e intentarán asociar estas descripciones de Ameghino (1895, inédito hasta 1920) a especímenes particulares.

Ameghino (1898: fig. 74.a y 74.b) ilustra la serie dentaria superior de *P. australis* y *P. incisivus*. Si bien no indica número de colección, los especímenes corresponden a MACN A 4754-4755 y MACN A 7655 respectivamente. Como se comentará en la descripción anatómica, dichas identificaciones no están fundamentadas.

Scott (1903) es el primer autor en revisar y estudiar comparativamente los especímenes de *P. australis* y *P. incisivus* depositados en el MLP y en la Colección privada de Ameghino (MACN); además, de asigna a ambas especies ejemplares nuevos. Scott (1903) mantiene la sinonimia de *P. incisivus* con *P. australis* propuesta por Lydekker (1894). Scott (1903: lám. XXVIII, lám. XVIII, fig. 1, lám. XXII, lám. XXIII, Lám. XXIV, figs. 1-6, lám. XXV, figs. 1, 5-10, lám. XXVI, figs. 2-8) ilustra y figura dos especímenes nuevos (YPM PU 15212 y YPM PU 15007), dos del MLP (MLP 68-VI-25-310 y MLP 16-15) y dos de la colección privada de Ameghino que no se pudieron identificar con certeza (¿MACN A 4754? y ¿MACN A 7655?).

Hoffstetter (1958: figs. 19.A, 22.A y 26 ) ofrece una breve descripción del género *Propalaehoplophorus* y reproduce algunos ejemplares de *P. australis*. En la figura 19. A, ilustra un osteodermo figurado por Ameghino (1889: lám. LI, fig. 6), el cual corresponde a *Propalaehoplophorinae* gen. et sp. indet.; en las figuras 22.A y 26, reproduce, respectivamente, el ejemplar MLP 16-15 completo y su serie dentaria inferior, y una vista dorsal del ejemplar YMP PU 15212 que toma de Scott (1903: lám. XXII, lám. XXIV, fig. 6, lám. XXIII, fig. 3) y que corresponden a *P. australis*.

Paula Couto (1979) ofrece una serie de caracteres de *Propalaehoplophorus* y reproduce los mismos ejemplares que Hoffstetter (1958), excepto el osteodermo no asignable a *P. australis* figurado por este último (Hoffstetter 1958: fig. 19.A).

Patterson *et al.* (1989) describen la región auditiva de *P. australis* tomando como referencia el ejemplar P 13205, que en realidad es asignable a *Propalaehoplophorinae* indet.

Vizcaíno *et al.*, 2006 realizan un estudio acerca de la superficie oclusal de diferentes xenartros y consideran el ejemplar MLP 16-15 como *P. australis*.

Dos estudios filogenéticos modernos consideran el espécimen MLP 16-15 como *P. australis* y aportan numerosos caracteres a su descripción anatómica; Croft *et al.* (2007) realiza un análisis de 26 caracteres cráneo-mandibulares, postcraneos y de la coraza, y en su trabajo sólo menciona el ejemplar antedicho. Luego, Fernicola (2008) incluye en un análisis filogenético de los Glyptodontidae el ejemplar MLP 16-15 asignado a *P. australis*; dado que releva 83 caracteres cráneo-mandibulares es un gran aporte a la anatomía de esta especie, o al menos de este ejemplar.

Por último, Vizcaíno (2009: fig. 3.H), en una actualización del conocimiento de la morfología dentaria de los Xenarthra, asigna a *P. australis* el ejemplar YMP PU 15007, el cual figura.

En síntesis, las series tipo de *P. australis* y *P. incisivus* están extraviada, las caracterizaciones originales de Ameghino (1887) no ofrecen caracteres diagnósticos y las descripciones ampliadas de Ameghino (1889) son una mezcla de caracteres relevados sobre las series tipo extraviadas en el MLP y sobre nuevos restos de su colección privada no asignables a *P. australis* o *P. incisivus*. Más tarde, Mercerat (1891) revisa las series tipo de *P. australis* y *P. incisivus*, y asigna a estos taxones una serie de especímenes, de los cuales se puede identificar el MLP 16-15, representado por un ejemplar muy completo asignado a *P. australis*. Ameghino (1895, inédito hasta 1920) es el único autor en considerar el ejemplar MLP 16-15 como *P. incisivus*. De cualquier manera, a partir de Mercerat (1891), el ejemplar MLP 16-15 es tomado como referencia de *Propalaehoplophorus australis* por la mayoría de los autores que trataron la sistemática, evolución y paleobiología de los gliptodontes (Lydekker, 1894; Scott, 1903; Hoffstetter, 1958; Paula Couto, 1979; Vizcaíno *et al.*, 2006; Croft *et al.*, 2007; Fernicola, 2008) sobre todo a partir de Scott (1903).

Cabe insistir en que es principalmente a partir de la obra de Scott (1903) que se empieza a utilizar el ejemplar MLP 16-15 como referencia de *Propalaeohoplophorus australis* y a considerar a *P. incisivus* como sinónimo del antedicho taxón. En esta Tesis se mantiene dicha propuesta de Scott (1903), pero con una salvedad, a saber: los caracteres de los ejemplares MACN A 4754-4755 y MACN A 7655, que fueron erróneamente asignados a *P. australis* y *P. incisivus* respectivamente por Ameghino (1898) y por Scott (1903) no se tendrán en cuenta en la descripción anatómica de *P. australis* dado que estos especímenes son asignados a *Propalaeohoplophorus minus*.

Por lo antedicho, dada las numerosas incertidumbres acerca de la serie tipo original y de los materiales asignados, el autor de esta Tesis Doctoral considerará los ejemplares MLP 16-15 (**Lám. 37 y 38**) y YMP PU 15212 (**Lám. 39**) como paradigma de *Propalaeohoplophorus australis*; en la descripción anatómica se detallarán los aportes a esta especie realizado por diversos autores y se comentarán las asignaciones erróneas de ejemplares a ella. Se destaca que acciones nomenclaturales como la designación de neotipo para *P. australis*, a criterio del autor de esta Tesis, exceden su marco, y se reservan para futuros trabajos, aunque queda claro que el ejemplar MLP 16-15 es el que reúne todas las condiciones para una futura designación.

### **Descripción anatómica**

**Escudete cefálico.** Los osteodermos de escudos cefálicos de *P. australis* descritos por Ameghino (1889) y Lydekker (1894), como lo destaca en parte Scott (1903), corresponden a *Eucinepeltus petesatus*.

Scott (1903) describe el escudo cefálico del YMP PU 15212, asignado a *P. australis*. Los osteodermos que lo forman son probablemente 28 ó 29. En la región posterior están ordenados en tres hileras transversales, las dos posteriores cada una de cuatro osteodermos y la tercera de tres; en la región anterior hay 9 ó 10 osteodermos menores ordenados en hileras longitudinales, y dorsal y posteriormente a las órbitas una serie de 4 pequeños osteodermos. Los osteodermos mayores son los 4 correspondientes al par central de las dos bandas

posteriores. El dibujo de los osteodermos consiste en una figura central relativamente convexa, rodeada de figuras poligonales menores. Los forámenes están ordenados en dos círculos concéntricos y son mucho más conspicuos que los de la coraza. La superficie de los osteodermos es suave y está finamente punteada (**Lám. 39**).

**Coraza dorsal.** Ameghino (1887), en la caracterización original de *P. australis* y *P. incisivus*, menciona que los osteodermos de *P. incisivus* son más delgados que los de *P. australis* y que la coraza de *P. australis* era pequeña y gruesa. Como ya se dijera, estos ejemplares no se pudieron ubicar en el MLP.

Ameghino (1889) ofrece una descripción más detallada de los osteodermos de *P. australis* y *P. incisivus*, pero sin indicar diferencias diagnósticas entre ambas especies. Ameghino (1889) destaca que se conservan una gran cantidad de osteodermos de *P. australis*, pero en su Colección (MACN A) sólo hay seis (MACN A 1028-1035) (hay otros, pero fueron colectados después de 1889); por lo tanto, debe referirse entonces a aquéllos depositados en el MLP, pero estos últimos no se pueden identificar. Ameghino (1889) destaca que los osteodermos son pentagonales o hexagonales en la región dorsal, y rectangulares en la región lateral. Los osteodermos más grandes del centro de la coraza parecen ser más delgados. La superficie externa es algo convexa, con una figura central circular lisa, un poco elevada en el centro y rodeada por 10 u 11 figuritas pentagonales, separadas por surcos angostos, con pequeños forámenes en las intersecciones de los surcos. En la región anterior del osteodermo se observan figuras accesorias. Los osteodermos laterales tienden a una forma rectangular. La superficie expuesta muestra una figura central elíptica, que adquiere una forma ovoidea en los márgenes, y está rodeada por figuras periféricas, las menores anterior y lateralmente y las más grandes posteriormente. La descripción de Ameghino (1889) de los osteodermos de *P. incisivus* no aporta caracteres diferentes de aquéllos mencionados para *P. australis*.

Mercerat (1891) ofrece una descripción de la coraza de *Propalaeophlophorus*, pero dado que este autor considera *Asterostemma* como sinónimo del primero, y no hace referencia

a especímenes en particular, los caracteres no se pueden asociar a algún género o especie de Propalaeophophorinae en particular. En cualquier caso, la descripción de Mercerat (1891) no señala caracteres relevantes dado que es muy general; sin embargo, se destaca de la descripción la primera mención de osteodermos móviles en la región antero-lateral para *Propalaeophophorus*.

Lydekker (1894) destaca que los osteodermos ilustrados por Ameghino 1889 (lám. LI, figs. 3-5), asignados a *P. incisivus*, se encuentran representados en las corazas que el autor inglés figura en su obra y que aquí se identifican como MLP 16-13 (lám. XXIX, fig. 1), MLP (-) (lám. XXIX, fig. 3) y MLP 16-11 (lám. XXIX, fig. 4). Lydekker (1894) menciona que la elevación de la figura central de los osteodermos se debe a la edad avanzada de los individuos. Otro carácter destacable de la descripción de Lydekker (1894) es la presencia de tres hileras de osteodermos móviles en la región antero-lateral de la coraza de *Propalaeophophorus*.

Ameghino (1895, inédito hasta 1920), rechaza la hipótesis de Lydekker (1894) de que la elevación de la figura central de los osteodermos se deba a la edad avanzada de los individuos y, en cambio, sugiere que dichas diferencias corresponden a dos taxones diferentes, *Propalaeophophorus* y *Cochlops*, el primero con las figuras centrales convexas poco elevadas y el segundo con las figuras centrales y periféricas de algunos osteodermos muy elevadas a modo de tubérculos.

Ameghino (1895, inédito hasta 1920) menciona que la coraza de *P. australis* se distingue por los osteodermos de la región posterior, cuya figura central está más elevada y es más convexa que las periféricas; en la Colección Ameghino (MACN) esta región de la coraza no está representada para esta especie; Ameghino (1895, inédito hasta 1920) se refiere al ejemplar MLP 16-13 figurado por Lydekker (1894: lám. XXIX, fig. 1) (**Lám. 40**) y lo asigna a *P. australis*. En cuanto a *P. incisivus*, menciona que se diferencia de *P. australis* por presentar los osteodermos de la región posterior de la coraza con las figuras centrales menos

elevadas y los osteodermos de la última hilera posterior con la figura central menos desarrolladas. En la Colección Ameghino (MACN) el ejemplar MACN A 4698 presenta, en efecto, estos caracteres; sin embargo no hay evidencias para asignarlo a *P. incisivus*, y dado que no presenta caracteres relevantes se lo refiere a Propalaeohoplophorinae indet. Ameghino (1895, inédito hasta 1920) asigna además a *P. incisivus* los ejemplares MLP 16-11 y MLP (-) figurados por Lydekker (1894: lám. XXIX, figs. 3-5), que este último considera como de *P. australis*.

En conclusión, las diferencias encontradas entre las corazas de *P. australis* y *P. incisivus* por Ameghino (1895, inédito hasta 1920) no son tales, dado que la identificación de ejemplares por este último autor a *P. incisivus* no se justifica.

Scott (1903) destaca que la coraza del ejemplar YPM PU 15212 tiene tres hileras móviles de osteodermos un lado y ninguna del otro, pero no menciona sobre qué lado se encuentran, y la mayor parte de la coraza está actualmente extraviada.

**Coraza caudal.** Ameghino (1889) menciona que de la coraza caudal se conserva la extremidad terminal del tubo caudal y dos hileras de osteodermos que constituyen el antepenúltimo o penúltimo anillo (**Lám. 41**). El anillo conservado está formado por dos hileras de osteodermos, la anterior con osteodermos más grandes y con una zona de articulación anterior para la imbricación con el anillo siguiente, y la hilera posterior también con nueve osteodermos de menor tamaño. Los osteodermos pueden presentar una o dos figuras periféricas anteriores y forámenes en los surcos de unión entre osteodermos. La última porción es un cono formado por dos hileras de osteodermos, la posterior de cuatro y la penúltima de ocho, y finaliza en un extremo romo de cinco o seis osteodermos irregulares; estos osteodermos son elíptico-romboidales, sin un dibujo definido, y los dorsales presentan una elevación media dorsal a modo de carena. Dado que en la Colección Ameghino (MACN) no hay ninguna porción de estuche caudal asignada a *P. australis*, Ameghino (1889) hace referencia a materiales de la serie tipo depositada en el MLP; la descripción ofrecida por este

autor coincide con el ejemplar MLP 68-VI-25-310; sin embargo, este resto no está asociado a otros que permitan asignarlo a *P. australis*.

Mercerat (1891) prácticamente menciona los mismos caracteres que Ameghino (1889) acerca del estuche caudal.

Lydekker (1894: lám. XXX, figs. 4 y 5) figura dos fragmentos de la porción terminal del estuche caudal por él asignados a *P. australis*, que se corresponden con los especímenes MLP 16-17 y MLP 16-16 (**Lám. 41**); sin embargo, dado que son elementos aislados no hay evidencias para referirlos a esta especie, pero tampoco hay evidencias para no asignarlos, por lo tanto se mantiene su asignación original.

Scott (1903: lám. XXVIII, figs. 2 y 3) figura dos fragmentos de estuche caudal (MLP 68-VI-25-310) que asigna a *P. australis*; ofrece además una descripción, pero dado que no todos los caracteres se observan en los ejemplares figurados es probable que también haya tenido en cuenta aquí los ejemplares mencionados por Lydekker (1894). Scott (1903) menciona que la porción anterior del estuche caudal está formado por cinco o seis anillos, cada uno compuesto por dos hileras de osteodermos. Los osteodermos poseen un dibujo similar a los de la coraza, excepto por las figuras periféricas restringidas a la región anterior de ellos. En la porción posterior los osteodermos están poco imbricados y no poseen dibujo, pero están finamente punteados. El estuche finaliza en un solo osteoderma de forma irregular.

Probablemente, los especímenes a los que hacen referencia Lydekker (1894) y Scott (1903) sean aquéllos que describe Ameghino (1889); no obstante, la asignación de éstos a *P. australis* es muy cuestionable, dado que no están asociados a elementos craneo-mandibulares.

**Cráneo.** A nivel craneano, Ameghino (1887) menciona que *P. australis* presenta el M1 a siete mm detrás de la abertura nasal, el M3 bilobulado labialmente, el M5 de 14 mm de diámetro antero-posterior y una longitud de los cinco primeros molariformes superiores de 51 mm. En cuanto a *P. incisivus* destaca que presenta un incisivo superior caedizo más aparente

que en *P. australis*, el M1 al nivel de la abertura nasal, el M5 de 12 mm de diámetro antero-posterior y una longitud de la serie dentaria superior 89 mm.

Ameghino (1899) destaca que *P. australis* se conoce por la región anterior deformada y destrozada de un cráneo con la mayor parte de los molariformes. En su colección los únicos elementos craneanos corresponden a campañas paleontológicas posteriores a esta obra, y por lo tanto es obvio que Ameghino (1889) se refiere a un ejemplar de la serie tipo extraviada (MLP). Ameghino (1889) menciona que de la región dorsal del cráneo de este ejemplar se conserva la parte anterior de los nasales; el paladar está deformado pero se angosta posteriormente; el intermaxilar presenta por delante del M1 un pequeño foramen que supone pertenece a un incisivo caedizo; el tamaño de los molariformes aumenta gradualmente del M1 al M5 y disminuye desde el M5 al M8. La longitud de la serie dentaria superior es de 86 mm y el ancho del paladar es de 19 mm a nivel del M1 y de 25 mm posteriormente.

Ameghino (1899) menciona que *P. incisivus* se conoce por un cráneo destrozado pero con el paladar y la mayoría de los molariformes conservados. En la Colección Ameghino (MACN) hay varios ejemplares asignados a *P. incisivus*, pero corresponden a campañas paleontológicas posteriores a esta obra o no presentan los caracteres mencionados por Ameghino (1889), por lo cual se infiere que este autor debe referirse a un ejemplar de la serie tipo extraviada (MLP). Ameghino (1889) destaca que el intermaxilar de *P. incisivus* presenta dos forámenes por delante del M1, los cuales corresponden a sendos incisivos caedizos. La longitud de la serie dentaria superior es de 88 mm y el ancho del paladar es de 24 mm a nivel del M7-8 y de 19 mm a nivel del M5, angostándose más anteriormente.

Ameghino (1889) indica que los dos primeros molariformes superiores de *P. australis* y *P. incisivus* son completamente elípticas. A continuación se describen los molariformes superiores de *P. australis* indicando las diferencias con *P. incisivus* marcadas por Ameghino (1889). El M1 es el más pequeño, está implantado en la parte anterior del maxilar, es de sección elíptico-cilíndrica, con su eje mayor en dirección transversal al eje de la serie dentaria

y mide cinco mm por cuatro mm. El M2 cilíndrico (elíptico en *P. incisivus*), mide seis mm de diámetro por cuatro mm; el eje es oblicuo al de la serie dentaria. El M3 es de sección elíptica, con su eje mayor coincidente con el eje de la serie dentaria, la cara labial es convexa y con un pequeño surco perpendicular en el centro; la cara lingual con una pequeña arista perpendicular en el centro; mide diez mm por cuatro mm. El M4 (no conservado en *P. incisivus*) presenta labialmente dos columnas perpendiculares que limitan un surco perpendicular amplio y profundo; la cara lingual con dos surcos perpendiculares poco profundos, separados por una columna perpendicular central; mide 13 mm por cinco mm. El M5 presenta un principio de división en tres prismas; labialmente hay dos columnas perpendiculares, formadas por los prismas anterior y posterior, cada una de ellas dividida a su vez en dos columnas secundarias por un surco perpendicular poco profundo; entre las dos columnas principales queda un espacio en donde se ubica una columna perpendicular pequeña, de manera que el molariforme presenta sobre el lado labial cinco columnas perpendiculares (no observadas en *P. incisivus*), separadas por cuatro surcos; la cara lingual presenta tres columnas perpendiculares, separadas por dos surcos; mide 12-14 mm de diámetro antero-posterior y 5 a 6 mm de ancho. La presencia de cinco columnas labiales en el M5 no se ha encontrado en ningún ejemplar estudiado en esta Tesis. El M6 (no conservado en *P. australis*) tiene el mismo patrón que el M5, pero con el lóbulo lingual del prisma anterior más desarrollado; mide 12 mm por 7 mm. El M7 presenta tres prismas de iguales proporciones; labialmente, se ubican tres columnas perpendiculares, la posterior subdividida en dos columnas por un surco perpendicular externo; mide 12-11 mm de diámetro anteroposterior y 7-5 mm de diámetro transversal. El M8 (mal preservado en *P. australis*) presenta las dos columnas del prisma posterior de igual tamaño y el lóbulo postero-externo débilmente dividido en dos lóbulos; mide 10 mm por 6-5 mm.

Del análisis de los caracteres ofrecidos por Ameghino (1887; 1889) para diferenciar *P. australis* de *P. incisivus* se desprende que la única diferencia significativa encontrada es, por un lado, la presencia de dos forámenes de incisivos caedizos en *P. incisivus* y uno solo en *P.*

*australis*; por otro, la posición del M1 en relación a la abertura nasal. Sin embargo, dado que las regiones anteriores de los cráneos de ambos especímenes estaban deformados y mal preservados, dichos caracteres no son confiables (Ameghino, 1889). La última diferencia, radica en el M2, cilíndrico en *P. australis* y elíptico en *P. incisivus*, aunque esta variación se ha encontrado incluso entre los correspondientes dientes inferiores, derecho e izquierdo, de un mismo individuo (*i. e.* MLP 16-15).

Mercerat (1891) menciona que en los ejemplares craneanos de la series tipo de *P. australis* y *P. incisivus* no se observan los forámenes de incisivos caedizos mencionados por Ameghino (1889), debido a que no se ha conservado esta región en los respectivos cráneos. Se observan en el intermaxilar algunos pequeños forámenes que no corresponderían a incisivos, dado que se ubican en posiciones variables. Mercerat (1891) no ofrece descripción de *P. incisivus*. En cambio, incluye medidas de los molariformes y craneanas del ejemplar MLP 16-15 (*P. australis*) pero no una descripción morfológica; solamente destaca que el m2 derecho es de mucho menor tamaño que el m<sub>2</sub> del lado izquierdo, el cual se asemeja al m3 de ambos lados.

Ameghino (1891d), en respuesta a Mercerat (1891), afirma que los cráneos y mandíbulas de *Propalaeohoplophorus* presentan forámenes de incisivos temporarios por delante del primer molariforme, y que si no se observan en la serie tipo de *P. australis* y *P. incisivus* es porque se deterioraron los ejemplares.

Lydekker (1894: lám. XXXI, figs. 1 y 1.a; lám. XXXII) figura el ejemplar MLP 16-15, asignado a *P. australis* por Mercerat (1891); destaca que presenta los maxilares excluidos de la apertura nasal y los M1-2 de forma cilíndrica, mientras que los M3-4 son más sencillos que los posteriores.

Ameghino (1895, inédito hasta 1920) menciona que el cráneo de *P. australis* se distingue por presentar los nasales ahusados y extendidos anteriormente sobrepasando el intermaxilar, así como el paladar poco ensanchado posteriormente; el cráneo tiene un largo

total de 170 a 180 mm y la serie dentaria 100 mm. En la Colección Ameghino (MACN) hay dos nuevos especímenes que fueron ingresados después de 1889 y antes de 1894, asignados a *P. australis*, que son aquellos a los que hace referencia Ameghino (1895, inédito hasta 1920). Un ejemplar consiste en un cráneo con la rama mandibular derecha (MACN A 4754-4755) y el otro en una rama mandibular derecha asociada a 14 osteodermos (MACN A 7642-7643). Sin embargo, los caracteres de los molariformes de estos nuevos especímenes no coinciden con la descripción de *P. australis* de Ameghino (1889) fundamentalmente a nivel de los primeros cuatro molariformes, que en los nuevos restos son más complejos. Ameghino (1895, inédito hasta 1920) menciona que *P. incisivus* se distingue de *P. australis* por sus nasales un poco más anchos anteriormente y más cortos, los cuales no sobrepasan el intermaxilar, y por el paladar más ensanchado posteriormente; el cráneo mide 160 mm de largo y la serie dentaria nueve cm. Ameghino (1895, inédito hasta 1920) probablemente se refiere al ejemplar MACN A 7655, que es el cráneo más completo asignado a *P. incisivus* en su Colección. Ameghino (1895, inédito hasta 1920) refiere a *P. incisivus* el ejemplar MLP 16-15 figurado por Lydekker (1894: láms. XXXI y XXXII) y asignado por este último a *P. australis*; sin embargo, los caracteres de los molariformes del nuevo ejemplar no coinciden con la descripción de *P. incisivus* de Ameghino (1889) ni con el ejemplar MLP 16-15, fundamentalmente a nivel de los primeros cuatro molariformes que en los nuevos restos son más complejos.

En consecuencia, las diferencias craneanas entre *P. australis* y *P. incisivus* indicadas por Ameghino (1895, inédito hasta 1920) no son tales, dado que la asignación de los nuevos ejemplares en que basa dichas descripciones no está fundamentada y los especímenes MACN A 4754-4755 y MACN A 7655 son reasignados a *Propalaehoplophorus minus*.

Scott (1903) destaca que los molariformes superiores presentan la división del lóbulo postero-externo débilmente marcada o ausente. El M1 es el menor de todos, cilíndrico; el M2 siempre mayor que el M1 y más variable en tamaño, de forma elíptica alargada; el M3 aún

mayor, externamente bilobulado por un pilar central e internamente suavemente trilobulado por dos surcos verticales poco profundos; el M4 con dos columnas labiales y una lingual; el M5 es trilobulado interna y externamente, con lóbulos linguales más grandes; los restantes M6-8 se parecen al M5, pero con un progresivo aumento en el tamaño de los lóbulos externos, dándole progresivamente a cada molariforme una forma más simétrica, aunque los lóbulos internos siguen siendo los de mayor tamaño; la división del lóbulo postero-externo en dos pilares es más evidente en el M6 y mucho menor o ausente en el M7 y en el M8 (**Lám. 37, Fig. C; Tabla 6**).

El cráneo es angosto y elongado, la convexidad de la región anterior del cráneo es moderada y el rostro, aunque variable, es relativamente largo, de modo que el perfil superior del cráneo muestra un descenso gradual desde la eminencia parietal hacia la región más anterior; el rostro se estrecha anteriormente y tiene una fosa profunda en los maxilares por delante del proceso cigomático. Los arcos cigomáticos son largos, pero no se extienden mucho hacia afuera de la pared craneana; las aberturas temporales son entonces angostas y largas, mientras que el borde ventral del arco posee una suave inclinación ventral y anteriormente. El proceso suborbital del yugal y del maxilar es corto y con una posición casi vertical (ángulo recto con el plano de los molariformes superiores). El yugal presenta el proceso postorbital poco desarrollado, mientras que en el frontal está bien indicado. Los cóndilos occipitales se proyectan ventral y posteriormente. El canal infraorbitario es en ocasiones simple y a veces doble (**Lám. 37, Figs. A y B**).

**Mandíbula.** Ameghino (1887), en la caracterización original de *P. incisivus*, menciona que la longitud de la serie dentaria inferior es de 94 mm.

Ameghino (1899) destaca que *P. australis* está representado por varios fragmentos mandibulares; describe un fragmento de rama mandibular con cuatro molariformes que interpreta como los m2-5, pero que según su propia descripción corresponden al m3-6, y otro fragmento de rama mandibular con la parte posterior del m6 y los m7-8 algo gastados. Esta

descripción no coincide con el único fragmento mandibular asignado a *P. australis* en la Colección Ameghino (MACN A 1043) e ingresado hasta la fecha de publicación de dicha obra, por lo cual debe referirse a ejemplares depositados en el MLP. Ameghino (1889) menciona que *P. incisivus* está representado por una rama mandibular casi completa con los molariformes y la región basal de la rama ascendente. En el MLP hay tres lotes con fragmentos mandibulares: MLP 68-VI-332-333, MLP 68-VI-324-330 y MLP 68-VI-331; sin embargo, están muy deteriorados y faltan muchos molariformes, y coinciden tanto con la descripción de *P. australis* como con la de *P. incisivus*.

Revisando las descripciones de Ameghino (1889) de la rama mandibular de *P. australis* y de *P. incisivus*, no se encuentran diferencias diagnósticas entre ambas, excepto variantes mínimas en algunas medidas; sumado esto a que no se pueden identificar con certeza dichos materiales y que no tenemos seguridad de la asociación de estas con los elementos de las series tipo, se ofrecerá una síntesis de la descripción general de la rama mandibular más completa mencionada por Ameghino (1889), que pertenece según este autor a *P. incisivus*. Los molariformes aumentan de tamaño desde el m1-5 y disminuyen a partir del m5; por delante del m1 no se observan forámenes de incisivos temporarios; presenta dos forámenes mentonianos, uno menor debajo del m3 y otro mayor debajo del m3, la longitud total de la rama mandibular es de 148 mm, la altura debajo del m4 es de 33 mm y debajo del m7 de 37 mm; la longitud de la serie dentaria es de 95 mm. El m1 es elíptico, con el eje mayor oblicuo al de la serie dentaria y mide 5 mm por 3 mm. El m2 es igual al anterior e implantado de la misma manera, y mide 7 mm por 4 mm. A partir del m3 los molariformes presentan una morfología triprismática bien marcada, sin lóbulos accesorios y aumentan de tamaño hasta el m5 que mide 14 mm por 5 mm y a partir de este mantienen aproximadamente el mismo tamaño hasta el m8 que mide 12 mm por 4 mm (**Lám. 38, Figs. A, B y C; Tabla 7**).

Scott (1903), a base del MLP 16-15 y del YPM PU 15212, menciona que *P. australis* presenta el m1 de forma elíptica-subcilíndrica o elíptica-longitudinal; el m2 es de igual

morfología que el m1 pero de mayor tamaño, pudiendo variar entre las dos series derecha e izquierda; el m3 es más grande y no muy claramente trilobulado en el lado externo; el m4 es aún mayor, más claramente trilobulado; los m5-8 son trilobulados, tanto interna como externamente, y pueden ser descriptos como compuestos por tres prismas verticales, sin surcos demarcando lóbulos accesorios (**Lám. 38, Fig. C**).

*Propalaehoplophorus minus* Ameghino, 1891c: 326

#### **Láminas 42-44**

#### **Sinonimia**

*Propalaehoplophorus minus*: Ameghino, 1894: 427; 1895 (inédito hasta 1920: 609); 1898: 210; Mones, 1986: 234 (Material tipo, MACN A 4757).

*Propalaehoplophorus minor*: Trouessart, 1898: 1124; Scott, 1903: 137; Trouessart, 1905: 806; Carlini *et al.*, 1997: 223; Carlini *et al.*, 2008b: 140. Según ICZN, Art. 33.3, “*minor*”, es una grafía posterior incorrecta de “*minus*”.

**Holotipo.** MACN A 4757, rama mandibular derecha (**Lám. 42**).

**Localidad tipo.** Corriguen Kaik, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Material referido.** AMNH 9197, cráneo y coraza (**Láms. 43 y 44**); MACN A 4754-4755, cráneo y mandíbula izquierda; MACN A 7655, cráneo; MACN A 7656, cráneo; YMP PU 15007, cráneo.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** Sin localidad: AMNH 9197; Corriguen Kaik: MACN A 4754-4755, MACN A 7655 y MACN A 7656; Coy Inlet: YMP PU 15007. Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Caracterización original** (Ameghino, 1891c: 326). “*Tamaño notablemente menor que P. incisivus; parte sinfisaria mas angosta y prolongada; muelas mas comprimidas y de conformación mas grácil; longitud de las 8 muelas inferiores 89 mm; alto de la rama*

horizontal debajo de la cuarta muela, 30 mm, debajo de la parte posterior de la sexta, 33 mm”.

**Diagnosis.** Cráneo más corto, más estrecho dorsalmente y más bajo que el de *P. australis*.

Los primeros dos o tres molariformes inferiores y superiores más complejos que en *P. australis* y ubicados oblicuamente a la línea longitudinal de la serie dentaria, mientras que la división del lóbulo postero-externo en los demás molariformes está menos indicada. Rama horizontal mandibular menos convexa ventralmente, y sínfisis mandibular más larga y ancha que en *P. australis*. Los m1-2 son prácticamente cilíndricos y la trilobulación de los molariformes aparece a partir del m4-5. Los m1-2 presentan una columna lingual y son alargados, mientras que son prácticamente cilíndricos en *P. australis*; los m3-4 ya presentan una trilobulación manifiesta. Los osteodermos de la región postero-dorsal y postero-lateral con las figuras periféricas y central globosas o convexas, nunca elevadas en forma de cono.

**Comentarios.** En la caracterización original de *P. minus*, realizada a base de una rama mandibular derecha, Ameghino (1891c) no indica detalles que permitan identificar el espécimen en cuestión; sin embargo, Ameghino (1898: fig. 74 c) figura una rama mandibular derecha que coincide con la caracterización original, identificada en la Colección Ameghino con MACN A 4757 (**Lám. 42**).

Ameghino (1895, inédito hasta 1920) describe brevemente el cráneo de esta especie, pero no indica a qué ejemplar de su colección hace referencia. Sin embargo, en la Colección Ameghino (MACN), sólo hay dos ejemplares (además del holotipo) asignados a *P. minus*, a los cuales se refiere Ameghino (1895, inédito hasta 1920): el ejemplar MACN A 7657-7658, representado por un cráneo con la rama mandibular derecha y cuatro osteodermos, todos los elementos muy deteriorados, y el espécimen MACN A 7659, que consiste en un cráneo sin los molariformes. Dado que el holotipo de *P. minus* es una rama mandibular y que el ejemplar MACN A 7657-7658 no presenta los caracteres de dicho espécimen (*i.e.*, sínfisis mandibular mucho más corta), y que el MACN A 7659 es un cráneo aislado, ambos especímenes se

asignan aquí a Propalaeophlorinae indet. Por lo tanto, la descripción de elementos craneanos de Ameghino (1895, inédito hasta 1920) no corresponden a *P. minus*.

Scott (1903: lám. XXVII, lám. XXIV, fig. 14, Lám. XXV, figs. 2-4, Lám. XXVI, fig. 1, lám. XXVII), asigna a *P. minus* el espécimen AMNH 9197 (**Lám. 43 y 44**), consistente en un cráneo sin la mandíbula, gran parte de la coraza y elementos postcraneanos. Scott (1903) destaca que el material tipo de *P. minus* es una rama mandibular; consecuentemente, dado que este elemento falta en AMNH 9197, su asignación es tentativa. De cualquier manera, Scott (1903) lo describe detalladamente e indica que pertenece una especie diferente de *P. australis*.

Simpson (1947) destaca que la rama mandibular tipo de *P. minus* podría corresponder a *Asterostemma*; este autor se basa en la mayor complejidad de los molariformes de *Asterostemma* (= *Boreostemma*) del norte de América del Sur, aunque estas formas resultaron corresponder a taxones diferentes de los Propalaeophlorinae patagónicos (Carlini, *et al.* 2008b).

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Scott (1903), en la descripción genérica de *Propalaeophlorus*, describe fundamentalmente la coraza AMNH 9197 asignada a *P. minus*, pero menciona que no encuentra diferencias significativas con la coraza YMP PU 15212 asignada a *P. australis*.

La coraza está formada por 27 hileras transversales de osteodermos a lo largo del margen ventral, pero no más de 19 ó 20 en la línea media dorsal. La escotadura anterior posee los bordes proyectados anteriormente más allá del límite dorsal. La primer hilera está compuesta por osteodermos pequeños, los menores de la coraza, y su ornamentación es sencillamente una figura central, con las figuras laterales ausentes o reducidas. Las proyecciones laterales anteriores de la coraza están formadas por la duplicación de las primeras hileras de osteodermos. En los lados de la coraza hay dos hileras de osteodermos móviles, que se extienden dorsalmente hasta un tercio de la altura de la coraza (**Lám. 44**).

Los osteodermos se vuelven más grandes y delgados hacia la región dorsal posterior, alcanzando el tamaño máximo en la región pélvica; en cada hilera transversal se tornan más pequeñas hacia los márgenes. El patrón de ornamentación es el de una figura central grande, que en la región anterior y lateral de la coraza es ovoide y en la región media y posterior se vuelve subcircular; en la mayoría de los osteodermos esta figura central es plana, pero en la región posterior es ligeramente convexa. Esta gran figura central es algo excéntrica y se ubica más cerca del margen posterior del osteodermo; está delimitada por un surco poligonal, del cual parten cortos surcos que delimitan las figuras periféricas, de las cuales usualmente hay una hilera en cada osteodermo; debido a la posición excéntrica de la figura central, las periféricas anteriores son un poco más grandes que las posteriores. Algunos osteodermos de la región latero-posterior poseen una hilera, a veces completa, de figuras periféricas anteriores accesorias. Un pequeño foramen pilífero se ubica en la unión del surco principal con los radiales y en las intersecciones de estos últimos. Los osteodermos marginales anteriores no tienen figuritas periféricas anteriores y poseen pequeñas periféricas posteriores; en el margen posterior las figuras periféricas posteriores están ausentes y la figura central se alarga en una punta roma, formando el margen posterior aserrado.

En los márgenes laterales los osteodermos poseen figuras periféricas anteriores chicas y la angosta y alargada figura central forma el verdadero margen; como cada una de estos osteodermos aumentan su tamaño posteriormente, la porción posterior de cada una se proyecta debajo del nivel de la siguiente, produciendo un borde moderadamente aserrado.

Scott (1903) menciona que la coraza AMNH 9197 asignada a *P. minus* tiene 52.9 cm de largo en el borde ventral y cerca de 49.2 cm en la línea dorsal media, ambas medidas sin la curvatura; el ancho es máximo a la altura de la primera banda móvil es de 37.8 cm.

**Cráneo.** Ameghino (1895, inédito hasta 1920) menciona que *P. minus* presenta un cráneo con una frente mucho más convexa que *P. incisivus*, con la región parieto-occipital muy estrecha, el paladar angosto y las series dentarias paralelas, no convergentes; el cráneo mide 140 mm de

largo y el paladar 18 mm de ancho, mientras que las series dentarias miden entre 80 y 85 mm. Se recuerda que estos caracteres provienen de ejemplares no asignables a *P. minus*.

Scott (1903) destaca que los molariformes conservados son el M1, M2, M7 y M8; la morfología de los restantes es inferida por los alveolos. El M1 es muy pequeño, con el eje mayor transversal a la serie dentaria y en forma de “D”; el M2 también es pequeño, de forma arriñonada y no lobulado; el alveolo del M6 indica una división del lóbulo postero-externo más marcada que en *P. australis*, acercándose a la condición de *Cochlops*; lo mismo para el M7, que además se caracteriza por la profundidad del surco medio vertical de la cara anterior, dividiendo el prisma anterior en lóbulos interno y externo más claramente que en *P. australis*; el M8 posee un surco similar en la cara anterior, pero el lóbulo postero-externo es simple (Lám. 43, Fig. C; Tabla 6).

El cráneo es de proporciones diferentes de aquéllas de *P. australis*, es más corto y más amplio, con una región posterior más elongada y ancha, y un rostro más corto; el occipucio es más alto y más amplio, y su cresta mucho más regularmente curvada, los márgenes del foramen *mágnum* más prominentes, dándole al canal una forma tubular; los cóndilos son más grandes y más elevados sobre el plano de los dientes; La frente está mucho más inflada y redondeada por el desarrollo de los senos frontales y no posee una depresión en la línea media. El descenso del perfil superior desde la frente hasta el hocico es mucho más escalonado y la constricción post-orbital está mejor marcada, mientras que el diámetro dorso-ventral del cráneo es mayor en cualquier lugar que se considere; la región naso-frontal es más corta, amplia y menos aguzada; no presenta fosa preorbitaria en el maxilar; La altura vertical de las narinas posteriores es mucho mayor; los arcos cigomáticos más cortos, pero más curvados hacia afuera, por lo cual el foramen temporal resulta más ancho. El diámetro dorso-ventral del yugal es mayor y su proceso postorbital mucho más desarrollado, mientras que el del frontal lo es menos. El gran proceso descendente suborbital del yugal y del maxilar es definitivamente más largo y posee una clara inclinación hacia atrás. El paladar es

relativamente más ancho y mucho menos profundamente interrumpido por las aberturas de las narinas posteriores (**Lám. 43, Figs. A y B**).

**Mandíbula.** Ameghino (1891c) indica que *P. minus* presenta la sínfisis más angosta y prolongada en relación a *P. incisivus* (= *P. australis*); los molariformes son más comprimidos y más gráciles; la longitud de la serie dentaria es de 89 mm; la altura de la rama horizontal debajo del m4 es de 30 mm y debajo del m6 de 33 mm (**Lám. 42, Fig. C; Tabla 7**).

Scott (1903) ofrece una descripción de la mandíbula de *Propalaeohoplophorus* en general, la cual se refiere a *P. australis* mayormente, en la cual se identifica un carácter correspondiente a *P. minus*: la presencia en la cara lingual del m2 de un pilar medio vertical.

A diferencia de la rama mandibular de *P. australis*, en *P. minus* la rama horizontal presenta una forma mucho menos convexa ventralmente, es más baja y corta en *P. minus*, y una sínfisis mandibular más larga y ancha (**Lám. 42, Figs. A y B**).

Los primeros tres molariformes se ubican oblicuamente a la serie dentaria, mientras que en *P. australis* están dispuestos en una misma línea longitudinal. Los m1-2 presentan una columna lingual y son alargados, mientras que son prácticamente cilíndricos en *P. australis*; los m3-4 ya presentan una trilobulación manifiesta, que aparece recién en los m4-5 en *P. australis* (**Lám. 42, Fig. C**).

### ***Propalaeohoplophorus* sp.**

**Comentarios.** Ameghino (1901a) menciona un ejemplar asignable a *Propalaeohoplophorus* sp. de la talla de *P. australis* para su "Faune des couches à *Astrapothericulus*" (Ameghino, 1906), aunque no ubicó ningún ejemplar en su colección depositada en el MACN.

Por otro lado, la revisión de especímenes permitió reasignar algunos de ellos ya conocidos y dar a conocer otros nuevos, todos de Fm. Santa Cruz: el CORD PZ 1371-1/2 procedente de Monte Tigre, previamente asignado a *Cochlops debilis* por Tauber (1997a), corresponde a un juvenil de *Propalaeohoplophorus* sp.; CORD PZ 1373 y MPEF Pv- SC-01-

98 de Ea. La Costa, MACN A 4698 de Monte Observación, y MLP 55-XII-13-60 y MLP 55-XII-13-61 de Monte León; estos últimos por el estado de preservación no pudieron ser asignados a una especie en particular.

### 3.2.3.1.2 *Cochlops* Ameghino, 1889: 792

#### **Sinonimia**

*Propalaeophlophorus*: Lydekker, 1894: 45 (*partim*).

*Peltephilus*: McKenna y Bell, 1997: 86 (*partim*). **Nueva sinonimia.**

**Especie tipo.** *Cochlops muricatus* Ameghino, 1889

**Nota.** Especie tipo designada por monotipia original (ICZN, Art. 68.3).

**Especies incluidas.** La especie tipo.

**Diagnosis.** Cráneo del tamaño y proporciones de *Propalaeophlophorus* (Propalaeophlophorinae) pero más corto, bajo y estrecho dorsalmente que *Eucinepeltus* (Propalaeophlophorinae). Tamaño mucho menor que cualquier género de Hoplophorinae (e.g., *Eosclerocalyptus*, *Panochtus*), Doedicurinae (e.g., *Doedicurus*) o Glyptodontinae (e.g., *Glyptodon*). A diferencia de *Eucinepeltus* (Propalaeophlophorinae), los Hoplophorinae (excepto *Plophorus*) y los Glyptodontinae, los molariformes (M5-M8) presentan el lóbulo postero externo bilobulado y más marcado que *Propalaeophlophorus*. Mandíbula robusta, con la rama horizontal más alta dorsoventralmente que *Propalaeophlophorus* y no tan convexa como *Eucinepeltus*. Dibujo de los osteodermos en “roseta” (figura central y una hilera de figuras periféricas) al igual que los Hoplophorinae (Hoplophorini y Palaehoplophorini) y Glyptodontinae; pero diferente de los Glyptatelinae (e.g., *Glyptatelus*) en donde la hilera posterior se reduce. Surco que delimita la figura central y periférica de cada osteodermo con paredes convergentes (en forma de “V”) al igual que los Hoplophorinae Hoplophorini (e.g., *Eosclerocalyptus* y *Neosclerocalyptus*) pero diferente de los Glyptodontinae (e.g., *Glyptodon*

y *Boreostemma*) en donde las paredes son paralelas (en forma de “U”). Superficie de los osteodermos mucho menos rugosa que los Hoplophorini y Palaehoplophorini. Los osteodermos de la región postero-dorsal y postero-lateral con las figuras periféricas y central elevadas en forma de cono, a diferencia de *Propalaehoplophorus* donde son globosas o convexas, *Eucinepeltus* sin elevaciones, *Nopachtus* (Hoplophorinae Panochthini) totalmente convexas. La figura central está rodeada por una sola hilera de figuras periféricas, a diferencia de los Hoplophorinae “Plohophorini” (e.g., *Phlycgaenopyga*) y Panochthini (e.g., *Nopachtus*) en donde hay más de una hilera. La coraza caudal está compuesta por una región de anillos caudales seguidos de un pequeño tubo caudal, más desarrollado que *Eucinepeltus* y *Propalaehoplophorus* pero no tanto como *Palaehoplophorus* (Palaehoplophorini) o *Eosclerocalyptus*.

*Cochlops muricatus* Ameghino, 1889: 792

#### Láminas 45-50

##### **Sinonimia**

*Cochlops muricatus* Ameghino, 1889: 792, lám. L, figs. 9-18, lám. LIII, figs. 1 y 2 (*partim*); 1891b: 251; 1891c: 326; 1894: 427; Lydekker, 1894: 48; Ameghino, 1895 (inédito hasta 1920: 611); 1898: 210; Trouessart, 1898: 1125; Scott, 1903: 143; Trouessart, 1905: 806; Hoffstetter, 1958: 566; Mones, 1986: 234 (identifica erróneamente el material tipo con MACN A 4751).

*Propalaeholophorus australis*: Lydekker, 1894: 45 (*partim*).

**Sintipo.** MACN A (? , ver nota y comentarios), un número indeterminado de osteodermos.

**Localidad tipo.** “Barrancas del río Chico”, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacruzense.

**Nota.** Ameghino (1889, lám. L, fig. 14 y lám. LIII, figs. 1 y 2) ilustra parte de la serie tipo;

sin embargo, dichos osteodermos no pueden identificarse en la Colección Ameghino (MACN). El lote MACN A 1036-1039 (**Lám. 45**) probablemente es parte de la serie tipo original, ya que, si bien dichos osteodermos no son ilustrados por Ameghino (1889), responden en general con la caracterización original y los datos de la ficha acompañante coinciden con aquéllos de los sintipos de los taxones descritos en esa obra; por otro lado, todos los demás materiales asignados a esta especie en dicha colección son posteriores a la obra de 1889.

**Material referido.** MACN A 1036-1039, 13 osteodermos (**Lam. 45**); MACN A 2105-2108 (no ubicado), parte de coraza; MACN A 2109, varias porciones de coraza; MACN A 2110-2111, gran porción de coraza; MACN A 2112, porción de coraza; MACN A 2113, osteodermos de la coraza y porción de coraza caudal (**Lam. 50**); MACN A 2114, porción de coraza caudal y osteodermos de la coraza; MACN A 2118-2120, dos mandíbulas de un individuo y femur; MACN A 2121, rama mandibular derecha y porción de coraza (**Láms. 48 y 49**); MACN A 2122, porción de coraza; MACN A 2123, 20 osteodermos de la coraza; MACN A 4704-4743, treinta osteodermos; MACN A 7660-7661, dos porciones de coraza y un osteoderma; MACN Pv 12188, rama mandibular derecha y tres porciones de coraza; MLP 16-10, porción de coraza; MLP 55-XII-13-64, cinco porciones de coraza; MLP 55-XII-13-102, siete osteodermos; MLP 67-X-26-1, numerosas porciones de coraza y numerosos osteodermos; MLP 67-X-27-1, cinco porciones de coraza; MLP 67-XI-5-1, una porción de coraza; YMP PU 15331, cráneo y porción de coraza (**Láms. 46 y 47**); YMP PU 15867, porción de coraza; YPM PU 16000, gran porción de coraza.

**Procedencia geográfica y estratigráfica.** Sin localidad: MACN A 2105-2108 (no ubicado), MACN A 2109, MACN A 2110-2111, MACN A 2112, MACN A 2113, MACN A 2114, MACN A 2118-2120, MACN A 2121, MACN A 2122, MACN A 2123, MLP 16-10 y YPM PU 16000; “barrancas del río Chico”: MACN A 1036-1039 ; Sheuhen (=Chalía): MACN A 4704-4743 y MACN A 7660-7661; Rincón del Buque: MACN Pv 12188; Monte León: MLP 55-

XII-13-64, MLP 55-XII-13-102, MLP 67-X-26-1, MLP 67-X-27-1, MLP 67-XI-5-1; 10 millas al Sur de Coy Inlet: YMP PU 15331 y YMP PU 15867. Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacruzense.

**Caracterización original** (Ameghino, 1889: 792). *“Las placas que forman la región superior de la coraza tienen de 35 a 45 mm de largo, de 30 a 36 de ancho y solo de 7 a 8 de espesor, siendo todas de cara interna fuertemente cóncava y de cara externa un poco convexa. Estas placas se dividen en dos categorías: unas muestran una figura central elíptica de 15 a 18 mm de largo, de superficie convexa, mas levantada en la parte posterior que en la anterior, rodeada por nueve o diez figuras periféricas poligonales, planas en la región anterior de la placa y más o menos convexas en la posterior, separadas por surcos angostos y poco profundos, con pequeños agujeritos en fondo del surco que rodea a la figura central: toda la superficie externa de esas placas, hasta en el mismo fondo de los surcos, está completamente cubierta de puntuaciones muy perceptibles, que le dan un aspecto áspero o poroso muy particular. Las placas de la segunda categoría presentan una figura central elíptica que se levanta en el medio en forma de una fuerte protuberancia en forma de pezón, casi puntiaguda, rodeada por diez o doce y a veces mas figuritas periféricas, las posteriores de las cuales, separadas unas de otras por fuertes depresiones, se levantan en forma de tubérculos cónico-puntiagudos, pero las anteriores son menos elevadas y mas planas; toda la superficie de las placas presenta el mismo aspecto esponjoso o poroso, ya mencionado en las placas anteriores. Las placas de los anillos móviles de la cola y las del escudo cefálico presentan demasiada variación de forma para que puedan ser descriptas, sobre todo no conociéndose todavía la forma completa de esas partes, pero las figuras 9 a 18 de la lámina L, darán una idea de su conformación y de las variaciones que presentan. El animal parece haber tenido un tamaño comparable al del Hoplophorus ornatus”.*

**Diagnosis.** Igual que la del género por monotipia.

**Comentarios.** Luego de la descripción original de Ameghino (1889), Moreno y Mercerat

(1891) acertadamente identifican parte de la serie tipo de *C. muricatus* ilustrada por Ameghino (1889: lám. L, figs. 9-13 y 18) con *Peltephilus strepens*; luego, Ameghino (1891b) solamente refiere a esta especie parte del material ilustrado en 1889, en la figura 14 (lám. L) y las figuras 1 y 2 (lám. LIII), aunque Ameghino (1891b), no aclara qué sucede con los demás osteodermos figurados (MACN A 7955-7957). Ameghino (1891b), agrega una caracterización general de los osteodermos y la coraza. Ameghino (1891c) ofrece una descripción de la mandíbula y la longitud total del cráneo de esta especie.

Lydekker (1894), pasa a la sinonimia de *Propalaeohoplophorus australis* a *Cochlops muricatus* y asigna a *Peltephilus* los osteodermos que Ameghino (1891b) retira de la serie tipo original de *Cochlops muricatus*. Ameghino (1895, inédito hasta 1920) discute los conceptos vertidos por Lydekker (1894), rechazando la sinonimia de *C. muricatus* con *P. australis*.

Ameghino (1898: fig. 75, a, b y c) ilustra dos nuevos osteodermos de *C. muricatus*, identificados con MACN A 1036-1039 (fig. 75 a y b) y MACN A 7661 (fig. 75 c), aunque no agrega nuevos caracteres.

Scott (1903: láms. XIX, XX, XXIV, figs. 12 y 13, XXVIII, figs. 1 y 2) ofrece un listado sinónimo de esta especie, ilustra y figura algunos especímenes de la colección privada de Ameghino y, a base de éstos, asigna otros nuevos; además describe detalladamente la coraza, el estuche caudal y el cráneo. De la contribución de Scott (1903) se destaca, por un lado, la descripción del ejemplar YMP PU 15331, que posee una gran porción de coraza y el cráneo asociados, y por otro, la mención de que en la colección Ameghino hay un espécimen que posee el cráneo y una gran porción de coraza asociada; de este cráneo ofrece medidas tomadas de fotografías e ilustra los molariformes (Scott, 1903: lám. XXIV, fig. 12). En la Colección Ameghino (MACN) no hay ningún ejemplar de *Cochlops* que posea coraza asociada a cráneo, aunque hay un resto craneano aislado, MACN A 11297, que posee molariformes que se asemejan bastante a los ilustrados por Scott (1903).

Hoffstetter (1958: fig. 19.B) reproduce un osteoderma figurado por Ameghino (1889:

lám. LIII, figs. 2) sin mayores precisiones que las ya conocidas.

Dado que no hay certeza acerca de la identificación del material tipo, en caso de designarse un neotipo para esta especie en un futuro trabajo, se recomienda el espécimen YPM PU 15331 (Láms. 46 y 47), dado que es el único que presenta una gran porción de coraza dorsal asociada al cráneo.

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Ameghino (1889), en la descripción genérica, menciona que en *C. muricatus* cada osteodermo tiene una figura central convexa, a menudo elevada en forma de “pezón” (=cono), rodeada de figuras periféricas pequeñas; en ocasiones, aquellos osteodermos con la figura central elevada, poseen también, las figuras periféricas elevadas en forma de pequeños tubérculos cónicos (Lám. 45, Figs. A-M). Ameghino (1889) en la descripción de la coraza de *Propalaeohoplophorus australis* describe unos osteodermos grandes, pentagonales o hexagonales, que presentan la figura central más grande y elevada hacia un lado casi en forma de cono, rodeada por 10 o 12 figuras más pequeñas. Estos osteodermos corresponden a aquellos de la región posterior de la coraza de *Cochlops muricatus*.

Ameghino (1891b) agrega que los osteodermos con la figura central elevada en forma de cono no se extienden sobre toda la coraza, sino que forman dos hileras longitudinales y, entre ambas, una zona en la línea media longitudinal en la cual los osteodermos presentan las figuras como los demás *Propalaeohoplophorinae*.

Lydekker (1894) destaca que los osteodermos asignados por Ameghino (1889) a *C. muricatus* corresponden a osteodermos de individuos de edad avanzada de *Propalaeohoplophorus*; en esta obra (Lydekker, 1894) figura varios especímenes entre los que se identifica, cinco osteodermos (lám. XXX, fig. 1, 1a, 1b, 1c, 1d; MLP 55-XII-13-102), una porción de región posterior de coraza (lám. XXIX, fig. 2; MLP 16-10) y una porción de coraza [lám. XXIX, fig. 5, MLP (-)].

Ameghino (1895, inédito hasta 1920), en respuesta a Lydekker (1894), descarta que la

elevación de las figuras centrales de los osteodermos, sea el resultado de la edad avanzada de los individuos; Ameghino (1895, inédito hasta 1920), indica que el fragmento de coraza del individuo supuestamente más joven, identificado con MLP 16-13 (Lydekker, 1894: lám. XXIX, fig. 1), es de mayor tamaño que el supuesto individuo de edad avanzada, identificado con MLP 16-10 (Lydekker (1894: lám. XXIX, fig. 2). Según Ameghino (1895, inédito hasta 1920), este último corresponde a *Cochlops muricatus* y el primero a *Propalaeohoplophorus australis*. Ameghino (1895, inédito hasta 1920) describe la coraza, probablemente MACN A 2121 (**Lám. 49**). Destaca que la parte posterior de la coraza, correspondiente a la región pélvica, está formada por osteodermos cuya figura central adquiere la forma de un cono, que en algunos osteodermos alcanza 15 mm de altura, mientras que las figuras periféricas tienen la forma de conos semejantes, pero más pequeños y bajos. Los osteodermos marginales de la abertura caudal tienen la forma de tubérculos puntiagudos.

Scott (1903) ofrece una descripción general de la coraza, sumando observaciones sobre diferentes especímenes entre los que se identifican YPM PU 16000, YPM PU 15867 y MACN A 1036-1039.

La coraza, presenta al menos dos bandas móviles a cada lado, en la región antero-lateral, cada una formada por siete osteodermos. Posteriormente a estas últimas se cuentan 17 hileras transversales de osteodermos, los cuales son menores y más gruesos cerca de los bordes laterales volviéndose mayores y más finos dorsalmente; también aumentan de tamaño posteriormente hacia la región pélvica, desde donde nuevamente disminuyen hacia el borde posterior. El área media dorsal es una ancha banda de osteodermos delgados y grandes, que alcanzan mayor tamaño en la región pélvica. Los márgenes laterales están suavemente aserrados y el borde posterior fuertemente aserrado. El patrón de ornamentación sobre la mayor parte de la coraza es esencialmente el mismo que en *Propalaeohoplophorus*, pero los osteodermos son más rugosos y están más fuertemente punteados. La característica más distintiva de la coraza de *Cochlops* es la presencia de una zona a cada lado de la región dorsal,

comenzando en la hilera transversal 11° o 12° y extendiéndose casi hasta el borde posterior, con osteodermos muy particulares. Esta zona es de una amplitud irregular, pero generalmente incluye cinco o seis osteodermos de cada hilera. La única diferencia en el dibujo de los osteodermos es la presencia de un muy pequeño tubérculo cónico en la figura central de cada uno de ellos. En la región pélvica la superficie de los osteodermos se vuelve muy rugosa y en muchos de ellos la figura central se eleva en un prominente cono rugoso, mientras que las figuras periféricas forman un anillo de tubérculos cónicos más bajos alrededor. Existe mucha variación individual en el desarrollo de los conos y en el número de osteodermos en los cuales éste es prominente (**Láms. 45, 47 y 49**).

**Coraza caudal.** Ameghino (1889) destaca que el estuche caudal está formado por una sucesión de anillos móviles; sin embargo, en su Colección (MACN) el único ejemplar de coraza caudal tiene una fecha de ingreso posterior a la publicación de esta obra (Ameghino, 1889).

Posteriormente, Ameghino (1895, inédito hasta 1920) menciona que la coraza caudal está formada por una parte anterior anillada y una parte terminal formada por osteodermos imbricados. Muy probablemente refiriéndose al espécimen MACN A 2113 (**Lám. 50**).

Finalmente, Scott (1903) describe detalladamente el estuche caudal MACN A 2113. Está formado por cinco anillos móviles y una porción posterior rígida compuesta por cuatro anillos de dos hileras de osteodermos cada una; esta porción es más cónica y menos abruptamente trunca que en *Propalaeohoplophorus*. La ornamentación de los osteodermos de los anillos anteriores es casi la misma en ambos géneros, pero en *Cochlops* la cresta media de la figura central termina en un saliente posterior algo más prominente. (**Lám. 50**).

**Cráneo y mandíbula.** Ameghino (1891c) menciona que la rama horizontal de la mandíbula, por delante de la rama ascendente, no presenta externamente la fosa correspondiente a la apófisis descendente del maxilar; asimismo, que el  $m_1$  es muy comprimido y la longitud de la serie dentaria inferior es de 100 mm, mientras que la altura de la rama debajo del  $m_6$  es de 41

mm; la longitud del cráneo es de 164 mm; ésta mandíbula identificada con el MACN A 4751 no posee osteodermos asociados y no es asignable a otra especie descrita de Propalaeohoplophorinae, por lo tanto provisoriamente se asigna a Propalaeohoplophorinae gen. et sp. indet.

Ameghino (1895, inédito hasta 1920) agrega que la región anterior del cráneo es deprimida como en *Propalaeohoplophorus*, los maxilares están excluidos de la formación de la abertura nasal y los molariformes son en general como en *Propalaeohoplophorus*.

Scott (1903), destaca que las diferencias claras entre *Cochlops muricatus* y las especies de *Propalaeohoplophorus* se encuentran a nivel de los molariformes, dado que en los M5-8 la división del lóbulo postero-externo en dos pilares es más clara y que el rasgo mandibular mencionado por Ameghino (1891c), la ausencia de una foseta mandibular externa para el proceso descendente del arco cigomático no es constante.

La rama horizontal de la mandíbula de *Cochlops muricatus* es más corta y alta que la de *Propalaeohoplophorus australis* y *Propalaeohoplophorus minus* (**Lám. 48, Figs. A y B; Tabla 7**).

Scott (1903) describe el ejemplar YMP PU 15331, representado por una porción de coraza y cráneo asociados. El cráneo difiere poco de *Propalaeohoplophorus australis*. Los molariformes difieren de la especie más chica, *C. debilis*, por ser más amplios y el M8 considerablemente reducido en tamaño (**Lám. 46, Fig. C; Tabla 6**). El occipucio es bajo, ancho y casi plano o suavemente cóncavo, con una cresta vertical más o menos prominente; la cresta occipital es de una prominencia y grosor moderados, excepto en los lados, donde se vuelve gruesa; el basioccipital es amplio posteriormente, estrechándose anteriormente; su superficie ventral es casi plana excepto posteriormente, donde es acampanada para formar el margen del foramen *magnum*; entre los cóndilos presenta una profunda muesca en forma de “V”. La cresta sagital es bastante prominente, más que en *Propalaeohoplophorus*, y el arco cigomático posee una angulación reentrante en su borde ventral, en lugar de formar una curva

continua; como consecuencia, la órbita es más oblicua. El foramen lacrimal es de posición baja y se ubica cerca del margen de la órbita. El foramen incisivo está ubicado un poco más lejos posteriormente y las narinas posteriores cortan el paladar más profundamente (**Láms. 46, Figs. A y B**). Por último, Scott (1903) ofrece una serie de medidas de YPM PU 15191 y YMP PU 15331.

### *Cochlops* sp.

**Comentarios.** Ameghino (1901) menciona *Cochlops* sp. para su "Astrapothericulense" (Ameghino, 1906). Según Ameghino (1901), se trata de una especie más pequeña que *Cochlops muricatus*. El espécimen en cuestión, consistente en un osteodermo aislado, MACN A-sin número, procedente de "yacimientos las pinturas" (*sic*, fichas MACN), si bien es asignable a *Cochlops*, no es suficiente para una identificación específica.

#### **3.2.3.1.3 *Eucinepeltus* Ameghino, 1891c: 326**

##### **Sinonimia**

*Clamydotherium*: Ameghino, 1887: 25 (*partim*). **Nueva sinonimia.**

*Propalaeohoplophorus*: Lydekker, 1894: 45 (*partim*).

**Especie tipo.** *Eucinepeltus petesatus* Ameghino, 1891c.

**Nota.** Especie tipo designada por monotipia original (ICZN, Art. 68.3).

**Especies incluidas.** Sólo la especie tipo.

**Diagnosis.** Cráneo más largo, alto y amplio que *Propalaeohoplophorus* y *Cochlops* (Propalaeohoplophorinae). Tamaño mucho menor que cualquier género de Hoplophorinae (e.g., *Eosclerocalyptus*, *Panochtus*), Doedicurinae (e.g., *Doedicurus*) o Glyptodontinae (e.g., *Glyptodon*). A diferencia de los demás Propalaeohoplophorinae los molariformes (M5-M8) no presentan el lóbulo postero-externo bilobulado, al igual que los Hoplophorinae (excepto

*Plohophorus*) y los Glyptodontinae. Rama horizontal de la mandíbula ventralmente menos convexa que *Propalaehoplophorus* y menos recta que *Cochlops*. Dibujo de los osteodermos en “roseta” (figura central y una hilera de figuras periféricas) al igual que los Hoplophorinae (Hoplophorini y Palaehoplophorini) y Glyptodontinae, pero diferente de los Glyptatelinae (e.g., *Glyptatelus*) en donde la hilera posterior se reduce. Surco que delimita la figura central y periférica de cada osteodermo con paredes convergentes (en forma de “V”) al igual que los Hoplophorinae Hoplophorini (e.g., *Eosclerocalyptus* y *Neosclerocalyptus*) pero diferente de los Glyptodontinae (e.g., *Glyptodon* y *Boreostemma*) en donde las paredes son paralelas (en forma de “U”). Superficie de los osteodermos mucho menos rugosa que los Hoplophorini y Palaehoplophorini. Los osteodermos de la región postero-dorsal y postero-lateral con las figuras periféricas nunca elevadas en forma de cono como *Cochlops* ni convexas como *Propalaehoplophorus* (Propalaehoplophorinae) o *Nopachtus* (Hoplophorinae Panochthini). La figura central está rodeada por una sola hilera de figuras periféricas, a diferencia de los Hoplophorinae “Plohophorini” (e.g., *Phlycgtænopyga*) y Panochthini (e.g., *Nopachtus*) en donde hay más de una hilera. Escudete cefálico formado por osteodermos sin figuritas periféricas al igual que *Eosclerocalyptus* (Hoplophorinae Hoplophorini), pero a diferencia de *Propalaehoplophorus* donde mantienen el patrón de la coraza. La coraza caudal está compuesta por una región de anillos caudales seguidos de un pequeño tubo caudal, a diferencia de *Palaehoplophorus* (Palaehoplophorini) o *Eosclerocalyptus* en donde este tubo está muy desarrollado o de *Glyptotherium* o *Glyptodon* (Glyptodontinae) en donde es completamente anillada.

**Láminas 51-53**

**Sinonimia**

*Clamydotherium? australe* Ameghino, 1887: 25 (*partim*).

*Eucinepeltus petesatus* Ameghino, 1894: 427; 1898: 210; Trouessart, 1898: 1124; 1905: 806; Mones, 1986: 234 (Material tipo, MACN A 4759); Fernicola, 2008: 571 (holotipo, MACN A 4758).

*Propalaeohoplophorus australis*: Ameghino, 1889: 798 (*partim*); Lydekker, 1894: 48 (*partim*).

*Eucinepeltus complicatus* Brown, 1903: 453-457, fig. 1 y 2; Scott, 1903: 150; Trouessart, 1905: 806; Hoffstetter, 1958: 574; Paula Couto, 1979: 227; Mones, 1986: 234 (material tipo, AMNH 9248). **Nueva sinonimia.**

*Eucinepeltus crassus* Scott, 1903: 152, lám. XXI, fig. 2 y lám. XXVI 26, fig. 9; Trouessart, 1905: 806; Mones, 1986: 234 (material tipo YMP PU 15865). **Nueva sinonimia.**

*Eucinepeltus petestatus*: Scott, 1903: 149; Paula Couto, 1979: 229; Croft *et al.*, 2007:787; Carlini *et al.*, 2008b: 140. Según ICZN, Art. 33.3, es una grafía posterior incorrecta de *E. petesatus*.

**Holotipo de *Eucinepeltus petesatus*.** MACN A 4758, cráneo y escudo cefálico (**Lám. 51**), MACN A 4759 (-), porción de coraza y MACN A 4760, rama mandibular izquierda (**Lám. 52**).

**Localidad tipo.** Monte Observación, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Holotipo del sinónimo junior *Eucinepeltus complicatus*.** AMNH 9248, cráneo y escudo cefálico.

**Holotipo del sinónimo junior *Eucinepeltus crassus*.** YMP PU 15865, escudo cefálico, elementos del autopodio y porción anterior de coraza con 11 osteodermos.

**Nota.** Según ICZN (Art., 73.1.2), holotipos fijados por monotipia.

**Material referido.** AMNH 9248, cráneo y escudo cefálico; CORD PZ 1233-1/2, escudo cefálico; MPM-PV-MAN-027, cráneo, mandíbula derecha con los tres últimos molariformes, seis porciones de osteodermos del escudo cefálico, 14 del estuche caudal, porción de coraza , varios elementos postcraneanos; MPM-PV-PORT-011, cuatro osteodermos asociados del escudo cefálico, dos porciones de coraza, cráneo, porción de rama mandibular; MPM-PV-PORT-012, osteodermos aislados de diferentes regiones de la coraza y porciones de cuatro escudos cefálicos; MACN A 2123, ocho osteodermos cefálicos; MACN A 4704-4743, cinco osteodermos; MACN A 4761, rama mandibular izquierda; MACN A 7644, porción de rama mandibular izquierda; MACN A 7651-7653, porción de cráneo, cuatro osteodermos y porción de escudo cefálico; MACN A 8246, cuatro osteodermos cefálicos y 20 osteodermos de la coraza dorsal; MACN A 11719, porción de escudo cefálico; MACN Pv 14464, dos osteodermos cefálicos y uno de la coraza dorsal; MCZ 3927, cráneo; MLP 69-IX-5-14, un osteoderma cefálico; MLP 69-IX-5-13, dos osteodermos cefálicos; MLP 84-III-9-17, cráneo; MPEF Pv-1383, cráneo, escudo cefálico, coraza dorsal, estuche caudal y postcráneo (**Lám. 53**); YMP PU 15865, escudo cefálico.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** Sin localidad: MCZ 3927, MACN A 2123, MACN A 8246 y MLP 69-IX-5-13; Cañadón Las Totoras: CORD PZ 1233-1/2; Sheuhen: MACN A 4704-4743; Cueva: MACN A 7644 y MACN A 8237-8242; Yegua Quemada: MACN A 7651-7653; Monte Observación: MACN A 4761; “barrancas del río Santa Cruz”: MLP 69-IX-5-14 y MACN A 11719; Cañadón de las Vacas: MACN Pv 14464; Monte Tigre (Ea. La Angelina): MLP 84-III-9-17; Killik Aike Norte: AMNH 9248 y YMP PU 15865. Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense. Manantiales: MPM-PV-MAN-027; La Porteña: MPM-PV-POR-011; MPM-PV-PORT-012 y MPEF Pv-1383. Prov. de Santa Cruz, Santacrucense (?).

**Caracterización original** (Ameghino, 1891c: 326). “*Tamaño considerable; muelas inferiores que aumentan de tamaño de la primera a la quinta; primera y segunda inferior un poco*

*elípticas, convexas al lado interno y con una gran escotadura y surco perpendicular correspondiente sobre el externo; tercera muela inferior bilobulada al lado interno y al externo, con el lóbulo interno anterior mucho más pequeño que el posterior, y trilobulado de un modo imperfecto al externo; las demás muelas trilobuladas en sus dos lados. Escudo cefálico formado por nueve piezas de gran tamaño dispuestas en tres filas, la anterior de dos placas, la segunda de tres y la tercera de cuatro. Longitud del cráneo de los cóndilos occipitales a la punta del intermaxilar, 18 cm. Longitud de la serie dentaria inferior, 115 mm.; alto de la rama horizontal debajo de la sexta muela, 41 mm”.*

**Diagnosis.** Igual que la del género por monotipia.

**Comentarios.** Luego de la caracterización de Ameghino (1891c), Ameghino (1891d) incluye como sinónimo de *E. petesatus* a *Propalaehoplophorus patagonicus* Mercerat, 1891, aunque la sinonimia no está fundamentada, dado que Mercerat (1891) no ofrece caracteres que permitan incluirla en este taxón; igualmente *P. patagonicus* es considerado en esta Tesis como *nomen vanum*.

Lydekker (1894) pasa a sinonimia de *Propalaehoplophorus australis* la especie *Eucinepeltus petesatus*; sin embargo, en su texto se lee (p. 51): “Como no tengo a mano la obra en que *Eucinepeltus* fue descrito, no sabré decir sobre qué parte del esqueleto fue fundado ese género”. Lydekker (1894: lám. XXX, fig. 3 y figs. 2.a-j) figura un fragmento de escudo cefálico [MLP (-), fig. 3] y once osteodermos cefálicos desarticulados [MLP (-), figs. 2, 2.a, 2.c, 2.d., 2.f-h y MLP 69-IX-5-13, figs. 2.b y 2.e], destacando su similitud con los osteodermos ilustrados por Ameghino (1889: lám. LIII, figs. 9, 10) [(MACN A 11719, fig. 9 y MACN A (-), fig. 10]; ambos autores asignan estos elementos a *P. australis*, pero en realidad corresponden al escudo cefálico de *Eucinepeltus petesatus*.

Ameghino (1895, inédito hasta 1920,) en respuesta a Lydekker (1894), rechaza la sinonimia propuesta por este último autor y ofrece una descripción del cráneo, la rama mandibular, la coraza y el escudo cefálico de *Eucinepeltus petesatus*.

Ameghino (1898: fig. 76) ilustra el material tipo y ofrece una breve descripción de *E. petesatus*; con estas ilustraciones se identificaron con certeza los especímenes tipo: en la figura 76.a, el escudo cefálico (MACN A 4758), la figura 76.b, el maxilar derecho (MACN A 4758), y la figura 76.c, la rama mandibular izquierda (MACN A 4760).

Brown (1903) describe una nueva especie, *Eucinepeltus complicatus*, a base de un cráneo con escudo cefálico (AMNH 9248).

Scott (1903: lám. XXI, figs. 2, 3 y 4, lám. XXIV, figs. 9, 10 y 11, lám. XXIX, figs. 1-5), figura e ilustra los materiales tipo de *E. petesatus*, *E. complicatus* y el de una nueva especie, *E. crassus*. Este autor, describe detalladamente los tres taxones especies y ofrece una caracterización del género.

Hoffstetter (1958: fig. 27.B) provee una breve descripción de *Eucinepeltus*, reproduciendo el ejemplar AMNH 9248 en vista dorsal. Igualmente, Paula Couto (1979: fig. 245. C) caracteriza el género e ilustra el cráneo AMNH 9248 (*E. complicatus*) en vista lateral asociado a la rama mandibular MACN A 4761 (*E. petesatus*). Los números de colección de los ejemplares citados no fueron mencionados por dichos autores.

Dos análisis filogenéticos aportan caracteres a nivel genérico de *Eucinepeltus*. En primer lugar, Croft *et al.* (2007: fig. 7.A) reproducen la ilustración de los molariformes inferiores del ejemplar MACN A 4760 realizada por Scott (1903), y ofrecen un listado de caracteres de osteodermos, cráneo-mandibulares y de postcráneo, pero, no mencionan sobre qué ejemplares fueron relevados dichos caracteres. Luego, Fernicola (2008) releva 83 caracteres cráneo-mandibulares sobre los ejemplares MACN A 4758, MACN A 4760 y MLP 84-III-1-1, de los cuales los dos primeros corresponden al holotipo de *E. petesatus* y el restante es asignado por dicho autor a *Eucinepeltus* sp.; Fernicola (2008: fig. 7) ilustra un cráneo en vista lateral de *Eucinepeltus*, pero no indica a qué ejemplar se refiere.

Luego de una revisión de los materiales tipo de *E. petesatus*, *E. complicatus* y *E. crassus*, así como de sus respectivas descripciones, el autor de esta Tesis, como se discutirá

más adelante, no encuentra evidencias más que para el reconocimiento de una sola especie, *E. petesatus*.

### **Descripción anatómica**

**Escudete cefálico.** Ameghino (1889) menciona que un grupo de osteodermos de gran tamaño (MACN A 11719), que asigna al escudo cefálico de *P. australis*. Mercerat (1891) destaca que esos osteodermos no corresponderían a *P. australis*. En realidad los osteodermos MACN A 11719 corresponden al escudo cefálico de *Eucinepeltus petesatus*, pero dicho taxón aún no había sido descrito.

Ameghino (1891c; 1895, inédito hasta 1920) describe el ejemplar MACN A 4758 (*E. petesatus*). Menciona que está formado por nueve osteodermos grandes dispuestos en tres hileras, de las cuales, la posterior está formada por cuatro osteodermos, la segunda por tres y la primera o anterior por dos; las líneas de unión entre osteodermos están indicadas por una hilera de grandes forámenes (**Lám. 51, Fig. B**).

Brown (1903) encuentra que la principal diferencia a nivel del escudo cefálico entre MACN A 4758 (*E. petesatus*) y AMNH 9248 (*E. complicatus*) está dada por presentar *E. petesatus* nueve osteodermos, siendo los dos más anteriores de mayor tamaño y con una elevación central, mientras que el escudo de *E. complicatus* presenta 11 osteodermos, siendo los dos anteriores de menor tamaño y con una depresión central. Este autor también destaca que el escudo de *E. complicatus* presenta una morfología general menos circular y con suturas entre osteodermos más elevadas. Scott (1903) aporta a la descripción de *E. petesatus* que los dos osteodermos centrales posteriores son en realidad cuatro fusionados, existiendo entonces 11 osteodermos en total, ordenados en 4 hileras transversales; desde la más anterior, tienen dos, tres, cuatro y dos elementos cada una. Entonces, contrariamente a lo mencionado por Brown (1903) y Ameghino (1891c; 1895, inédito hasta 1920), los escudos de ambas especies poseen el mismo número de osteodermos.

Por último, Scott (1903) menciona que el ejemplar YPM PU 15867 (*E. crassus*), a diferencia de las demás especies, presenta 15 osteodermos en total, en lugar de los 11 de *E. petesatus* y *E. complicatus*; ordenados desde la hilera más anterior son 2, 2, 5, 4, 2. Los osteodermos que no están, según Scott (1903) en las otras dos especies, son dos pequeños osteodermos anteriores y dos osteodermos también pequeños adicionales, ubicados externamente, uno a cada lado en la 3° hilera; debido a estos dos últimos osteodermos adicionales la parte ancha posterior del escudo se extiende un poco más anteriormente. Sin embargo, los dos osteodermos más anteriores mencionados por Scott (1903) en el ejemplar YPM PU 15865 (*E. crassus*) no se hayan conservado en los especímenes MANC A 4758 (*E. petesatus*) y AMNH 9248 (*E. complicatus*). Estos osteodermos de menor tamaño se ubican en la región más anterior del escudo cefálico y sobre las órbitas (Ver, escudo cefálico de “*Metopotoxus anceps*”), son mucho menores que los osteodermos que conforman el escudo cefálico propiamente dicho y no están soldados a los osteodermos internos y mayores del escudo cefálico. Su preservación obedece a causas excepcionales y no su número no posee valor diagnóstico alguno demostrado en formas fósiles.

Esta variación intraespecífica tanto en el tamaño, como en el número de osteodermos del escudo cefálico se observa en el Dasypodidae viviente *Tolypeutes* Illiger. En principio estos caracteres mencionados se tomaron como diagnósticos para identificar especies, pero luego se demostró que se debían a variación individual (Lahille, 1895; Yepes, 1928; Wetzel, 1985).

**Coraza dorsal.** Ameghino (1895, inédito hasta 1920) destaca que se cuentan 28 hileras transversales de osteodermos en un ejemplar de su Colección (MACN, no identificado); los osteodermos no presentan la figura central convexa, ni siquiera en la región posterior de la coraza; los márgenes están formados por osteodermos alargados de bordes redondeados. Ameghino (1895, inédito hasta 1920) hace referencia aquí al espécimen MACN A 4760 (-). Scott (1903) agrega a la descripción de Ameghino (1895, inédito hasta 1920) que los

osteodermos marginales son de un ancho uniforme, resultando en un margen no aserrado tal como en *Propalaeohoplophorus*.

Una de las diferencias significativas halladas en los osteodermos de la coraza dorsal, es que en *Eucinepeltus petesatus* la figura central ni las figuras periféricas de los osteodermos de la región posterior de la coraza no se elevan de manera convexa como en *Propalaeohoplophorus* ni a modo de cono como en *Cochlops* (**Lám.53, Fig. B**).

**Cráneo.** Scott (1903) ofrece una descripción de *Eucinepeltus* a nivel genérico, combinando los caracteres de los materiales tipo de *E. petesatus* y *E. complicatus*. Dado que ambas especies se consideran aquí sinónimos, se han sumado a la descripción genérica los caracteres craneanos dados por Brown (1903) y Scott (1903) a nivel específico.

En relación a *Propalaeohoplophorus*, la región posterior del cráneo y la frente es más baja y amplia; la frente se extiende más sobre las orbitas y finaliza en un proceso postorbital más desarrollado. El rostro es relativamente más largo, deprimido y amplio, estrechándose hacia las aberturas nasales. El arco cigomático se extiende más hacia fuera del cráneo y es profundo dorso-ventralmente. El yugal presenta un proceso postorbital más prominente, mientras que el proceso descendente suborbital es relativamente más corto y triangular. El foramen lacrimal es menor y se ubica más cerca al borde de la órbita; el margen anterior de la órbita está más elevado y es más ancho. Los parietales son rugosos, con numerosos forámenes y con una cresta sagital prominente. La cresta lambdoidea se extiende posteriormente sobre el plano occipital. El paladar presenta numerosos forámenes y a la altura del M4 o del M3 un gran foramen, desde el cual surge una ranura que se extiende anteriormente (**Lám. 51, Figs. A-C**).

Ameghino (1891c; 1895, inédito hasta 1920; 1898) menciona que MACN A 4758 (*E. petesatus*), el M3 es elíptico, el M4 presenta un pequeño surco perpendicular externo, el M5 muestra el segundo lóbulo externo reducido y los M6-8 presentan el lóbulo postero-externo

simple. Scott (1903) menciona que los M1-3 de este ejemplar son elípticos longitudinalmente y simples (**Lám. 51, Fig. C; Tabla 6**).

Brown (1903) y Scott (1903) destacan que, a nivel de los molariformes superiores, *E. complicatus* se diferencia de *E. petesatus* por presentar, el primero, los M1-3 bilobulados, mientras que los M4-8 son todos trilobulados y ofrecen una apariencia más grácil en *E. complicatus*. Scott (1903) destaca que *E. petesatus* y *E. complicatus* se asemejan entre sí y difieren de *Propalaeohoplophorus* en la poca o ninguna indicación del lóbulo postero-externo en los M4-8.

Al analizar el ejemplar YPM PU 9248 (*E. complicatus*), se observa que el M1 está muy fragmentado como para compararlo con el M1 de MACN A 4758 (*E. petesatus*); el M2, mal conservado en ambos, parecería ser de la misma morfología; el M3 en efecto presenta una trilobulación lingual en MACN A 4758. De cualquier manera, y dado que los restantes molariformes no difieren entre sí más que por algunas diferencias mínimas de tamaño, estos caracteres no son suficiente para reconocer dos taxones.

**Mandíbula.** Ameghino (1891c; 1895, inédito hasta 1920; 1898) describe principalmente la mandíbula y sus molariformes. Los únicos especímenes son el Sintipo MACN A 4758 y MACN A 4760, así como una mandíbula MACN A 4761.

Las ramas horizontales de la mandíbula carecen de depresiones en la superficie externa, a diferencia de *Propalaeohoplophorus*; la superficie masetérica de la rama ascendente presenta un foramen (=rama externa del canal alveolar), que no se encuentra en todos los demás *Propalaeohoplophorinae* (**Lám. 52. Figs. A y B**).

Los molariformes son más simples que en todos los restantes *Propalaeohoplophorinae*, los m1-2 presentan un surco labial y son convexos labialmente, el m3 tiene la misma forma, pero presenta un pequeño surco perpendicular lingualmente, mientras que el m4 es trilobulado labialmente y bilobulado lingualmente (**Lám. 52, Fig. C; Tabla 7**).

Scott (1903) añade que los m1-3 son reniformes, con la concavidad labial, aumentando de tamaño progresivamente; el m4 es algo más trilobulado, mientras que los m5-8 son típicamente trilobulados. Este autor destaca además, la mandíbula de *Eucinepeltus petesatus* difiere de la de *Propalaehoplophorus* por presentar una sínfisis más angosta y de mayor diámetro, siendo la porción anterior predentada no tan evertida. Presenta además un foramen mentoniano de pequeño tamaño.

#### 3.2.3.1.4 *Propalaehoplophorinae* gen. et sp. indet.

**Comentarios.** De Barrio *et al.* (1984: 547) mencionan que: “En el estado actual de nuestros conocimientos resulta prácticamente imposible distinguir los géneros de *Propalaehoplophorinae* sobre la base de placas aisladas de la coraza”. Sin embargo, existen dos excepciones a la afirmación precedente. El género *Cochlops* se puede reconocer a base de osteodermos aislados de la región posterior de la coraza (ver *Cochlops*) y *Eucinepeltus* se puede reconocer además por los osteodermos del escudete cefálico (ver *Eucinepeltus*).

Fuera de las excepciones, el conocimiento que poseemos de las corazas de los *Propalaehoplophorinae* aún no nos permite diferenciar géneros a base de osteodermos aislados.

El motivo principal es que este grupo, así como otros más avanzados (*i.e.*, *Hoplophorinae*) conservan un patrón de ornamentación común denominado “roseta” que ha sido descrito a base de caracteres cualitativos (e.g., rugosidad, aspereza, grado de puntuación, etc.) y no ha sido objeto de estudios detallados. Muy probablemente dicho patrón es primitivo para muchos grupos de *Glyptodontidae* (Carlini *et al.*, 1997; Croft *et al.*, 2007; Carlini *et al.*, 2008b)

Sin embargo, estudios de la estructura interna de los osteodermos utilizados en armadillos (Krpmotic *et al.*, 2009b y bibliografía allí citada) se están comenzando a aplicar en

osteodermos de gliptodontes (Chimento *et al.*, 2009), y podrían, en un futuro, revelar caracteres diagnósticos para los géneros y/o especies de Propalaeohoplophorinae. Pero, por el momento, la gran cantidad de registros de osteodermos aislados de Propalaeohoplophorinae no es posible asignarlos a ningún género en particular.

De cualquier manera, se incluyen aquí todos aquellos restos que corresponden a la Sufamilia Propalaeohoplophorinae, pero que por ser osteodermos aislados, o restos cráneo-mandibulares mal conservados, el autor de esta Tesis no pudo asignarlos a algún género en particular, pero que en muchos casos representan por sí mismos, nuevas citas y permiten completar el “agregado” de mamíferos de dicha localidad.

### **Materiales y procedencia geográfica y estratigráfica:**

Prov. de Santa Cruz: Ea. Ana María (=Loma de las Ranas) (“Pinturense”, Fm. Pinturas): MLP RP 328; Loma de la Lluvia (“Pinturense”, Fm. Pinturas): MPM-PINT-014; Ea. El Carmen: MLP (no ubicado) (“Pinturense”, Fm. Pinturas); Portezuelo Sumich Norte (“Pinturense”, Fm. Pinturas): MPM-PV-PINT-021; Portezuelo Sumich Sur (“Pinturense”, Fm. Pinturas): MPM-PV-PINT-026; Ea. Los Toldos (Santacrucense (?), Fm. Pinturas): MPM-PV-PINT-006, MPM-PV-PINT-007, MLP 84-III-7-1, MLP RP 407 y MLP RP 32; Gobernador Gregores (Santacrucense (?), Fm. Pinturas): MLP 81-XI-20-66; Arroyo Feo: MLP 52-X-1-48 y MLP 52-X-3-88; Ea. La Flora: MLP RP 401; Ea. La Pluma: MLP (no ubicado); Laguna Olín (Ea. La Irenita): MLP Lo 313 y MLP Lo. 267; Arroyo Eke: YMP PU 15854; Ea. La Bajada: MLP 84-III-2-10, MLP 84-III-2-6, MLP 84-III-8-69, MLP 84-III-8-90/91 y MLP 84-III-8-92; Sin localidad (Santacrucense): MACN A 2115, MACN A 2117, MACN A 9338-9339, MACN A 11304, MACN A 11717, MACN Pv 5134, MCZ 8434, MLP 16-12, MLP 16-18, MLP 16-19 (-), MLP 16-21, MLP 40-VI-17-2, MLP 68-VI-25-196, MLP 68-VI-25-294, MLP 68-VI-25-296 (-), MLP 68-VI-25-310, MLP 68-VI-25-317-320, MLP 68-VI-25-324-330, MLP 68-VI-25-331, MLP 68-VI-25-332 y 333; MLP 68-VI-25-397 y MLP 68-VI-25-437; Jack Harvey: MACN A 7657-7658 y MACN A 7663-7666; Cueva: MACN A 7645-7646; “barrancas del río Santa

Cruz' (Fm. Santa Cruz): MACN A 1028-1035, MACN A 1043, MACN A 1044-1045 y MACN 1046-1050; Corriguen Kaik (Fm. Santa Cruz): MACN A 4697, MACN A 7642-7643, MACN A 7648, MACN A 7649-7650, MACN A 7676-7677 (-), MACN A 7678 (-); Monte Observación (Fm. Santa Cruz): MACN A 4751, MACN A 4753, MACN A 7647, MACN A 7659 y MACN A 7662; Coy Inlet: MACN Pv-14440; 10 millas al Sur de Coy Inlet (Fm. Santa Cruz): YMP PU 15145 y YPM PU 15191; Monte León (Fm. Santa Cruz): MLP 55-XII-13-59, MLP 55-XII-13-62, MLP 55-XII-13-63, MLP 55-XII-13-100, MLP 55-XII-13-101, MLP 55-XII-13-104, MLP 55-XII-13-174, MLP 55-XII-13-287, MLP 58-IX-3-18, MLP 67-IX-14-1, MLP 67-IX-17-1, MLP 67-X-12-1a3, MLP 67-X-21-1, MLP 67-X-23-1, MLP 67-X-28-1, MLP 67-X-29-1, MLP 67-XI-23-1, MLP 67-XI-25-1, MLP 67-XII-14-1, MLP 84-III-1-1(-) y MLP 84-III-1-22; Ea. La Costa (Fm. Santa Cruz): CORD PZ 1368 (*non vide*), CORD PZ 1370 (*non vide*), CORD PZ 1372 (*non vide*), CORD PZ 1451 (*non vide*) y CORD PZ 1452 (*non vide*); Cañadón Las Totoras (Fm. Santa Cruz): CORD PZ 1119; Cabo Buen Tiempo (Fm. Santa Cruz): CORD PZ-1452 y MCZ 8579; Yegua Quemada (Fm. Santa Cruz): MACN A 7651-7653 y MACN A-7654; Cañadón de las Vacas (Monte Observación) (Fm. Santa Cruz): MACN Pv 14459, MACN Pv 14460, MACN Pv 14461, MACN Pv 14462, MACN Pv 14463, MACN Pv 14465, MACN Pv 14466, MACN Pv 14467, MACN Pv 14468, MACN Pv 14469, MACN Pv 14470, MACN Pv 14471, MACN Pv 14472 y MACN Pv 14473 y MACN Pv 14518; Margen derecha del río Santa Cruz (Balsa Don Pedro) (Fm. Santa Cruz): MACN Pv 17601, MACN Pv 17603, MACN Pv 17610, MACN Pv 17613, MACN Pv 17615, MACN Pv 17616, MACN Pv 17617, MACN Pv 17620, MACN Pv 17621 y MACN Pv-17632; Karaiken (Fm. Santa Cruz): MACN Pv 18230; Ea. Quién Sabe: MLP 52-XI-3-10; Río Leona: MLP 52-XI-3-12 Killik Aike Norte (Fm. Santa Cruz): YPM PU 15992. Lago Pueyrredón (Santacrucense?): MPM-PV-PUEY-002, YPM PU 15608 y YMP PU 16001; La Olguita (=Manantiales) (Santacrucense?): MPM-PV-MAN-028, MPM-PV-MAN-029, MPM-PV-MAN-030, MPM-PV-MAN-031, MPM-PV-MAN-032 y MPM-PV-MAN-033; La Porteña (Santacrucense?): MPM-PV-PORT-013, MPEF Pv-1392 a y b.

República de Chile: Alto Río Cisnes (ex Río Frías) (Friasense s.s., Fm. Río Frías): MLP 16-171, MLP 16-172 y MLP 16-173.

Prov de Neuquén: Paso Flores (Colloncurese, Fm. Collón Curá): MLP 39-XII-2-2.

### 3.2.3.1.5 Especies válidas de Propalaeohoplophorinae cuya identidad genérica es dudosa

“*Cochlops*” *debilis* Ameghino, 1891c: 326

#### Láminas 54-55

##### Sinonimia

*Cochlops debilis*: Ameghino, 1894: 427; 1895 (inédito hasta 1920: 612); 1898: 210; Trouessart, 1898: 1124; Scott, 1903: 145; Trouessart, 1905: 806; Mones, 1986: 234 [Material tipo, MACN A-4752].

**Holotipo.** MACN A 4752, rama mandibular derecha (**Lám. 54**).

**Nota.** Holotipo fijado por monotipia (ICZN Art., 73.1.2).

**Localidad tipo.** Sheuhen, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Material referido:** YPM PU 15592, cráneo con escudo cefálico asociado (**Lám. 55**).

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** 10 millas al Sur de Coy Inlet: YPM PU 15592. Fm. Santa Cruz, Prov. de Santa Cruz, Santacrucense.

**Caracterización original** (Ameghino, 1891c: 326). “*Se distingue por su tamaño menor [de C. muricatus] y forma más grácil; la parte anterior de la sínfisis muestra pequeños alvéolos de incisivos rudimentarios; longitud de la serie dentaria inferior, 91 mm*”.

**Comentarios.** Luego de la descripción original de Ameghino (1891c), el siguiente aporte significativo es la ilustración de Ameghino (1898: fig. 75.d) del holotipo.

Scott (1903: láms. XX, fig.5, XXIV, fig. 15, XXVIII, figs. 3 y 4) realiza la primera revisión de esta especie e ilustra y describe un nuevo espécimen, el ejemplar YMP PU 15592, representado por un cráneo con escudo cefálico. Dado que el holotipo de esta especie es una rama mandibular, la asignación genérica realizada por Scott (1903) de un ejemplar que no conservó la mandíbula es altamente especulativa. El mismo Scott (1903: 145) menciona que el escudo cefálico conservado no es asignable a *Propalaeohoplophorus*, que los molariformes presentan rasgos de *Cochlops* en un “*preeminent degree*” (sic) y que la estrechez de estos

últimos probablemente coincida con los de *C. debilis*.

En síntesis, Ameghino (1891c) crea esta especie a base de una rama mandibular aislada (**Lám. 54**); luego Scott (1903) la asigna un cráneo con escudo cefálico (**Lam. 55**), pero sin mandíbula. Luego de analizar el holotipo de esta especie se observa que dicha mandíbula es asignable a *Propalaehoplophorus* sp. por lo tanto la especie debería considerarse *nomen vanum*.

De cualquier manera, el cráneo descrito por Scott (1903) representa en efecto un nuevo taxón, si bien la pertenencia de esta especie al género *Cochlops* aún no está fundamentada, dado lo detallado de su descripción y que la obra de Scott (1903) es un trabajo de referencia, por el momento no se tomará ninguna decisión nomenclatural formal dado que existe la posibilidad de solicitar a la ICZN que suprima el holotipo original de *Cochlops debilis* que es asignable a *Propalaehoplophorus* sp. y designe el ejemplar YMP PU 15592 como tipo portanombre de la especie para mantener la estabilidad nomenclatural (ICZN, Art. 75.5), o simplemente se decida crear un de un nuevo género para la especie.

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Sólo se conocen los del escudo cefálico de YPM PU 15592. La región posterior está formada por dos hileras transversales de cuatro osteodermos cada una, constituyendo los dos pares centrales, un grupo de cuatro grandes osteodermos. Luego, anteriormente, existe una banda transversal de cinco osteodermos, tres de tamaño mediano, y a cada lado de este grupo un muy pequeño osteoderma marginal. La región anterior es más estrecha y está formada por al menos nueve osteodermos; presenta un escudo central, alargado y angosto, a diferencia de *Propalaehoplophorus* en el cual hay dos de estos osteodermos; a cada lado de este osteoderma central, hay una hilera longitudinal de tres osteodermos menores, mientras que otros dos menores completan la región más anterior del escudo. Además de estos 22 osteodermos, hay una línea de cuatro osteodermos pequeños sobre cada órbita. El dibujo es el de los osteodermos de la coraza, aunque modificado. En el

par medio posterior de osteodermos, la figura en roseta está altamente modificada, presentando dos anillos concéntricos de forámenes. Los demás osteodermos, especialmente aquéllos de la región anterior, poseen surcos más profundos y las figuras correspondientes están mejor definidas que en *Propalaeohoplophorus*, mientras que la superficie es mucho más rugosa y más groseramente punteada (**Lam. 55, Fig. B**).

**Cráneo y mandíbula.** Además de lo mencionado por Ameghino (1891c), Ameghino (1898) añade que la rama mandibular no presenta una fosa para el proceso descendente del arco cigomático.

Scott (1903) describe detalladamente el ejemplar YPM PU 15592. En cuanto a los molariformes, lo hace comparándolos con los de *C. muricatus*. Destaca que el M1 está destruido, el M2 es un poco mayor y presenta dos surcos verticales más marcados lingualmente, el M3 es más lobulado, el M4 es más angosto y los M5-8 se parecen a *C. muricatus* en la división conspicua del lóbulo postero-externo. La principal diferencia de los molariformes de *C. debilis* es su menor tamaño y su estrechez (**Lám. 55, Fig. C; Tabla 8**).

El cráneo (YPM PU 15592) es bastante similar al de *C. muricatus* en apariencia y proporciones. El occipucio es más alto y angosto; la superficie occipital es profundamente cóncava y no posee una prominencia media; esta concavidad se debe al desarrollo de la cresta occipital, que es gruesa y masiva. Cuando el plano de los molariformes se coloca de manera horizontal, el eje basicraneal tiene una suave inclinación hacia abajo y adelante. El arco cigomático presenta la porción posterior horizontal, mientras que la anterior desciende más abruptamente que en *C. muricatus*, haciendo la angulación del margen ventral más evidente y dándole una posición más oblicua a la órbita. La cavidad glenoidea se eleva por encima del nivel de los molariformes, más que en cualquier otro género de gliptodóntido Santacruceño. La fosa preorbitaria en el maxilar está mucho mejor definida que en *C. muricatus* (**Lám. 55, Figs. A y B**). Por último, Scott (1903) ofrece una serie de medidas del cráneo YPM PU 15592.

**Lámina 56**

**Sinonimia**

*Metopotoxus anceps* Scott, 1903: 158, lám. XXIV, fig. 8, lám. XXVIII, figs. 5 y 6, lám. XXIX, fig. 6; Trouessart, 1905: 810; Mones, 1986: 234 (holotipo YPM PU 15612).

**Holotipo.** YPM PU 15612, cráneo sin mandíbula (**Lám. 56**).

**Nota.** Según ICZN (Art. 73.1.2), es el holotipo fijado por monotipia.

**Localidad tipo.** Lago Pueyrredón, Prov. de Santa Cruz, Santacruzense (?).

**Caracterización original** (Scott, 1903: 158). Este autor no brinda una diagnosis, sino que ofrece una descripción extensa y detallada del espécimen.

**Comentarios.** Esta especie, descrita por Scott (1903), está representada por un cráneo que, en efecto, corresponde a un taxón completamente diferente a las demás especies de Propalaeophlophorinae conocidas. Guarda cierta similitud con los dos restos craneanos asignados a *Metopotoxus laevatus*, pero se recuerda que la asignación definitiva de estos dos últimos a *M. laevatus* es provisoria, y que hallazgos de especímenes más completos o decisiones nomenclaturales de la ICZN pueden cambiar su estatus actual. Igualmente, aquí se ofrecen los caracteres principales del cráneo que lo diferencian de la especie precedente y aquéllos que se consideren relevantes de la descripción de Scott (1903).

**Descripción anatómica**

**Cráneo.** Scott (1903) menciona que, en relación a *Metopotoxus laevatus*, los M1-2 son relativamente más chicos; sin embargo, en el ejemplar están completamente destrozados; el M3 es alargado, muy sencillo y con la lobulación interna poco indicada, mientras que en *M. laevatus* ésta es evidente; el M4 está ausente; del M5 se conserva la mitad posterior, que muestra el lóbulo medio externo de menor desarrollo y la división del lóbulo postero-externo menos evidente; en el M6-7 la subdivisión del lóbulo postero-externo está bien indicada; y en

M8 el lóbulo postero-externo se vuelve débil mientras que en *M. laevatus* se encuentra bien desarrollado (**Lám. 56, Fig. C; Tabla 8**).

Según Scott (1903), el cráneo es diferente de aquéllos de los demás géneros santacruceses. El occipucio es relativamente más alto y angosto que en las demás especies, excepto *C. debilis*, y presenta una inclinación anterior, mientras que en las demás especies contemporáneas el plano del occipucio es casi vertical. El basioccipital es más amplio posteriormente que en cualquier género Santacrucesense; su superficie ventral no posee una quilla, pero posee una depresión media poco profunda en la región posterior. Una diferencia marcada con los demás géneros es la ausencia de la escotadura en forma de “V” en el borde posterior, presentando en su lugar una amplia elevación superficial. La región posterior del cráneo es bastante estrecha, angostándose aún más hacia la constricción postorbital, y luego expandiéndose anteriormente. El perfil superior del cráneo, visto lateralmente, es suavemente convexo desde la cresta occipital hasta la sutura coronal y algo más fuertemente convexo desde esta sutura hasta el final del rostro; la frente es globosa debido al desarrollo de los senos frontales; el perfil del rostro se inclina menos abruptamente que en *M. laevatus*, pero más que en cualquier otro de los géneros de Propalaeophlorinae. Los parietales son grandes pero no presentan forámenes tan conspicuos ni tan numerosos como en otros Propalaeophlorinae. El arco cigomático es de la misma longitud relativa que en *Propalaeophlorus*, pero menos expandido, mientras que el proceso descendente suborbital es más largo, más grácil y más puntiagudo en su extremo. Los frontales son muy grandes proporcionalmente y sus procesos postorbitales están poco indicados, mientras que los de los yugales están bien marcados. Los maxilares poseen la porción preorbitaria extremadamente corta, mientras que la porción palatina es de forma usual (**Lám. 56, Figs. A y B**).

Scott (1903) ofrece una serie de medidas craneanas y diferencias porcentuales en relación al cráneo de *Propalaeophlorus australis*.

### 3.2.3.1.6 Propalaeohoplophorinae *nomen dubium*

*Asterostemma* Ameghino, 1889: 882

#### **Sinonimia**

*Propalaeohoplophorus*: Mercerat, 1891: 28 (*partim*); Lydekker, 1894: 45 (*partim*).

*Asterostema*: Cozzuol, 2006: 199 (Según ICZN, Art. 33.3, es una grafía posterior incorrecta de *Asterostemma*).

**Estatus.** *Nomen dubium*.

**Especie tipo.** *Asterostemma depressa* Ameghino, 1889.

**Nota.** Ameghino (1895, inédito hasta 1920) designa la especie tipo posteriormente a su descripción (según ICZN Art. 69.1, especie tipo por designación posterior).

**Especies incluidas.** La especie tipo y *A. barrealense* Rusconi, 1946.

**Distribución geográfica y cronológica.** Edad Santacrucense, Patagonia (revisado en esta Tesis) y Mioceno de la Prov. de San Juan (Rusconi, 1946).

**Comentarios.** Ameghino (1889) describe originalmente tres especies de *Asterostemma*, todas a base de osteodermos de la coraza procedentes de la localidad “barrancas del río Chico”. Como se describirá más adelante, *A. depressa* es considerada *nomen dubium*, *A. granata nomen vanum* y *A. laevata* fue incluida en el género *Metopotoxus*. Es decir, que la única especie con posibilidades de mantenerse en un futuro como especie válida es *Asterostemma depressa*.

El material tipo de esta especie no pudo localizarse en la Colección Ameghino (MACN), y ni la descripción original ni las ilustraciones originales (Ameghino, 1889: Lám. LXIV, figs. 2 y 8) ofrecen caracteres claramente diagnósticos.

Además, en la Colección Ameghino hay cuatro especímenes asignados a esta *A. depressa*, pero con poco sustento. La complejidad de la situación se debe a que algunos de

estos especímenes se han tomado por diversos autores como referencia de esta especie, incluso de este género. Por ejemplo, un lote que incluye, un cráneo en buen estado de conservación, una porción de estuche caudal, un fragmento de la región postero-lateral de la coraza y dos osteodermos marginales y un osteodermo de los anillos caudales; en primer lugar la asociación de estos materiales es altamente cuestionable y en segundo lugar, al menos el cráneo, efectivamente corresponde a un taxón diferente de los otros cuatro géneros de *Propalaeophlophorinae* santacrucenses.

Por último, hay dos citas de *Asterostemma* fuera de Argentina, cuyos materiales no fueron analizados por el autor de esta Tesis. Una mención de cf. *Asterostemma* sp. para el Mioceno medio (Laventense) de Quebrada Honda (Bolivia) (Scillato-Yané y Carlini, 1999; Croft *et al.*, 2009) y uno de *Asterostemma* sp. para el Mioceno tardío de Acre (Brasil) (Cozzuol, 2006), aunque a la luz de las conclusiones sistemáticas obtenidas en esta Tesis Doctoral dichas asignaciones genéricas deben ser revisadas al igual que *A. barrealense*, cuya descripción original (Rusconi, 1946) no ofrece evidencia alguna para su inclusión en este género.

### *Asterostemma depressa* Ameghino, 1889: 823

#### **Sinonimia**

*Asterostemma depressa* Ameghino, 1889: 823, Lám. LXIV, figs. 2 y 8; 1891d: 351; 1894: 427; 1895 (inédito hasta 1920: 615); 1898: 210, Lám. 74d (no hace referencia a los mismos especímenes que Ameghino, 1889 y 1891d); Trouessart, 1898: 1124; Scott (1903: 156, lám. XXI, fig. 6, lám. XXIV, fig. 7); Trouessart, 1905: 806; Rusconi, 1946: 10; Simpson, 1947: 8; De Porta, 1962: 11; Villarroel, 1983: 33; Mones, 1986: 233 (identifica erróneamente el espécimen tipo con el MACN A 7663-7367); Carlini *et al.*, 1997: 223; Carlini *et al.*, 2008b: 146.

*Propalaeophlophorus australis*: Mercerat, 1891: 37 (*partim*); Lydekker, 1894: 48 (*partim*).

**Estatus.** *Nomen dubium.*

**Sintipo.** MACN (?), un número indeterminado de osteodermos de la coraza.

**Localidad tipo.** “Barrancas del río Chico”, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Material referido.** MACN A 1041, porción de coraza con cuatro osteodermos; MACN A 7663, cráneo.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** “Barrancas del río Chico”: MACN A 1041; Jack Harvey: MACN A 7663. Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Caracterización original** (Ameghino, 1889: 823). *“Las placas de la coraza son de un contorno sub-cuadrado regular, con una pequeña tendencia a la forma rectangular, de 22 mm de largo, 19 a 20 de ancho y solo 6 mm de espesor, término medio. Cada placa tiene en la cara externa una gran figura ovoide, de 18 a 20 mm de largo, de superficie casi completamente lisa, con algunas pequeñas puntuaciones poco perceptibles, un poco deprimida en el centro y a veces deprimida en toda su extensión, de manera que se muestra a un nivel inferior al de las figuras periféricas. Alrededor de esta figura principal hay tres o cuatro figuras periféricas más grandes, de superficie plana y puntuada, ubicadas en la parte anterior de la placa; y una o dos más pequeñas a cada lado, que se unen con las de las placas contiguas, faltando las mencionadas figuras en la parte posterior o presentándose solo en una forma completamente rudimentaria. Los surcos que separan a las figuras son angostos pero bien marcados, encontrándose en el del surco que rodea a la figura central cuatro o seis agujeros pequeños, de un diámetro comparable al grueso de un alfiler, colocados en la confluencia de los surcos periféricos con el surco central”.*

**Comentarios.** Ameghino (1889: lám. LXIV, figs. 2 y 8) ilustra dos pequeños fragmentos de coraza que no se pudieron ubicar en su Colección depositada en el MACN. En este

repositorio, hay un solo fragmento de coraza asignado a esta especie, con una numeración que apuntaría a aquellos especímenes de la campaña de C. Ameghino de 1887; el fragmento en cuestión está ingresado con el número MACN A 1041, y aunque no coincide con las ilustraciones de Ameghino (1889) es probable que corresponda a la serie tipo original.

Mercerat (1891) concluye que los osteodermos de *A. depressa*, ilustrados por Ameghino (1889: lám. LXIV, figs. 2 y 8) corresponden a *Propalaeohoplophorus australis*. Ameghino (1891d; 1894) rechaza la sinonimia propuesta por Mercerat (1891).

Lydekker (1894) nuevamente sinonimiza *Asterostemma depressa* con *Propalaeohoplophorus australis*, afirmando que uno de los fragmentos de coraza ilustrado por Ameghino (1889: lám. LXIV, fig. 2) pertenece a la región posterior del caparazón de este último. Ameghino (1895, inédito hasta 1920), en respuesta, menciona que *Asterostemma depressa* es la única especie del género que él considera válida, la designa como especie tipo del género y ofrece una extensa descripción.

Ameghino (1898: fig. 74 d) ilustra y describe un maxilar derecho, asignado por él a *Asterostemma depressa* e identificado aquí con el ejemplar MACN A 7663.

Scott (1903: lám. XXI, fig. 6, lám. XXIV, fig. 7) ilustra los molariformes y describe detalladamente el cráneo de la Colección Ameghino (MACN A 7663), menciona que está asociado a osteodermos que permiten asignarlo a *Asterostemma depressa* y asigna tentativamente un estuche caudal aislado (al cual figura y describe) (YPM PU 16001). Curiosamente, Scott (1903) destaca que el estatus de este género es algo incierto, pero mantiene las sinonimias oportunamente propuestas por Ameghino (1891d; 1894; 1895, inédito hasta 1920) e incluso asigna nuevos materiales.

Simpson (1947) describe *Asterostemma venezolensis* [= *Boreostemma venezolensis* (Simpson, 1947)] y ofrece una reseña histórica sobre *A. depressa*. En esta última menciona que el tipo son dos fragmentos de coraza posiblemente asociados, uno con nueve osteodermos completos y parte de otros dos, y otro con dos osteodermos completos y parte de otros seis;

aunque este autor describe estos osteodermos, constantemente recalca que son restos muy escasos y que los caracteres no son claramente diagnósticos. Menciona además que, la afirmación de Lydekker (1894) de que uno de los fragmentos de la serie tipo corresponden a la región posterior de *Propalaehoplophorus australis* es improbable, dado que este último posee la figura central elevada en esta región, mientras que en *A. depressa* es plana. Simpson (1947) destaca que la asignación del ejemplar MACN A 7663 a *A. depressa* no está bien fundamentada.

De Porta (1962) ofrece además un cuadro con diferentes medidas de los osteodermos de *A. depressa*; sin embargo, no menciona sobre qué osteodermos se tomaron y concluye que las diferencias en el número de figuras periféricas, la posición de la figura central y las medidas varían de acuerdo a la región de la coraza, y dado que no se les puede asignar a estos un valor a la hora de diagnosticar géneros o especies.

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Luego de la descripción original de Ameghino (1889), Ameghino (1891a) menciona que el estuche caudal no está formado por hileras de osteodermos, sino por osteodermos imbricados en toda su extensión. Los dos estuches caudales de la Colección Ameghino MACN A 7663-7666 y MACN A 7667, están asignados a *A. depressa*, pero ambos representan una pequeña porción terminal de esta pieza, por lo cual la afirmación de Ameghino (1891d) es válida solamente para la porción de representada; además, su pertenencia a esta especie no está fundamentada por lo que se reasignan a *Propalaehoplophorinae* indet.

Ameghino (1895, inédito hasta 1920) destaca que la coraza de esta especie es muy delgada y con la misma escultura que *Propalaehoplophorus*, pero con las figuras más cóncavas; luego, que el estuche caudal también tiene la conformación del de *Propalaehoplophorus*, pero con la región terminal más delgada y formada por osteodermos más pequeños. Los osteodermos delgados y cóncavos a los cuales se refiere Ameghino

(1895, inédito hasta 1920) son MACN A 1041 y MACN A 4747-4750; y son asignables a *Propalaeophlophorinae* indet.

Scott (1903) menciona que los osteodermos de esta especie presentan una ornamentación similar a *Propalaeophlophorus* pero, hasta donde se las conoce, siempre tienen la figura central plana, o incluso suavemente cóncava, pero nunca elevada o convexa.

Scott (1903) describe además un estuche caudal aislado que asigna a esta especie (YMP PU 16001). Destaca que la región anterior está constituida por anillos de osteodermos, cada uno formado de dos hileras, pero que en la región posterior este patrón se desdibuja, dado que parte de los osteodermos están ligeramente imbricados y los anillos compuestos solamente por una hilera de osteodermos. La morfología general revela que el estuche caudal es muy delgado en la porción posterior y que se adelgaza gradualmente hasta un punto, a diferencia de la porción terminal, trunca y gruesa, como una maza y trunca al final del estuche de *Cochlops*. Scott (1903) destaca que asigna este ejemplar a *Asterostemma depressa* dado que en el espécimen tipo original hay una porción de estuche caudal similar, asociada además a una porción de coraza; también menciona que en la misma colección hay una porción anterior de cráneo asociada a osteodermos similares. Sin embargo no hay evidencias para asignar el ejemplar YMP PU 16001 a esta especie y se asigna a *Propalaeophlophorinae* indet.

Rusconi (1946) menciona que en los osteodermos de *Asterostemma depressa* son bastante delgados y que el eje mayor de la figura central se orienta longitudinalmente, sin embargo estos rasgos no son diagnósticos.

Simpson (1947), en la descripción de los osteodermos de *A. depressa*, menciona que presentan las figuras periféricas pequeñas y la figura central desplazada posteriormente; varían de hexagonales a cuadrangulares; la superficie expuesta es plana o suavemente deprimida en la figura central; se observa además, una sola hilera de figuras, en número de 8-10, rodeando la figura central.

De Porta (1962) destaca que en *A. depressa* el diámetro antero-posterior de la figura central es el predominante.

**Cráneo y mandíbula.** Ameghino (1898) ofrece una breve descripción a nivel genérico del espécimen MACN A 7663; sin embargo, dado que Ameghino (1895, inédito hasta 1920) sólo considera válida a *A. depressa*, la descripción de hecho se aplica a esta especie. Ameghino (1898) destaca que esta especie, presenta el M5 con el segundo lóbulo labial rudimentario pero con el tercero y cuarto desarrollados, los M6-8 con el lóbulo postero-labial angosto, no bilobulado y sin el surco perpendicular que presentan *Cochlops* y *Propalaeohoplophorus*; las series dentarias son paralelas; por último, menciona que el intermaxilar está reducido y no contacta a los nasales. Ameghino (1895, inédito hasta 1920) ofrece caracteres mandibulares y plantea una extensa hipótesis acerca de la presencia de incisivos anteriores al m1; en este trabajo, Ameghino considera a *A. depressa* como la única especie válida del género, pero en su Colección no hay ningún resto mandibular asignado a ella.

Scott (1903) revisa el ejemplar mencionado por Ameghino (1898) y agrega a la descripción de este último que el M5 es el único que tiene un indicio de la división del lóbulo postero- externo en dos pilares y que este es el único género Santacruceño en donde ocurre esto; luego agrega que los premaxilares están perdidos y que por lo tanto la apreciación de Ameghino (1898) de que el intermaxilar está reducido es errónea. Por otro lado el proceso nasal de los maxilares parecería impedir el contacto entre nasales y premaxilares. El proceso palatino de los maxilares está profundamente recortado por el foramen incisivo, que se extiende posteriormente hasta la mitad del M2, siendo así el más largo de todos los géneros santacruceños. Los nasales son más largos, más angostos y se extienden más por delante de los maxilares que en *Propalaeohoplophorus*.

En síntesis, de no encontrarse el sintipo de esta especie, y dado que el ejemplar craneano MACN A 7663 ha sido considerado como *A. depressa*, se puede considerar no innovar en la situación nomenclatural provisoriamente hasta una decisión formal.

### **Sinonimia**

*Metopotoxus*: Trouessart, 1898: 1124. Este nombre no se ajusta al Art. 12 del ICZN, por lo tanto es un *nomen nudum* y no se encuentra disponible, aunque puede hacerse disponible posteriormente para el mismo concepto u otro diferente; Ameghino, 1898: 210 [Según ICZN, Arts. 21 y 50, Ameghino (1898) vuelve disponible a *Metopotoxus*, para el mismo concepto de Ameghino, 1895)]; 1895 (inédito hasta 1920: 615); Mones, 1986: 234; McKenna y Bell, 1997: 88, erróneamente indican la fecha de creación de este taxón en 1895 y proponen nominarlo nuevamente, ignorando todas las publicaciones posteriores.

*Asterostemma* Ameghino, 1889: 822 (*partim*).

**Estatus.** *Nomen dubium*.

**Especie tipo.** *Asterostemma laevata* Ameghino, 1889.

**Especies incluidas.** La especie tipo.

**Comentarios.** Como se describirá a continuación, este género se fundó originalmente para incluir una especie, *Metopotoxus laevatus*, la cual fue al principio descrita a base de osteodermos de la coraza. Estos osteodermos no presentan caracteres claramente diagnósticos; en estos casos el ICZN (Art. 75.5) los considera *nomen dubium*; de cualquier manera, a las especies de *Metopotoxus* se les otorgará el mismo tratamiento que a las especies de *Asterostemma*.

Como ocurre en el caso de las especies de *Asterostemma*, los autores asignaron a *M. laevatus* nuevos restos que presentan osteodermos similares al material tipo, asociados a restos craneanos; estos últimos efectivamente justifican la creación un nuevo taxón, aunque tal vez sea conveniente mantener el nombre *M. laevatus*, suprimiendo el material tipo de esta especie por el poder plenario de la ICZN y designando un nuevo material tipo. A esta situación compleja se suma el reconocimiento de *Metopotoxus anceps*, creada por Scott

(1903) a base de un cráneo aislado, por comparación con esos restos craneanos mencionados, oportunamente asignados sin una adecuada fundamentación a *M. laevatus*.

Respetando lo planteado en varias ocasiones en esta Tesis, las decisiones que implican la sustitución de un espécimen tipo por un neotipo o decisiones que afecten drásticamente la estabilidad nomenclatural, se considera que exceden el marco de este trabajo y quedan a cargo de la ICZN y postergadas para futuros trabajos del autor.

Sin embargo se describirán los taxones siguiendo las hipótesis más probables y se planteará la situación nomenclatural actual de los taxones implicados.

***Metopotoxus laevatus*** (Ameghino, 1889: 823) Ameghino, 1898: 210

### **Sinonimia**

*Asterostemma laevata* Ameghino, 1889: 823, lám. LXIV, fig. 6; 1891d: 351; 1894: 427;

Trouessart, 1898: 1124; 1905: 810; Mones, 1986: 233 [material tipo MACN (?)].

*Propalaeohoplophorus laevatus* Mercerat, 1891: 38.

*Propalaeoplophourus australis* Lydekker, 1894: 48 (*partim*).

*Metopotoxus laevatus* Ameghino, 1898: 210, fig. 75e; 1895 (inérito hasta 1920: 615); Scott, 1903: 157; Mones, 1986: 234 [Material tipo MACN (?)].

**Estatus.** *Nomen dubium*.

**Holotipo.** MACN A 1042, fragmento de coraza con siete osteodermos, seis completos y uno incompleto.

**Localidad tipo.** “Barrancas del río Chico”, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Nota.** Según ICZN (Art., 73.1.2), es el holotipo fijado por monotipia. Ameghino (1889, lám. LXIV, fig. 7) ilustra el holotipo, aunque no indica número de colección; el ejemplar MACN A 1042 coincide con la ilustración y descripción de Ameghino (1889).

**Material referido.** MACN A 4763, porción de cráneo; MACN A 7668-7675, osteodermos y porción de cráneo.

**Procedencia geográfica y estratigráfica.** Monte Observación: MACN A 4763; Sheuhen: MACN A 7668-7675. Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Caracterización original** (Ameghino, 1889: 823). “*Esta especie parece no haber sido de tamaño mayor que las demás, pero es considerablemente más robusta, pues las placas de la coraza, sin ser de tamaño mayor, son casi el doble más gruesas que en la especie precedente. Las placas son de figura más rectangular, con sus bordes laterales paralelos, y dispuestas en fajas transversales regulares; el tamaño de las placas es de 20 a 22 mm de largo, de 15 a 16 de ancho y de 8 a 11 de espesor. Cada placa tiene en la cara externa una figura central más grande, de contorno oval o sub-elíptico, de 10 a 12 mm de diámetro mayor, un poco convexa y casi completamente, con algunas pequeñas puntuaciones, apenas visibles, menos acentuadas todavía que en A. depressa. Alrededor de esta figura central hay una fila de 8 a 10 figuras periféricas pequeñas, todas de superficie plana y casi lisa, las dos anteriores más grandes, las laterales más pequeñas y las posteriores rudimentarias, casi en forma de pequeños tubérculos; en la parte anterior de cada placa, delante de la fila de figuras periféricas, hay una segunda fila transversal de figuras de tamaño desigual, la mayor parte rudimentarias; en cada uno de los bordes laterales de cada placa, casi completamente rectos, hay tres o cuatro figuritas que se unen a las opuestas de las placas contiguas. Los surcos que separan a las figuras son angostos pero bien delimitados; y los agujeros que se encuentran en el fondo de estos surcos, la mayor parte de ellos en el que delimita la figura central, son de tamaño bastante mayor que en A. depressa*”.

**Comentarios.** Posteriormente a la descripción original de Ameghino (1889), Mercerat (1891) reconoce esta especie como un taxón válido, pero lo incluye en *Propalaehoplophorus*, como *P. laevatus*; además, asigna a esta especie una rama mandibular izquierda, el húmero derecho, numerosos fragmentos de postcráneo y la mayor parte de la coraza de un mismo individuo, así

como la mayor parte de la coraza de otros tres individuos; sin embargo, este autor no indica caracteres, número de colección o algún dato que permita identificar estos especímenes en el MLP, por lo cual sus hipótesis son difícilmente contrastables; asimismo, Mercerat (1891) lista unos caracteres craneanos, pero debido a lo antedicho no se pueden contrastar u observar en ningún espécimen. Ameghino (1891d), en respuesta a Mercerat (1891), destaca que no tiene evidencias para aceptar o rechazar la hipótesis de este último autor.

Ameghino (1894) considera *Asterostemma laevata* como una especie válida, sin mayores consideraciones.

Lydekker (1894) menciona que el tipo de *A. laevata*, ilustrado por Ameghino (1889: lám. LXIV, fig. 6) corresponde a osteodermos de la región anterior de la coraza de *Propalaehoplophorus australis*, con el cual la sinonimiza.

Ameghino, 1895 (inédito hasta 1920) concluye que *Asterostemma laevata* debe incluirse en un género diferente, al que denomina *Metopotoxus*, con *A. laevata* como única especie. Sin embargo, dado que este trabajo permanece inédito hasta 1920, y que Ameghino recién en 1898 (fig. 75.e) ofrece una descripción del cráneo de *Metopotoxus* y de su única especie, *Metopotoxus laevatus*, las hipótesis nomenclaturales de Ameghino son válidas a partir de 1898. El ejemplar ilustrado por Ameghino (1898) es MACN A 4763 y no presenta osteodermos asociados.

Scott (1903) ofrece un listado sinonímico de esta especie, siguiendo las hipótesis de Ameghino (1898); además, destaca que los ejemplares de este taxón de la Colección particular de Ameghino (hoy día en el MACN) consisten en osteodermos de la coraza y del escudo cefálico, y dos fragmentos de cráneos con la mayoría de los molariformes. Scott (1903) no figura ni indica ningún número de colección de los ejemplares de la Colección Ameghino, aunque los describe.

En síntesis, Ameghino (1889) describe *Asterostemma laevata* (= *Metopotoxus laevatus*) a base de osteodermos de la coraza (MACN A 1042, porción de coraza). Luego

Ameghino (1898) crea el género *Metopotoxus* para incluir esta especie, pero sólo menciona caracteres craneanos (MACN A 4763, porción de cráneo).

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Luego de la descripción original de Ameghino (1889), los osteodermos de esta especie fueron mencionados por Ameghino (1895, inédito hasta 1920), destacando que la coraza está formada por pequeños osteodermos muy gruesos, con el dibujo de la superficie expuesta similar a los de *Propalaeohoplophorus*, pero con las figuras más “convexas” (un *lapsus* por cóncavas).

Uno de los osteodermos de la porción de coraza MACN A 1042 mide 22.9 mm de diámetro antero-posterior, 15.6 mm de diámetro transversal y, 9.9 mm de espesor. Todos los osteodermos de dicha porción son del mismo tamaño aproximado y presentan figuras accesorias anteriores, por lo que corresponden a la región postero-lateral de la coraza.

Luego, Scott (1903) describe los osteodermos asignados a esta especie en la Colección Ameghino; destaca que presentan un dibujo como el de *Propalaeohoplophorus*, pero con la figura central plana o ligeramente cóncava y con forámenes pilíferos muy desarrollados (en realidad los forámenes ubicados en los surcos generalmente son glandulares). Los osteodermos del escudo cefálico poseen una superficie punteada; se asemejan a los de *Cochlops*, dado que ambos presentan dos hileras concéntricas de forámenes conspicuos, aunque en éste son menos rugosos. Esta última apreciación de Scott (1903) acerca de los osteodermos cefálicos se basa en el lote MACN A 9338-9339, conformado por dos osteodermos cefálicos, una porción de molariforme y una porción de sínfisis mandibular con el m1; sin embargo, la asignación a esta especie no está fundamentada, y lo más prudente es clasificar dichos restos como de un *Propalaeohoplophorinae* gen. et sp. indet.

Tanto Ameghino (1889; 1895, inédito hasta 1920) como Scott (1903) basan sus descripciones de esta especie, además del material tipo, en dos lotes que contienen osteodermos MACN A 4699-4703, MACN A 7668-7675 y MACN A 9338-9339, de los

cuales, efectivamente, los dos primeros guardan cierta semejanza entre sí; éstas son la presencia de conspicuos forámenes en los surcos que delimitan las figura central y periféricas, la presencia de una hilera completa de figuras accesorias en la región anterior del osteodermo y las figuras tanto central como periféricas no muy convexas. Sin embargo, al no poseer corazas completas de la mayoría de las especies, no se puede afirmar categóricamente que sean caracteres constantes, y es probable que aparezcan también en otros Propalaeohoplophorinae.

**Cráneo.** Ameghino (1898; 1895, inédito hasta 1920) menciona que *Metopotoxus laevatus* presenta la región anterior muy corta, con la frente convexa y el extremo del rostro dirigido hacia abajo de una manera muy acentuada. En lo referido a los molariformes, el M4 presenta el segundo lóbulo externo rudimentario y el segundo dividido en dos por un surco; el M5 con el segundo lóbulo bien desarrollado; los M5-6 con cuatro lóbulos externos desarrollados; el M8 el con el lóbulo postero-externo simple. Las series dentarias son paralelas entre sí.

Scott (1903), a base de los especímenes de la Colección Ameghino (MACN), destaca que los M1-2 son relativamente más grandes que en *Asterostemma*; el M4 tiene un pequeño pilar medio externo, mientras que en *Asterostemma* este molariforme posee un amplio valle medio en el lado externo; también presenta el lóbulo postero-externo dividido; los M5-8 poseen el lóbulo postero-externo dividido en un grado más marcado que en *Cochlops*. El rostro es corto y la frente convexa, con el contorno dorsal inclinado hacia abajo abruptamente. El foramen lacrimal se ubica en una posición elevada. Scott (1903), ofrece medidas pero tomadas sobre fotografías, por lo cual no coinciden con las medidas tomadas sobre el espécimen.

Las descripciones craneanas de Ameghino (1898; 1895, inédito hasta 1920) y de Scott (1903) se basan en dos restos (MACN A 4763 y MACN A 7668-7675) que efectivamente difieren de aquellos de las demás especies de Propalaeohoplophorinae y que, uno de ellos

(MACN A 7668-7675), posee osteodermos similares a los del sintipo, que como se mencionó, no posee caracteres claramente diagnósticos.

***Propalaeohoplophorus exilis*** Ameghino, 1899: 8

**Sinonimia**

*Propalaeohoplophorus exilis*: Trouessart, 1905: 806; Mones, 1986: 234 [Material tipo, MACN (-)].

**Estatus.** *Nomen dubium*.

**Holotipo.** MACN A sin número, un osteoderma de la coraza.

**Localidad tipo.** “Yacimiento las pinturas” (*in schedula*), Prov. de Santa Cruz.

**Nota.** Según la caracterización original de Ameghino (1889) la serie tipo consiste en más de un osteoderma, aunque sólo se conserva uno en el MACN.

**Caracterización original** (Ameghino, 1899: 8). “...*de tamaño muy pequeño comparable al de un Eutatus; las placas de la coraza solo tienen 3 cm. de largo, 1 de ancho y 4 a 5 mm de grueso...*”.

**Comentarios.** Esta especie, sumariamente caracterizada por Ameghino (1899), está representada actualmente por un único osteoderma; aunque no está identificado como material tipo en la Colección Ameghino, es el único ejemplar de Propalaeohoplophorinae con procedencia “yacimiento las pinturas” ingresado en ella; además las medidas tomadas sobre el ejemplar (30.8 mm de largo, 16.6 de ancho y 5.3 mm de espesor) coinciden con las ofrecidas por Ameghino (1899).

Este osteoderma presenta una figura central plana con rodeada por ocho figuras periféricas; posee además una hilera completa de figuras periféricas accesorias en la región anterior y dos figuras accesorias en el margen posterior, razón por la cual, se asigna a la

región postero-lateral de la coraza. Los márgenes del osteodermo son denticulados y la superficie sumamente punteada.

Este osteodermo aislado, dada la ausencia de caracteres claramente diagnósticos, no justifica el mantenimiento de *Propalaeohoplophorus exilis* como taxón válido; sin embargo, probablemente provenga de afloramientos asignables a la Formación Pinturas cuya fauna de gliptodóntidos es aún poco conocida; por lo tanto, debido a que existe la posibilidad de que futuros hallazgos de ejemplares más completos demuestren la validez de esta especie, se la mantiene como *nomen dubium*.

### 3.2.3.1.8 *Propalaeohoplophorinar nomen vanum*

*Propalaeohoplophorus patagonicus* Mercerat, 1891: 40

#### **Sinonimia**

*Propalaeohoplophorus patagonicus*: Mones, 1986: 234 [Material tipo, MLP (-)].

*Eucinepeltus petesatus*: Ameghino, 1891d: 351; 1894: 427; Scott, 1903: 149. *Partim*.

**Estatus.** *Nomen vanum*.

**Holotipo.** MLP (-), cráneo con el M6 en posición.

**Localidad tipo.** Monte León o “barrancas del río Santa Cruz”, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Comentarios.** Mercerat (1891), en la caracterización original de este taxón, no ofrece caracteres diagnósticos, sólo las medidas generales del cráneo y de un molariforme, así como caracteres comunes a todos los *Propalaeohoplophorinae*. Este autor, asigna además a esta especie la parte posterior de un cráneo, fragmentos de maxilares inferiores y fragmentos de coraza de dos especímenes.

Ameghino (1891d) sinonimiza *Propalaeohoplophorus patagonicus* con *Eucinepeltus petesatus*, sin ninguna fundamentación, y esta sinonimia es mantenida por Scott (1903).

Dado que tanto el material tipo como el asignado están extraviados en el MLP, y que la descripción original no ofrece caracteres diagnósticos, se considera a este taxón *nomen vanum*.

***Propalaeohoplophorus aratae* Mercerat, 1891: 40**

**Sinonimia**

*Propalaeohoplophorus aratae*: Mones, 1986: 234 [material tipo, MLP (-)].

*Propalaeohoplophorus australis*: Scott, 1903: 135 (*partim*).

**Estatus.** *Nomen vanum*.

**Holotipo.** MLP (-), porción de rama mandibular con sólo el m8 en posición.

**Localidad tipo.** Monte León, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz, Santacrucense.

**Comentarios.** Mercerat (1891) en la caracterización original de este taxón, no ofrece caracteres diagnósticos, sólo las medidas del m<sub>8</sub> y otras de la rama mandibular, y rasgos comunes a todos los *Propalaeohoplophorinae*. Este autor asigna a esta especie fragmentos de coraza de dos ejemplares.

Scott (1903) sinonimiza *Propalaeohoplophorus aratae* con *Propalaeohoplophorus australis*, pero no justifica dicho cambio.

Dado que tanto el material tipo como el asignado están extraviados en el MLP, y que la descripción original no ofrece caracteres diagnósticos, se considera a este taxón *nomen vanum*.

**Sinonimia**

*Asterostemma granata* Ameghino, 1889: 823, lám. 64, fig. 3; 1891d: 351; 1894: 427;

Trouessart, 1898: 1124; Mones, 1986: 233 (material tipo MACN 1040?).

*Propalaeohoplophorus granatus* Mercerat, 1891: 39.

*Propalaeohoplophorus australis*: Lydekker, 1894: 48 (*partim*).

*Cochlops muricatus*: Ameghino 1895(inédito hasta 1920: 613) (*partim*); Scott, 1903: 143

(*partim*); Trouessart, 1905: 806 (*partim*). **Nueva sinonimia.**

**Estatus.** *Nomen vanum*.

**Holotipo.** MACN A 1040, fragmento de coraza con cuatro osteodermos.

**Nota.** Según ICZN (Art. 73.1.2), es el holotipo fijado por monotipia.

**Localidad tipo.** “Barrancas del río Chico”, Prov. de Santa Cruz, Fm. Santa Cruz,

Santacruzense.

**Caracterización original.** (Ameghino, 1889: 823). “*El tamaño de esta especie es comparable al de la precedente [A. depressa], pero probablemente era un poco más robusta, pues las placas de la coraza son proporcionalmente más gruesas, diferenciándose por su aspecto externo algo diferente. Las placas tienen de 21 a 22 mm de largo, de 18 a 20 de ancho y 7 de espesor, en término medio. Cada placa tiene en la cara externa una figura sub-circular o sub-ovoide, proporcionalmente más pequeña que en la especie precedente, menos ovoide y nunca deprimida sino más bien un poco convexa y de superficie no tan lisa, mostrando puntuaciones más marcadas, que le dan un aspecto más áspero, casi granuloso; esta figura central tiene un diámetro de 9 a 12 mm. Alrededor de ella hay seis a siete figuras periféricas más pequeñas, cuya superficie es también un poco áspera o granulosa, las dos o tres anteriores más grandes, las laterales más pequeñas, y separadas de las figuras de las placas contiguas por surcos bien visibles y las posteriores rudimentarias y a menudo completamente*

*ausentes. Los surcos que separan a las figuras son más anchos que en la especie precedente; y los agujeros que se encuentran en el fondo del surco que rodea a la figura central son de tamaño mucho mayor, encontrándose también entre los surcos que separan a las figuras periféricas”.*

**Nota.** Ameghino (1889: lám., LXIV, fig. 3) ilustra el material tipo. El autor de esta Tesis confirma lo propuesto de Mones (1986), e identifica el holotipo con el espécimen MACN A 1040.

**Comentarios.** Luego de la caracterización original de Ameghino (1889), Mercerat (1891) destaca que es un taxón válido, pero lo incluye en el género *Propalaeohoplophorus*, como *P. granatus*. Mercerat (1891) asigna y describe un fragmento de maxilar aislado (MACN A 1046), previamente asignado a *Propalaeohoplophorus incisivus* por Ameghino (1889: lám. LXIV, figs. 9-13), así como un fémur y coraza de un individuo (el fémur probablemente sea MLP 16-22) y elementos postcráneos y de coraza de otros cuatro individuos; dado que este autor no provee mayores precisiones acerca de estos últimos ejemplares, y que en el MLP hay numerosos fragmentos de postcráneo y corazas, la identificación es sumamente dificultosa. Ameghino (1891c), en respuesta a Mercerat (1891), menciona que no tiene evidencias para aceptar o rechazar la sinonimia propuesta por este último.

Ameghino (1894) considera a *Asterostemma granata* como una especie válida, sin mayores comentarios.

Lydekker (1894) sinonimiza a *Asterostemma granata* con *Propalaeohoplophorus australis*.

Ameghino (1895, inédito hasta 1920) menciona que nuevos materiales, le permitieron reconocer a *Asterostemma granata* como sinónimo de *Cochlops muricatus*.

Scott (1903) mantiene la sinonimia propuesta por Ameghino (1895, inédito hasta 1920), por lo cual se puede suponer que Ameghino le mostró el manuscrito de esta obra.

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Luego de Ameghino (1889), Mercerat (1891) menciona que los osteodermos figurados por Ameghino (1889) no corresponden a la región media, sino a región lateral de la coraza. Lydekker (1894) destaca acertadamente que los osteodermos ilustrados por Ameghino (1889: lám. LXIV, figs. 3) corresponden a la región anterior de la coraza.

El mayor osteoderma de la porción de coraza (MACN A 1040) mide 23.5 mm de diámetro antero-posterior, 22.0 mm de diámetro transversal y, 8.0 mm de espesor.

Osteodermos modificados por la amplitud de los surcos y con forámenes glandulares en ellos se observan en la región más anterior y dorsal de la coraza de *Sclerocalyptus* y *Eucinepeltus*; de esta manera, es probable que los osteodermos asignados a *A. granata* correspondan a esa región, pero es imposible clasificarlo con más precisión que *Propalaehoplophorinae* gen. et sp. indet.

### 3.2.3.2 Glyptodontidae incertae sedis

#### 3.2.3.2.1 Glyptodontidae gen. et sp.nov.

##### Lámina 57

**Holotipo.** LIEB PV-6000, un osteoderma completo y cuatro porciones de osteodermos del escudete cefálico, 24 osteodermos y numerosos fragmentos de osteodermos de la coraza dorsal, 25 osteodermos y varios fragmentos de osteodermos de la coraza caudal y una falange ungueal (**Lám. 57**).

**Localidad tipo.** Tranquera blanca, Paso del Sapo, Mioceno de la Prov. del Chubut.

**Material referido.** LIEB PV-6001, cinco osteodermos y dos porciones; LIEB PV-6002, 14 osteodermos; LIEB PV-6003, 17 osteodermos y cuatro fragmentos; LIEB PV-6004, 37 osteodermos y varios fragmentos; LIEB PV-6005, 20 osteodermos y varios fragmentos; LIEB PV-6006, cuatro osteodermos; LIEB PV-6007, tres osteodermos y tres fragmentos; LIEB PV-

6008, 12 osteodermos; MLP 66-V-13-1, 26 osteodermos; MLP 71-VII-31-1, un osteoderma cefálico y una porción de otro.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** Tranquera Blanca: LIEB PV-6007 y MLP 66-V-13-1; Cerro Zeballos: LIEB PV-6001, LIEB PV-6002, LIEB PV-6003, LIEB PV-6004, LIEB PV-6005, LIEB PV-6006 y MLP 71-VII-31-1. Mioceno de la Prov. del Chubut.

**Diagnosis.** Osteodermos del escudete cefálico de mayor tamaño y más rugosos que los de *Eucinepeltus* (Propalaeohoplophorinae) y *Eosclerocalyptus* (Hoplophorinae Hoplophorini). Estos osteodermos no presentan ornamentación ni figuras periféricas a diferencia de los de *Propalaeohoplophorus* (Propalaeohoplophorinae) y poseen una elevación central a modo de cono, que a diferencia de *Eucinepeltus* no presenta una concavidad central. Osteodermos de la coraza dorsal más gruesos, rugosos y puntuados que en *Propalaeohoplophorus*, *Eucinepeltus*, pero conservando el patrón de ornamentación en “roseta” de los Propalaeohoplophorinae, Hoplophorinae (Hoplophorini y Palaehoplophorini) y Glyptodontinae (e.g., *Glyptodon*, *Boreostemma*, *Glyptotherium*). Surco que delimita la figura central y periférica de cada osteoderma con paredes convergentes (en forma de “V”) al igual que los Hoplophorinae Hoplophorini (e.g., *Eosclerocalyptus* y *Neosclerocalyptus*) pero diferente de los Glyptodontinae en donde las paredes son paralelas (en forma de “U”). La figura en “roseta” presenta una sola hilera de figuras periféricas completa a diferencia de los Hoplophorinae “Hoplophorini” (e.g., *Phlycgtaeonopyga*) y Panochthini (e.g., *Nopachtus*) en donde hay más de una hilera y de los Glyptatelinae (e.g., *Glyptatelus*) en donde se reduce o está ausente la hilera posterior. Osteodermos de la región anillada de la coraza caudal con mayor número de forámenes y de mayor tamaño que en los Propalaeohoplophorinae y al igual que estos terminada en un pequeño tubo caudal pero no tan desarrollado como en los Hoplophorinae Hoplophorini (e.g., *Eosclerocalyptus*) y Palaehoplophorini (e.g., *Palaehoplophorus*).

**Comentarios.** Este nuevo taxón presenta caracteres en común con los Propalaeohoplophorinae, los Hoplophorinae Hoplophorini y Palaehoplophorini, y con los Glyptodontinae. Esta combinación de caracteres no permiten al autor de esta Tesis incluir este nuevo género en algún agrupamiento supragenérico más específico que Glyptodontidae *incertae sedis*. en este contexto, Fernicola (2008) ha realizado un análisis filogenético de la Familia Glyptodontidae, sin embargo su hipótesis filogenética se basa exclusivamente en caracteres craneomandibulares y este nuevo género está representado exclusivamente por osteodermos de la coraza, por dicha razón no se pueden realizar consideraciones en este sentido.

### **Descripción anatómica**

**Escudete cefálico.** Está formado por varios osteodermos de diferentes tamaños, aunque se hallaron desarticulados; por lo tanto, nada puede decirse del número total o de su morfología. El de mayor tamaño es pentagonal, con un contorno de grandes forámenes; tiene 73.9 mm de diámetro transversal y 65.7 mm de diámetro anteroposterior, mientras que el escudete completo de *Eucinepeltus petesatus* mide 132.1 de diámetro transversal y 141.5 mm de diámetro antero-posterior y el de *Eosclerocalyptus proximus* 175 y 155 mm respectivamente **(Lám. 57, Figs. A y B)**.

**Coraza dorsal.** La región antero-lateral posee osteodermos con la figura central desplazada hacia el margen posterior, sin figuras periféricas posteriores y con figuras periféricas reducidas, como en los Glyptatelinae, *Parapropalaeohoplophorus septentrionalis* Croft *et al.*, 2007, y en las regiones laterales de los Propalaeohoplophorinae y Hoplophorinae Hoplophorini. Los osteodermos presentan forámenes en las intersecciones de los surcos que delimitan la figura central de las periféricas. En un grupo de estos osteodermos, la región posterior se proyecta para la superposición de osteodermos sucesivos, y otros desarrollan además una región articular anterior o “tecla” similar a la de un osteodermo móvil de un armadillo (Krmptotic *et al.*, 2009b). Esto indica la presencia de una región móvil como la de

los Propalaeohoplophorinae (Scott, 1903). Hacia el margen anterior de la coraza la figura central ocupa toda la superficie del osteodermo (**Lám. 57, Figs. C-L**).

En la región postero-lateral, como en los Propalaeohoplophorinae y Hoplophorinae Hoplophorini, los osteodermos presentan figuras periféricas accesorias. En este nuevo taxón son notablemente más gruesos (~20-21 mm) que aquellos de los Propalaeohoplophorinae (~12.4-15.1 mm) (**Lám. 57, Figs. M-N**). No se ha encontrado ningún osteodermo de esta región con la figura central o las periféricas convexas o elevadas a modo de cono, como aquellas de *Propalaeohoplophorus* o *Cochlops* (Ameghino, 1889; Scott, 1903).

**Coraza caudal.** Como la coraza caudal descrita para los Propalaeohoplophorinae (ver Ameghino 1889; Lydekker 1894; Scott 1903), la región proximal está formada por una serie de anillos caudales y un corto tubo caudal distal.

Los anillos caudales presentan osteodermos que se asemejan a aquéllos de los Propalaeohoplophorinae y Hoplophorinae Hoplophorini. Los anillos están formados por dos hileras de osteodermos. La hilera proximal presentan una figura central con las figuras posteriores ausentes y las laterales ausentes o reducidas. Presentan generalmente cuatro figuras periféricas anteriores con forámenes en las intersecciones de los surcos, más numerosos y de mayor tamaño que en los Propalaeohoplophorinae. Estos osteodermos presentan una región articular para la superposición con la hilera distal del anillo subsiguiente. Los osteodermos de la hilera distal son de menor tamaños, y se ubican entre dos osteodermos de la hilera proximal; en estos osteodermos, no hay figuras periféricas posteriores, pero si algunas figuras periféricas anteriores (**Lám. 57, Figs. Ñ-R**).

Se han recuperado osteodermos desarticulados la región correspondiente al tubo caudal. Presentan una superficie lisa, sin forámenes y con márgenes cóncavos en vista lateral, asemejándose a aquéllos de la misma región de los Propalaeohoplophorinae, que habrían formado un corto tubo caudal, a diferencia del gran tubo caudal rígido que presentan los Hoplophorinae Hoplophorini y los Hoplophorinae Palaeohoplophorini (**Lám. 54, Figs. S-V**).

### 3.2.3.2.2 *Eonaucum* Scillato-Yané y Carlini, 1998: 50

#### **Sinonimia**

*Propalaeohoplophorus*: Roth, 1899: 195 (*partim, nec* Ameghino, 1887: 24). **Nueva**

#### **Sinonimia.**

**Especie tipo.** *Eonaucum colloncuranum* Scillato-Yané y Carlini, 1998.

**Nota.** Especie tipo por designación original (ICZN, Art. 68.2).

**Especies incluidas.** Sólo la especie tipo.

**Diagnosis** (Scillato-Yané y Carlini, 1998: 50). “*El más pequeño Sclerocalyptini conocido.*

*Los dos primeros molariformes simples (como en los Propalaeohoplophorinae), el resto trilobulados con cresta central de dentina dura. Placas del caparazón dorsal pequeñas, de 15.7 a 23.6 mm de largo, 12.9 a 18.6 mm de ancho y 4.9 a 9.7 mm de espesor; con la superficie externa lisa, con la figura central generalmente separada del borde posterior de la placa por figuritas periféricas; de 7 a 10 figuritas periféricas, con mucha frecuencia 8 ó 9; con forámenes en cada una de las intersecciones del surco que rodea la figura central con los que limitan las periféricas”.*

**Diagnosis enmendada** (de Scillato-Yané y Carlini, 1998: 50). Los dos primeros molariformes simples como en los Propalaeohoplophorinae (e.g., *Propalaeohoplophorus*, *Eucinepeltus*, *Cochlops*) pero a diferencia de estos, el M2 con una incipiente bilobulación. Los restantes molariformes trilobulados, pero con el lóbulo anterior más desarrollado y curvado lingualmente y los lóbulos labiales no tan redondeados como los Propalaeohoplophorinae. Osteodermos de la coraza dorsal más pequeños y delgados que los Propalaeohoplophorinae, Hoplophorinae (e.g., *Eosclerocalyptus*, *Palaehoplophorus*), Doedicurinae (e.g., *Doedicurus*) y Glyptodontinae (e.g., *Glyptodon*, *Boresotemma*, *Glyptotherium*). Con la superficie externa lisa al igual que los Propalaeohoplophorinae pero a diferencia de estos con forámenes en cada una de las intersecciones del surco que rodea la figura central con los que limitan las

periféricas y con las figuras central y periféricas más globosas. Surcos menos profundos y amplios que los Hoplophorinae Palaehoplophorini (e.g., *Palaehoplophorus*) y los Glyptodontinae. La figura central está rodeada por una sola hilera de figuras periféricas, al igual que los Propalaehoplophorinae, Hoplophorinae y Glyptodontinae y diferencia de los Hoplophorinae “Plohophorini” (e.g., *Phlycgtaeonopyga*) y Panochthini (e.g., *Nopachtus*) en donde hay más de una hilera o de los Glyptatelineae (e.g., *Glyptatelus*) en donde se reduce o está ausente la hilera posterior.

**Comentarios.** Según Zurita (2007) este taxón podría corresponder a un avanzado Glyptodontidae Propalaehoplophorinae o a un primitivo Hoplophorinae Hoplophorini. Por otro lado, Fernicola (2008) ha propuesto la parafilia de los Hoplophorini. Si bien a continuación se describe la especie en cuestión, la evidencia empírica para fundamentar la inclusión en alguno de los grupos mencionados es aun ambigua, máxime si se tiene en cuenta que en esta Tesis no se realiza un análisis filogenético. Por lo tanto se mantiene a *Eonaucum* como un Glyptodontidae *incertae sedis*.

***Eonaucum informis*** (Roth, 1899: 195) González y Scillato-Yané **n. comb.**

#### **Láminas 58-59**

##### **Sinonimia**

*Propalaehoplophorus informis*: Ameghino, 1899: 8; Trouessartt, 1905: 806; Mones, 1986: 234 [material tipo, MLP (-)].

*Eucinepeltus informis* Ameghino, 1899: 8.

*Eonaucum colloncuranum* Scillato-Yané y Carlini, 1998: 50.

**Sintipo de *Propalaehoplophorus informis*.** MLP 16-183, fragmento de rama mandibular, 12 osteodermos de la coraza, porción de fémur y tibia, dos vértebras y un metatarso del mismo ejemplar (**Lám. 58**).

**Localidad tipo.** Río Collón Curá, Prov. de Neuquén, Fm. Collón Curá, Colloncureense.

**Holotipo del sinónimo junior *Eonaucum colloncuranum*.** MLP 90-XII-17-15, numerosos osteodermos de la coraza y dos fragmentos craneanos correspondientes a la región alveolar maxilar (**Lám. 59**).

**Material referido.** MACN Pv 12770, tres osteodermos; MACN Pv 14554, un osteodermo; MACN Pv 14561, 34 osteodermos; MACN Pv 14563, 19 osteodermos; MACN Pv 14566, 20 osteodermos; MACN Pv 15183, un osteodermo; MACN Pv 15224, un osteodermo; MACN Pv 15225, un osteodermo; MACN Pv 15226, un osteodermo; MACN Pv 15227, un osteodermo; MACN Pv 15228, un osteodermo; MACN Pv 15229, un osteodermo; MACN Pv 17190, tres osteodermos; MACN Pv 17207, cuatro osteodermos; MACN Pv 17198, tres osteodermos; MACN Pv 17212, dos osteodermos; MLP 90-II-20-18, 15 osteodermos; MLP 90-II-20-27, siete osteodermos; MLP 90-II-20-36, tres osteodermos; MLP 90-XII-17-11, una porción de osteodermo; MLP 90-XII-17-15, más de 50 osteodermos; MLP 90-XII-24-13, 14 osteodermos; MLP 90-XII-25-3, ocho osteodermos de la coraza; MLP 90-XII-28-15, un osteodermo; MLP 90-XII-28-22, cuatro osteodermos; MLP 91-IV-1-113, seis osteodermos; MLP 91-IV-1-120, 10 osteodermos; MLP 91-V-1-135, tres osteodermos; MLP 91-IX-1-79, tres osteodermos; MLP 91-IX-1-82, tres osteodermos; MLP 91-IX-1-85, 31 osteodermos; MLP 91-IX-1-86, más de 20 osteodermos; MLP 91-IX-2-111, más de 40 osteodermos; MLP 91-IX-2-113, siete osteodermos; MLP 91-IX-2-114, más de 15 osteodermos; MLP 91-IX-2-119, 15 osteodermos; MLP 91-IX-2-120, seis osteodermos; MLP 91-IX-2-127, nueve osteodermos; MLP 91-IX-2-128, diez osteodermos; MLP 91-IX-2-131, dos osteodermos; MLP 91-IX-2-161, dos osteodermos; MLP 91-IX-3-23, diez osteodermos; MLP 92-XI-18-10, 26 osteodermos y cuatro molariformes superiores; MLP 92-XI-18-13, siete osteodermos.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** Río Collón Curá (localidad tipo de la Fm. Collón Curá): MLP 90-II-17-11a, MLP 91-IX-2-111, MLP 91-IX-2-113, MLP 91-IX-2-114, MLP 91-IX-2-119, MLP 91-IX-2-120, MLP 91-IX-2-127, MLP 91-IX-2-128,

MLP 91-IX-2-131, MLP 91-IX-2-161 y MLP 90-XII-17-15; Cañadón del Tordillo: MLP 90-II-20-18, MLP 90-II-20-27, MLP 90-II-20-36, MLP 91-IV-1-113, MLP 91-IV-1-120, MLP 91-IX-1-79, MLP 91-IX-1-82, MLP 91-IX-1-85 y MLP 91-IX-1-86. Fm. Collón Curá, Colloncurese, Prov. de Neuquén. Pilcaniyeu Viejo: MACN Pv 12770, MACN Pv 14554, MACN Pv 14561, MACN Pv 14563, MACN Pv 14566, MACN Pv 15183, MACN Pv 15224, MACN Pv 15225, MACN Pv 15226, MACN Pv 15227, MACN Pv 15228, MACN Pv 15229 y MLP 91-V-1-135. Fm. Collón Curá, Colloncurese, Prov. de Río Negro. Cerro Castillo (=El Castillo): MLP 91-XI-3-26 y MLP 90-XII-24-13; Comallo: MLP 91-IX-18-10 y MLP 91-XI-18-13; Cerro Mesa: MLP 90-XII-25-3; Ingeniero Jacobacci: MACN Pv 17190, MACN Pv 17198, MACN Pv 17207, MACN Pv 17212, MLP 90-XII-28-15 y MLP 90-XII-28-22. Mioceno de la Prov. de Río Negro.

**Diagnosis:** Igual que la del género por monotipia.

**Comentarios.** Roth (1899) describe *Propalaehoplophorus informis* a base de una porción de rama mandibular mal conservada, algunos osteodermos y elementos postcraneanos.

Ameghino (1899) incluye esta especie en el género *Eucinepeltus* sin fundamentar el cambio propuesto.

Luego de la revisión del material tipo de *P. informis*, se destaca que la rama mandibular descrita por Roth (1899), no corresponde a *Propalaehoplophorus*, *Eucinepeltus* ni a *Cochlops*; por otro lado, los osteodermos asociados a dicha rama mandibular presentan una morfología similar a aquéllos de *Eonaucum colloncuranum* Scillato-Yané y Carlini, 1998. Una serie de molariformes superiores (M1-3) conocidos para *E. colloncuranum* presentan lóbulos labiales no tan redondeados como que aquéllos de los *Propalaehoplophorinae*, al igual que los m1-3 conocidos para *P. informis*.

*E. colloncuranum* y *P. informis* presentan osteodermos con caracteres similares entre sí (*i.e.*, pequeños, delgados, con forámenes en la intersección de los surcos); los primeros

molariformes inferiores de *P. informis*, al igual que los primeros tres molariformes superiores de *E. colloncuranum*, son diferentes de los de cualquier Propalaeophlophorinae.

Dados estos rasgos morfológicos comunes, ambos taxones son reunidos en esta Tesis en una sola especie, *Eonaucum informis* (Roth) **n. comb.**

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Según Roth (1899), los osteodermos de la coraza de *Propalaeophlophorus informis* (= *Eonaucum informis*) se diferencian de aquéllos de las especies de *Propalaeophlophorus* por ser más delgados y por presentar la figura central, delimitada por un surco no tan redondeado y con ángulos más agudos (**Lám. 58, Figs. D-M**). Scillato-Yané y Carlini (1998) mencionan que los osteodermos de *E. colloncuranum* (= *E. informis*) son pequeños, delgados, con la superficie externa lisa, con la figura central generalmente separada del borde posterior de la placa por siete o nueve figuritas periféricas; los osteodermos presentan además forámenes en cada una de las intersecciones del surco que rodea la figura central con los que limitan las periféricas (**Lám. 59, Figs. A-L**).

**Molariformes superiores.** Scillato-Yané y Carlini (1998) mencionan que *E. colloncuranum* (= *E. informis*) presenta los M1-2 simples, como en los Propalaeophlophorinae, y los demás molariformes trilobulados. Los molariformes mencionados por estos autores corresponden al ejemplar MLP 92-XI-18-10, entre los que se identifican el M1-3 y el M4 ó M6. El M1, aunque es simple, es más alargado, al igual que el M2, que los correspondientes a los Propalaeophlophorinae; el M2 presenta una bilobulación incipiente; el M3 es claramente bilobulado, con el lóbulo anterior más desarrollado y curvado lingualmente; por último el M4 ó M5 es claramente trilobulado, presentando el lóbulo anterior curvado lingualmente y los lóbulos labiales no tan redondeados como en los Propalaeophlophorinae.

**Mandíbula.** Roth (1899) destaca que la rama horizontal de la mandíbula de *P. informis* (= *Eonaucum informis*) es más baja que en *Propalaeophlophorus australis*; asimismo, ofrece

medidas de los molariformes conservados en el ejemplar MLP 16-183, comparadas con las de *P. australis*.

El m1 es alargado, convexo lingualmente y cóncavo en la cara labial, mientras que en *P. australis* es cilíndrico; el m2 es más grande, convexo lingualmente y con la cara labial con un surco central apenas indicado; el m3 de es igual longitud pero más ancho; el m4 es del mismo tamaño, pero presenta un surco lingual anterior ausente en *P. australis*.

No obstante, la mandíbula está muy mal conservada como para realizar mediciones precisas; a pesar de ello se puede aproximar la altura de la rama horizontal a nivel del m3 y del m4-5, siendo 35.2 y 37.3 mm respectivamente (**Lám. 58, Fig. C**).

### **3.2.3.3 Subfamilia Hoplophorinae** Huxley, 1864

#### **3.2.3.3.1 Tribu Palaehoplophorini** Hoffstetter, 1958

##### **3.2.3.3.1.1 *Palaehoplophorus*** Ameghino, 1883: 301

**Especie tipo.** *Palaehoplophorus scalabrini* Ameghino, 1883.

**Nota.** Mones (1986) designa la especie tipo posteriormente a su publicación (Según ICZN, Art. 69.1, especie tipo por designación posterior).

**Especies incluidas.** La especie tipo, *P. disjunctus* Ameghino, 1889, *P. meridionalis* Ameghino, 1904 y *P. chapalmalensis* Ameghino, 1908.

**Nota.** Sólo se analiza en detalle la sistemática de *P. meridionalis*, por ser la única en registrarse en una Edad y en un área contemplada en el Plan de Tesis, las demás especies son todas de edades posteriores y no han sido objeto de una revisión desde principios del siglo XX por dicha razón, y dado que no afecta el reconocimiento del taxón en cuestión no se ofrece una diagnosis genérica. Sin embargo, se incluye en la caracterización original de *P.*

*meridionalis* que es suficiente para diferenciarlo de las demás especies de gliptodontes estudiadas en la Tesis.

**Distribución geográfica y cronológica.** Mayoense y “Rionegrese”, Patagonia, Argentina (revisados en esta Tesis) y Huayqueriense, Mesopotamia, Argentina (Marshall *et al.*, 1983).

*Palaehoplophorus meridionalis* Ameghino, 1904: 286

### Lámina 60

#### Sinonimia

*Palaehoplophorus meridionalis*: Rovereto, 1914: 37; Castellanos, 1925: 95; 1926: 269; Hoffstetter, 1958: 579; Mones, 1986: 237 [Material tipo, MACN A-5016 (?)].

**Sintipo.** MACN A 11737, tubo caudal (**Lám. 60, Fig. A**) y MACN A 11137, un fragmento de coraza con cuatro osteodermos, un fragmento con dos osteodermos, diez osteodermos de la coraza y un osteodermo de los anillos caudales (**Lám. 60, Figs. B-M**).

**Nota.** Ameghino (1904) en la descripción original menciona como material tipo el tubo caudal y osteodermos de la coraza, pero en ningún momento describe estos últimos ni menciona si corresponden al mismo individuo.

**Localidad tipo.** Lago Blanco (=Laguna Blanca), Prov. del Chubut, Fm. Río Mayo, Mayoense.

**Material referido.** MACN A 11132, porción distal de tubo caudal.

**Procedencia geográfica y estratigráfica del material referido.** Sin localidad: MACN A 11132, “Rionegrese” (*in schedula*).

**Caracterización original** (Ameghino, 1904: 286). “*Está compuesto [tubo caudal] por placas con una gran figura central y sin figuras periféricas, como en el género Lomaphorus, pero se distingue por la extremidad terminal que no tiene las grandes placas salientes laterales terminales de este último género, y también de Sclerocalyptus y Plohophorus. En*

*Palaehoplophorus* la parte terminal se compone de dos placas pequeñas, alrededor de las cuales sigue un círculo o anillo de siete placas de las cuales las laterales son un poco más grandes. El número de placas aumenta en las filas posteriores en relación con el engrosamiento del tubo. En los surcos que separan las placas hay una serie o línea ininterrumpida de perforaciones o agujeros relativamente grandes y dispuestos de modo que las dos placas contiguas. El tubo caudal en su parte posterior es un poco deprimido y se encorva fuertemente hacia arriba como en *Sclerocalyptus heusseri*; en el medio es cilíndrico mientras que en su parte proximal es un poco comprimido lateralmente. El tubo tiene 39 cm de largo y hacia el medio en su parte cilíndrica tiene 96 mm de diámetro. La especie se distingue fácilmente del *P. scalabrinii* del Paraná por las placas laterales de la parte terminal mucho más pequeñas y con perforaciones periféricas de tamaño mucho más reducido”.

**Comentarios.** Luego de la caracterización original de Ameghino (1904), Rovereto (1914: lám. II, fig. 3) y Hoffstetter (1958: fig. 31.A) figuran el tubo caudal parte de la serie tipo sin ofrecer descripciones o indicar números de colección.

Castellanos (1925) realiza una serie de consideraciones acerca de la evolución de la coraza de los Glyptodontidae, en donde destaca que el tubo caudal de *P. meridionalis* es el tipo morfológico más primitivo entre aquellos gliptodóntidos que poseen tubo caudal desarrollado.

### **Descripción anatómica**

**Coraza dorsal.** Los osteodermos de la coraza dorsal conservados MACN A 11137 presentan como caracteres más conspicuos, en relación a aquellos de los Propalaehoplophorinae, una gran amplitud y profundidad de los surcos que delimitan la figura central y las periféricas (Lám. 60, Figs. C-M).

Algunos de estos osteodermos presentan una hilera completa y bien definida de figuras anteriores accesorias; en las intersecciones de los surcos se ubican grandes forámenes. Los

osteodermos presentan un mayor espesor que los de los Propalaehoplophorinae y los márgenes de los osteodermos son más irregulares debido a las proyecciones óseas articulares.

Un osteoderma de la región dorsal de la coraza del lote MACN A 11137, mide 38.7 de diámetro antero-posterior, 32.7 mm de diámetro transversal y, 18.5 mm de espesor.

**Coraza caudal.** A la caracterización original de Ameghino (1904) se puede agregar que el tubo caudal MACN A 11737 se caracteriza por presentar osteodermos sin dibujo con una superficie rugosa y con grandes y numerosos forámenes en el surco que delimita los osteodermos entre sí. La hilera más anterior de osteodermos presenta una región de articulación para el último de los anillos móviles que conforman el resto de la coraza caudal; desde esta primera hilera se cuentan 18 bandas de osteodermos, más dos osteodermos terminales que cierran el tubo. Los osteodermos son algo mayores en los laterales y en la porción más posterior (**Lám. 60, Fig. A**).

Castellanos (1925; 1926) indica que el tubo caudal de *P. meridionalis* está formado por osteodermos de similar tamaño, es decir que no presenta grandes osteodermos terminales o laterales; esta condición indicaría un estadio primitivo en la evolución de los tubos caudales de los Palaehoplophorini.

#### **3.2.3.3.1.2 Palaehoplophoroides** Scillato-Yané y Carlini, 1998: 53

**Especie tipo.** *Palaehoplophoroides rothi* Scillato-Yané y Carlini, 1998.

**Especies incluidas.** Sólo la especie tipo.

**Nota.** Según ICZN Arts. 68.2 y 68.3, especie tipo por designación original y monotipia.

**Diagnosis** (Scillato-Yané y Carlini, 1998: 53). “*Palaehoplophorini* de tamaño grande, similar a *Palaehoplophorus scalabrinii* y aproximadamente una cuarta parte mayor que *Aspidocalyptus*. Placas del dorso del caparazón con la figura central elíptica y plana, como en *Aspidocalyptus* (fuertemente deprimida en el centro en *Palaehoplophorus*); una hilera de

nueve a once figuritas periféricas circulares a elípticas, planas y bien delimitadas (rugosas y poco marcadas en *Palaehoplophorus*); se intercala un número variable de figuritas menores entre la figura central y la hilera de figuritas periféricas, o bien entre estas últimas; perforaciones grandes y numerosas, especialmente en el surco principal y generalmente en número de dos entre la figura central y cada una de las periféricas. Tubo caudal fuertemente curvado hacia arriba, con la superficie muy rugosa y figuras en forma de protuberancia semiesférica a cónica, a veces con una profunda depresión central, rodeada por una hilera de forámenes menores que los de *Palaehoplophorus* (en *Aspidocalyptus* la figura es plana a ligeramente cóncava, muy lisa, rodeada de una hilera de forámenes de proporciones similares)".

*Palaehoplophoroides rothi* Scillato-Yané y Carlini, 1998: 53

### Lámina 61

#### **Sinonimia**

*Palaehoplophoroides rothi* Scillato-Yané y Carlini, 1998: 53, Figura 3.a-f.

**Holotipo.** MLP 92-XI-15-1, gran parte del tubo caudal, 24 osteodermos de la coraza dorsal y restos fragmentarios del cráneo (**Lám. 61**).

**Localidad tipo.** Arroyo Pedregoso, Prov. del Chubut, Fm. Pedregoso.

**Diagnosis** Igual que la del género por monotipia.

**Comentarios.** Dado que no se han descubierto nuevos ejemplares de esta especie y que en la diagnosis comparativa realizada por Scillato-Yané y Carlini (1998) se detallan los caracteres relevantes de esta especie, el autor de esta Tesis no cree necesario realizar una diagnosis enmendada o una redescrición de los materiales.

#### **3.2.3.4 Glyptodontidae gen. et sp. indet.**

##### **Materiales y procedencia geográfica y estratigráfica**

Prov. del Chubut: Piedra Parada (Mioceno): MACN Pv 14254 y MACN Pv 14257;  
Cañadón Comayo (Mioceno): MACN PV 12549; Aguada Escondida (Mioceno): MLP 61-VII-  
10-29.

## CAPÍTULO 4. CONSIDERACIONES BIOESTRATIGRÁFICAS

Como se destaca en la Introducción, las “Edades-mamífero” son unidades biocronológicas que se han usado para calibrar principalmente el Cenozoico. En América del Sur el esquema biocronológico que se utiliza es el propuesto originalmente por Ameghino (1900-1902; 1906) y modificado posteriormente (Simpson, 1940; Pascual *et al.*, 1965; 1966; Pascual, 1970; Simpson, 1971; Woodburne, 1977; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Pascual *et al.*, 1996). Dado que este esquema se basa en el conocimiento de las asociaciones de mamíferos de las distintas secuencias continentales, a medida que aumenta el entendimiento de dichas asociaciones, el esquema es modificado.

A continuación se detallan las faunas de mamíferos para el periodo estudiado (Mioceno temprano- Mioceno medio), sus antecedentes, los intervalos temporales que representan y las localidades fosilíferas y las unidades litoestratigráficas de donde provienen. Además, se incluyen todos los registros de Dasypodidae, Peltephilidae y Glyptodontidae considerados válidos que pudieron confirmarse. Por último se mencionan todos los registros por localidad.

## 4.1 “Edad-mamífero” Santacrucense

### 4.1.1 Fauna “pinturense” y santacrucense (?) de Formación Pinturas

#### Antecedentes

Ameghino (1900-1902: 73) da a conocer su “faune des couches à *Astrapothericulus*”, así denominada en referencia al género *Astrapothericulus* abundante en dicha asociación faunística, para incluir aquellos mamíferos colectados por su hermano C. Ameghino durante su cuarto viaje a Patagonia (1890-1891) (Ameghino, 1891c), en depósitos continentales en la región de los ríos Chico, Sehuen y Deseado; Ameghino (1900-1902) concluye que su “étage Astrapothericuléen”, en una secuencia de faunas sucesivas se ubica entre su “étage Colpodonéen” y su “étage Notohippidéen”.

Ameghino (1906: 226, Fig. 54) en un mapa acota la ubicación geográfica del “astrapothériculéen” a las nacientes del río Deseado destacando, además, que C. Ameghino visita esa localidad sólo una vez durante tres días en el año 1898; asimismo, ubica esta fauna como más cercana al “Notohippidense” que al “Colpodonense”.

Hatcher en el año 1898 colecta algunos mamíferos fósiles al norte del lago Pueyrredón (Hatcher, 1903); si bien no indica una localidad específica, en la colección depositada en el YPM hay varios especímenes ingresados como procedentes del arroyo Eke (=Ecker), afluente del río Pinturas y a su vez afluente del río Deseado.

Kraglievich (1930) reúne el “Astrapothericulense” y el “Notohippidense” en su “Horizonte Karaikense”, pero los continúa posicionando por encima del “Colpodonense” y por debajo del “Santacrucense” de Ameghino (1906).

Frenguelli (1931) mantiene el “Astrapothericulense” de Ameghino (1900-1902) como una unidad independiente del “Notohippidense”. Este autor destaca que visita el yacimiento típico y único, en la proximidad del arroyo Feo (afluente del río Pinturas) y que el

“Astrapothericulense” podría corresponder en realidad a un yacimiento “Colpodonense”. Asimismo, este autor menciona que realiza en esta localidad una pequeña colección de mamíferos fósiles aunque no brinda mayores precisiones sistemáticas.

Castellanos (1937) denomina “Pinturense” al “Astrapothericulense” de Ameghino (1900-1902) y acepta las hipótesis de Kraglievich (1930).

Simpson (1940) destaca que la fauna “Astrapothericulense” no está lo suficientemente estudiada; por lo tanto, opina que no hay datos suficientes como para considerarla posterior a la fauna “Colpodonense” o más temprana que la fauna “Notohippidense”. Debido a esto no la considera una unidad independiente de las mencionadas aunque la ubica entre ambas faunas.

Feruglio (1949) realiza una síntesis reducida del “Astrapothericulense”, aunque no aporta nueva información y mantiene las ideas de Ameghino (1900-1902; 1906).

Wood y Paterson (1959) afirman que no hay evidencias para considerar la fauna de Pinturas más que una fauna local de la Edad Santacrucense.

Pascual *et al.* (1965) mencionan que las “capas de Pinturas” y su fauna de *Astrapothericulus* se incluyen en la Edad Santacrucense dado que no poseen elementos que indiquen lo contrario; esta interpretación es igual a la de Simpson (1940). De la misma manera, Pascual (1970) y Pascual y Odreman Rivas (1971) destacan que incluyen el “Astrapothericulense” en la Edad Santacrucense dado que el promedio de las diferencias entre las comunidades de mamíferos es tan bajo que sugiere sucesivos y estrechos estados evolutivos.

Marshall (1976), en su compilación de localidades fosilíferas de la Edad Santacrucense, menciona que la localidad “Pinturas” se encuentra aproximadamente 30 ó 40 km al Sur del límite Este del lago Buenos Aires.

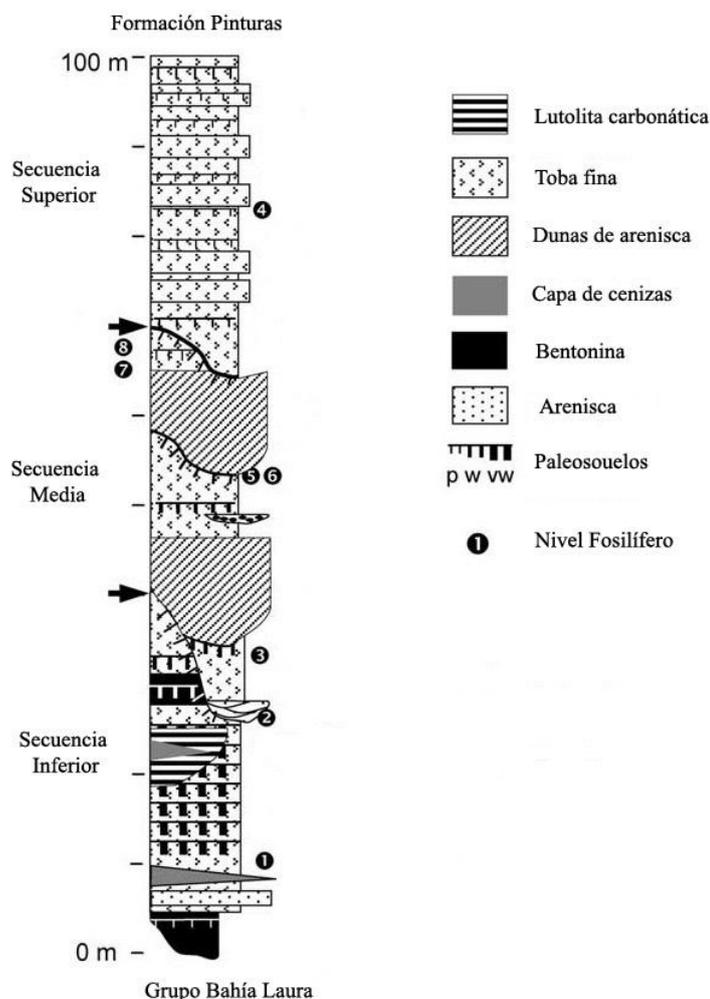
De Barrio *et al.* (1984) asignan las sedimentitas portadoras de la fauna “Astrapothericulense”, así como gran parte de otras sedimentitas supuestamente del Mioceno temprano, ubicadas entre los 70° y 71° de longitud Oeste y los 47° y 48° de longitud Sur en el

margen occidental del Macizo del Deseado, a los niveles inferiores de la Formación Santa Cruz (Edad Santacruzense). Además, ofrecen la primera descripción estratigráfica moderna de dichos sedimentos, junto con la ubicación geográfica de numerosas localidades fosilíferas.

Bown *et al.* (1988) en un trabajo preliminar denominan Formación Pinturas al conjunto de estratos piroclásticos y epiclásticos continentales asignados al Mioceno temprano, portadores de la fauna "Astrapothericulense" de Ameghino (1900-1902), que afloran en el alto valle del río Pinturas y sus tributarios. Para esta formación se reconocen tres secuencias: inferior, media y superior (Bown *et al.*, 1988); la localidad tipo con la sección más completa se encuentra en Ea. Ana María. Estos autores sugieren, además, que la Formación Pinturas equivaldría a los términos finales de la Fm. Centinela y a la porción basal de la Formación Santa Cruz.

Bown y Larriestra (1990: Fig. 6) (**Perfil 1**) proveen un detallado análisis paleoambiental y estratigráfico de la Formación Pinturas; asimismo, acotan la distribución de estos sedimentos, en relación a la extensión de los afloramientos reconocidas por De Barrio *et al.* (1984). Estos autores posicionan las principales localidades fosilíferas dentro de las tres Secuencia que presenta la Formación Pinturas. En la Secuencia inferior se encuentra Ea. El Carmen (Baja), en la Secuencia media se ubican Portezuelo Sumich Norte, Ea. El Carmen (Alta), Cerro de los Monos, Loma de la Lluvia, Ea. Ana María (=Loma de las Ranas), Portezuelo Sumich Sur y Los Toldos Norte (=Cause Seca).

Bown y Fleagle (1993) incluyen como equivalentes sedimentológicos y litológicos aproximados de la "Fauna Astrapothericulense" los horizontes aflorantes en Karaiken; aunque no hacen referencia a correlaciones cronológicas.



**Perfil 1. Columna estratigráfica de Formación Pinturas. Modificada de Bown y Larriestra (1990: Fig. 6) y Kramarz y Bellosi (2005: Fig. 2). 1, El Carmen bajo; 2, Portezuelo Sumich Norte; 3, El Carmen alto; 4, Toldos Sur; 5, Cerro de los Monos; 6, Loma de la Lluvia; 7, Ea. Ana María; 8, Portezuelo Sumich Sur.**

### **Geocronología**

Bown *et al.* (1988) dan a conocer el resultado de una datación absoluta, sin mayores especificaciones, el cual indica una edad de  $16.6 \pm 1.5$  Ma para la base de la Formación Pinturas en Ea. El Carmen.

Bown y Larriestra (1990) presentan una datación realizada sobre una toba procedente de la localidad Loma de la Lluvia que arroja una edad de  $13.3 \pm 3.3$  Ma., aunque los propios autores posteriormente desestimaron la validez de este fechado (Fleagle, com. pers., 2007).

Bown y Fleagle (1993) mencionan para la localidad Portezuelo Sumich Norte, en donde aflora la sección más alta de Formación Pinturas, dos edades absolutas, una de 16.598 Ma y otra de 16.246 Ma; además, presentan para la localidad Estancia El Carmen, donde aflora la base de la Formación Pinturas, unas edades absolutas de 17.750 Ma y 17.550 Ma.

Fleagle *et al.* (1995) ofrecen las dataciones absolutas más modernas conocidas para Formación Pinturas. Para la parte más baja de la secuencia inferior de Formación Pinturas aflorante en Estancia El Carmen obtienen una edad  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  promedio de  $17.76 \pm 0.02$  Ma y otra de  $17.67 \pm 0.16$  Ma; se destaca que el nivel datado se encuentra por debajo de todos los niveles fosilíferos de Formación Pinturas, excepto los niveles más bajos presentes en esta misma localidad. Estos autores obtienen para la parte más alta de la secuencia media una edad promedio de  $16.58 \pm 0.10$  Ma y otra de 16.43 Ma. Es remarcable que este nivel datado se encuentra por encima de todos los niveles fosilíferos de la secuencia inferior y media de Formación Pinturas.

De acuerdo a las últimas edades absolutas y según la IGTSC (2009), estas edades ubican a la Secuencia inferior y media de Formación Pinturas en el Mioceno temprano tardío, es decir en el Burdigaliano (20.4 Ma- 16.0 Ma).

### **Correlaciones bioestratigráficas modernas propuestas con mamíferos**

Nuevos estudios sistemáticos han sido llevados a cabo en la región desde fines de la década de 1980 y diversos grupos de mamíferos han sido examinados, entre ellos primates, marsupiales, ungulados nativos y roedores (Fleagle *et al.*, 1987; Fleagle, 1990; Bown y Fleagle, 1993; Rae *et al.*, 1996; Dummont *et al.*, 2000; Soria, 2001; Kramarz, 2001; 2002; Tejedor, 2002; Kramarz, 2004; Kramarz y Bellosi, 2005; Kramarz y Bond, 2005; Tejedor,

2005a, b; Kramarz, 2006; 2009; Abello, 2007). Sin embargo, entre estos autores son escasos aquellos que proponen correlaciones bioestratigráficas con las diferentes localidades del Mioceno (ver más adelante).

Bown y Fleagle (1993) indican que el patrón evolutivo de los marsupiales paleoténtidos sugiere que la Formación Santa Cruz y la Formación Pinturas no son completamente diferentes en edad y que, o bien son de edades equivalentes, o a lo sumo parte de la Formación Pinturas es más antigua.

Kramarz y Bellosi (2005) concluyen, basados en el registro de roedores histicognatos, que la secuencia inferior y media de la Formación Pinturas está caracterizada por una combinación de géneros conocidos colhuehuapenses, representados por especies más derivadas, y géneros conocidos santacrucenses, pero con especies más primitivas. A esta combinación la denominan “Asociación Pinturese”, de transición y diferente entre la Colhuehuapense y Santacrucense típica. Estos autores concluyen que la secuencia superior de Formación Pinturas puede correlacionarse con los niveles basales de la Formación Santa Cruz en Monte Observación y Monte León y con aquellos depósitos portadores de la fauna “Notohippidense” en Karaiken; de este modo, la secuencia inferior y media de Formación Pinturas es más antigua que la base de la Formación Santa Cruz en sus típicas localidades de la costa.

Estos autores, proponen además a base del registro de roedores, en oposición a lo sugerido por Bown y Larriestra (1990) a base del registro de Primates, que los fósiles de Los Toldos Sur provienen de la Secuencia superior de la Formación Pinturas, debido a que constituyen una diferente asociación más derivada que la “Asociación Pinturese”; Asimismo, según Kramarz y Bellosi (2005) los niveles de Gobernador Gregores, asignados tentativamente por Bown y Fleagle (1993) a la Secuencia inferior de Formación Pinturas, son portadores de roedores exclusivamente santacrucenses, por dicha razón refieren también dicha localidad a la Secuencia superior.

Kramarz y Bond (2005) revisan los ungulados litopternos de la Formación Pinturas y concluyen que la asociación de dicho grupo sugiere que al menos la secuencia inferior y media de la Formación Pinturas es más antigua que la Formación Santa Cruz en sus localidades típicas.

Kramarz (2009) realiza una revisión sistemática de *Astrapothericulus* Ameghino (Astrapotheriidae) y concluye que la distribución de *Astrapothericulus* excede cronológica y estratigráficamente a la de las “capas Astrapothericulenses”. Su biocrón se extiende desde la Edad Colhuehuapense, siendo abundante en la secuencia inferior y media de la Formación Pinturas, hasta depósitos expuestos en La Cañada asignados a la secuencia superior de dicha unidad, es decir hasta la Edad Santacrucense. Ello no invalida el “Astrapothericulense” como unidad faunística, pero evidencia que es necesario seleccionar otro elemento faunístico que lo caracterice.

En esta Tesis se utiliza “Pintureense” para aquella fauna registrada en la Secuencia inferior y media de Formación Pinturas de acuerdo a la “Asociación Pintureense” propuesta por Kramarz y Bellosi (2005).

### **Los Cingulata de la fauna “pintureense” de Formación Pinturas (Cuadro 1, 2 y 3)**

#### **Ea. El Carmen** (Secuencia inferior, Fm. Pinturas, Prov. de Santa Cruz) (**Fig. 9.1**)

Registro confirmado: *Proeutatus* sp. y *Stenotatus* sp. (González *et al.*, 2006).

#### **Portezuelo Sumich Norte** (Secuencia media, Fm. Pinturas, Prov. de Santa Cruz) (**Fig. 9.2**)

Registro confirmado: Peltephilidae gen. et sp. indet. (González *et al.*, 2006).

Nuevo registro: *Stegotherium variegatum*, *Stegotherium* **sp. nov.**, *Vetelia puncta* y Propalaehoplophorinae gen. et sp. indet.

#### **Cerro de los Monos** (Secuencia media, Fm. Pinturas, Prov. de Santa Cruz) (**Fig. 9.3**)

Registro confirmado: *Stegotherium variegatum* y *Stegotherium sp. nov.* (González *et al.*, 2006).

**Loma de la Lluvia** (Secuencia media, Fm. Pinturas, Prov. de Santa Cruz) (**Fig. 9.4**)

Nuevo registro: Peltephilidae gen. et sp. indet., *Stegotherium variegatum*, *Proeutatus* sp. y Propalaehoplophorinae gen. et sp. indet.

**Ea. Ana María (=Loma de las Ranas)** (Secuencia media, Fm. Pinturas, Prov. de Santa Cruz) (**Fig. 9.5**)

Registro confirmado: Propalaehoplophorinae gen. et sp. indet. (De Barrio *et al.*, 1984), *Stenotatus* sp. y *Stegotherium sp. nov.* (González *et al.*, 2006).

Nuevo registro: *Stegotherium variegatum*, *Proeutatus* sp. y *Vetelia puncta*.

**Portezuelo Sumich Sur** (Secuencia media, Fm. Pinturas, Prov. de Santa Cruz) (**Fig. 9.6**)

Registro confirmado: Peltephilidae gen. et sp. indet., *Proeutatus* sp., *Stenotatus* sp. y *Stegotherium sp. nov.* (González *et al.*, 2006).

Nuevo registro: Propalaehoplophorinae gen. et sp. indet.

**Los Cingulata de la fauna santacrucense (?) de Formación Pinturas (Cuadro 1, 2 y 3)**

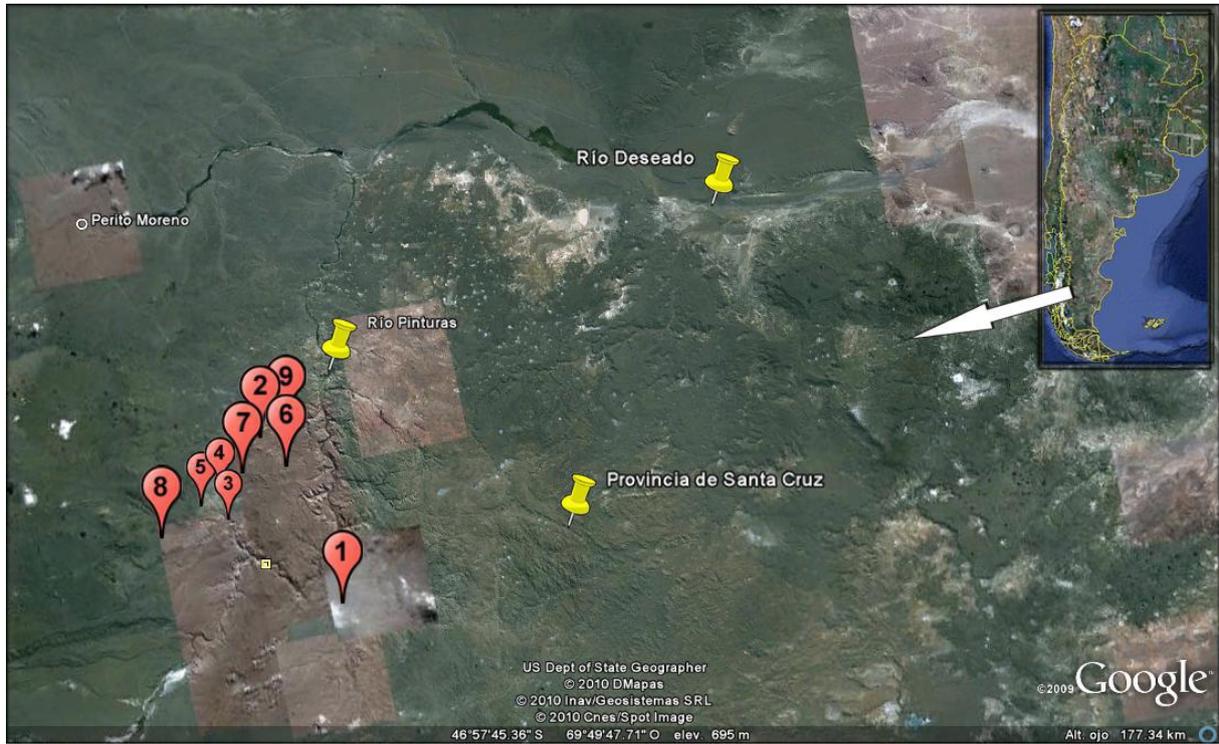
**Ea. Los Toldos** (Secuencia superior, Fm. Pinturas, Prov. de Santa Cruz) (**Fig. 9.7**)

Registro confirmado: Propalaehoplophorinae gen. et sp. indet. (De Barrio *et al.*, 1984), *Proeutatus* sp. y *Stenotatus* sp. (González *et al.*, 2006).

Nuevo registro: *Prozaedyus* sp.

**Gobernador Gregores** (Secuencia superior, Fm. Pinturas, Prov. de Santa Cruz) (**Fig. 10.5**)

Nuevo registro: *Proeutatus* sp. y Propalaehoplophorinae gen. et sp. indet.



**Figura 9. 1, El Carmen; 2, Portezuelo Sumich Norte; 3, Cerro de Los Monos; 4, Loma de la Lluvia; 5, Ea. Ana María (Loma de las Ranas); 6, Portezuelo Sumich Sur; 7, Ea. Los Toldos; 8, Arroyo Ecker; 9, Arroyo Feo.**

#### 4.1.2 Fauna “notohippidense” de Formación Santa Cruz

##### Comentarios acerca de la grafía

Originalmente publicado como “étage notohippidien” (Ameghino: 1900-1902: 179), el término es mencionado a lo largo del trabajo original de diferentes maneras indistintamente con mayúsculas o minúsculas iniciales, pero siendo consistente en la grafía (“couches du Notohippidien”, “étage notohippidien”) excepto en la p. 340 en donde lo menciona como “Notohippidéen”; luego, Ameghino (1906: 228) utiliza esta última grafía, es decir “étage notohippidéen”, Notohippidéen” y Faune Notohippidéenne”, y aclara en una nota a pie de página que adopta la terminación “éen” para los pisos, y la terminaciones “ien” e “ienne” para las formaciones con nombres masculinos y femeninos respectivamente. Kraglievich (1930: 160) utiliza la castellanización “notohippidense”. Frenguelli (1931: 66) cita la combinación “Notohippidiense (Notohippidéen)”. Luego a partir de Marshall (1976: 1140) se generaliza el uso de “Notohipidense” (Marshall y Pascual, 1977; 1978; Scillato-Yané, 1981; Marshall, 1982; Scillato-Yané y Vucetich, 1982). Por último, la grafía más aceptada en los últimos años es la castellanización ya mencionada “Notohippidense” de Kraglievich (1930: 160) (Castellanos, 1937; Feruglio, 1949; Pascual, 1970; Pascual y Odreman Rivas, 1971; Furque y Camacho, 1972; Pascual y Odreman Rivas, 1973; Marshall *et al.*, 1983; Cione y Tonni, 1995; Flynn *et al.*, 2002b; Pascual *et al.*, 2002); si bien en ninguno de estos casos se fundamenta la razón del uso de una determinada grafía, en esta Tesis se utiliza “Notohippidense” por ser la más aceptada en los últimos años.

##### Antecedentes

Ameghino (1900-1902: 54, 179-180, 220-224) reconoce su “étage notohippidien” o “couches du notohippidien”) en referencia a sus “couches à *Notohippus*” y basado en la fauna de mamíferos colectada en el suroeste de la Provincia de Santa Cruz que indicaría un estadio

evolutivo en general "menos avanzado" que aquel del Santacruicense típico o "étage santacruzien" de Ameghino (1900-1902).

Ameghino (1900-1902; 1906) destaca que los niveles típicos de su "étage notohippidien" se encuentran en la localidad Karaiken, cerca de Lago Argentino al norte de la cabecera del río Santa Cruz, donde por única vez en el año 1889, su hermano Carlos Ameghino en su segundo viaje a Patagonia colecta mamíferos aparentemente más antiguos que aquéllos del Santacruicense de la costa. Los materiales de esta campaña presentan como fecha de ingreso en la Colección Ameghino el periodo 1889-1890.

Kraglievich (1930) incluye el "Notohippidense" junto con el "Astrapothericulense" en el "Karaikense", mientras que Castellanos (1937) los mantiene separados.

Feruglio (1938; 1944; 1949) realiza tres perfiles estratigráficos en el área de Lago Argentino, donde recupera mamíferos fósiles: 1) en la meseta de la Ea. Bon Acord, 2) entre la Ea. Quién Sabe y el Arroyo Los Perros, y 3) en la Meseta F. Fernández ubicada en la Ea. La Meseta. Menciona que los afloramientos corresponden a la sección inferior del Santacruicense, destacando que esta última localidad tal vez coincida con Karaiken y que el horizonte con la fauna "Notohippidense" está cubierto en concordancia por el Santacruicense, del cual según Feruglio (1949) no se diferenciaría faunísticamente.

Simpson (1940), apoyándose en las observaciones geológicas de Feruglio (1938), destaca que las relaciones estratigráficas de los horizontes aflorantes en Karaiken, en relación a los estratos marinos subyacentes, no son diferentes de aquéllas de diferentes localidades de los horizontes inferiores de la Formación Santa Cruz de la costa, simplemente las capas marinas están menos desarrolladas; de este modo, Karaiken puede ser considerado como una facie local del Santacruicense temprano. Por otro lado, Simpson (1940), tomando el listado faunístico de Karaiken dado a conocer por Ameghino (1906), destaca que dicha fauna es escasamente diferenciable de la fauna de la Formación Santa Cruz de la costa, y que la primera aparentemente representa una fase temprana de la segunda, por lo tanto se puede

aceptar tentativamente la existencia de un “piso Karaikense” (“Karaikenian stage”, *sensu* Simpson, 1940: 664) diferente del Santacrucense.

Pascual *et al.* (1965) incluyen a el “Karaikense” de Kraglievich (1930) en la Edad Santacrucense, dado que no encuentran elementos que se opongan; posteriormente, Pascual (1970) y Pascual y Odreman Rivas (1971) destacan que incluyen el “Notohippidense” y el “Astrapothericulense” en la Edad Santacrucense, dado que el promedio de las diferencias entre las comunidades de mamíferos es tan bajo que sugiere sucesivos y estrechos estados evolutivos.

Furque y Camacho (1972) reconocen formalmente la Formación Santa Cruz en esta área, aunque no realizan estudios en Karaiken, sino en localidades ubicadas al sureste de Lago Argentino. La dividen en tres miembros transicionales, describiendo los respectivos perfiles y sus localidades tipo; desde la base: Los Dos Mellizos, Bon Acord y Los Huelguistas. Furque y Camacho (1972) destacan que posiblemente al miembro inferior corresponda el nivel fosilífero de Karaiken que ha suministrado la fauna “Notohippidense”. Furque (1973) describe detalladamente los perfiles de los tres miembros, y ubica en el miembro inferior los mamíferos fósiles colectados aquí por Feruglio (1949), sin más consideraciones bioestratigráficas.

Pascual y Odreman Rivas (1973) mencionan que los sedimentos mamalíferos del “Notohippidense” son homotácicos y algo más antiguos que aquéllos de la típica Formación Santa Cruz de la costa.

Marshall (1976) ofrece una breve reseña de Karaiken, que incluye la ubicación geográfica precisa y las diferentes grafías utilizadas.

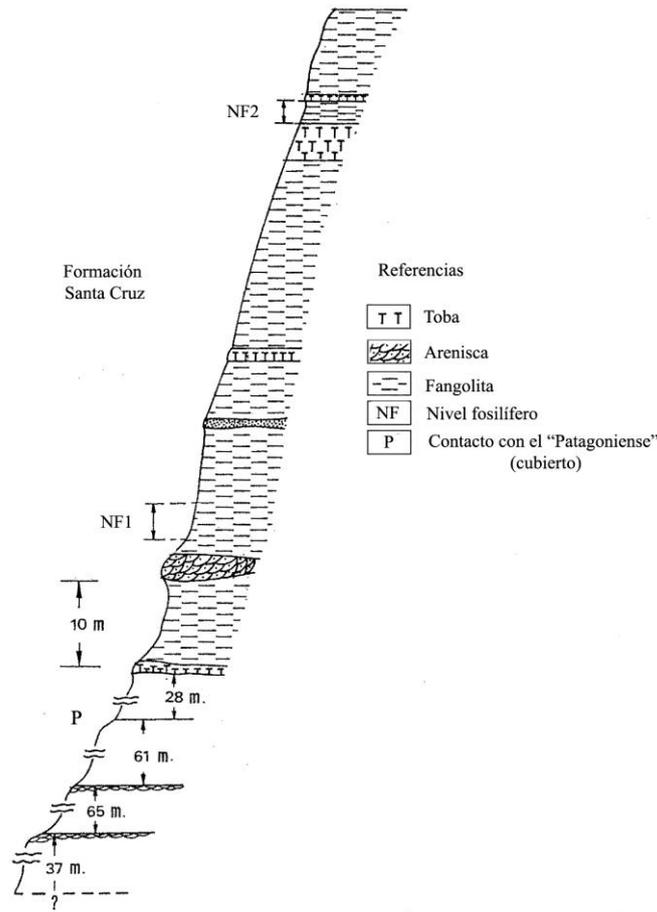
Marshall y Pascual (1977: Fig. 1) (**Perfil 2**) brindan una revisión detalla de la historia y situación del "Notohippidense" en el contexto de la edades Colhuehuapense y Santacrucense; asimismo, ofrecen un perfil estratigráfico detallado de Karaiken, donde se observa el horizonte con la fauna “Notohippidense” y aquél suprayacente portador de la fauna

Santacrucense *sensu stricto*. Por último, estos autores dan a conocer la localidad “notohippidense” Cerro Centinela.

Marshall y Pascual (1978) consideran al “Notohippidense” como la parte más inferior de la Formación Santa Cruz.

Marshall *et al.* (1983) consideran que la fauna “Notohippidense” de Karaiken representa una fauna local de la Edad Santacrucense.

Pascual *et al.* (2002) destacan que la idea de una sucesión entre el “Notohippidense” y la fauna típica del Santacrucense de la costa se puede explicar porque en el oeste el periodo de subsidencia del mar “Patagoniense” (= Formación Cerro Centinela en el área de Lago Argentino y Formación Monte León en la costa atlántica) es más corto que en la costa atlántica. Esta regresión luego se extiende hacia el este (Feruglio, 1944; 1949). Por tanto el “Notohippidense” de Lago Argentino y la Formación Santa Cruz en la costa atlántica representan dos facies continentales posteriores a la regresión del mar “Patagoniense”, y así se explica la escasa diferencia en los “estados evolutivos” de ambas faunas.



**Perfil 2. Columna estratigráfica de Formación Santa Cruz en Karaiken. Modificada de Marshall y Pascual (1977: Fig. 1). NF 1, horizonte portador de mamíferos “notohippidenses”; NF2, horizonte portador de mamíferos santacruceses.**

### **Geocronología**

Marshall *et al.* (1986) estudian tres unidades tobáceas dentro de una sección de 210 m de la Formación Santa Cruz en Karaiken. Concentrados de plagioglasa realizados sobre el nivel tobáceo medio suministran una edad  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  promedio de  $16.7 \pm 0.2$  Ma; este promedio es calculado sobre tres edades obtenidas ( $16.8 \pm 0.7$  Ma,  $16.9 \pm 1.5$  Ma y  $16.5 \pm 1.1$  Ma). En el mismo trabajo, Marshall *et al.* (1986) destacan que los niveles tobáceos datados

están por encima de aquéllos que han suministrado la fauna “Notohippidense”; por lo tanto, este último nivel es aún más antiguo, aunque no aclaran en qué medida.

Bown *et al.* (1988) mencionan una edad de 15.7 Ma para Karaiken, sin mayores precisiones.

De acuerdo a las anteriores edades absolutas y según IGTSC (2009), estas edades ubican a el horizonte “Notohippidense” de Formación Santa Cruz en el Mioceno temprano tardío, es decir el Burdigaliano (20.4 Ma -16.0 Ma).

### **Correlaciones bioestratigráficas modernas propuestas con mamíferos**

Abello (2007) concluye que la asociación de marsupiales paucituberculados del “Notohippidense” es claramente diferente de aquélla del Santacrucense *sensu stricto* y, en menor medida, de aquélla de la sensiblemente más antigua del “Pinturense”.

Kramarz y Bellosi (2005), basados en roedores eocárdidos, sugieren que la secuencia superior de la Formación Pinturas podría correlacionarse con los niveles basales de la Formación Santa Cruz aflorantes en Monte Observación y Monte León [(estos niveles basales son aquellos ubicados debajo del nivel tobáceo 8 de Bown y Fleagle (1993)] por lo tanto la Secuencia inferior y media sería más antigua que la base de Formación Santa Cruz en estas localidades; de la misma manera proponen que la secuencia superior de Fm. Pinturas podría ser incluso mas antigua que la base de la Fm. Santa Cruz en la costa, pero correlacionarse con aquellos niveles portadores de la fauna “Notohippidense” en Karaiken.

### **Los Cingulata de la fauna “notohippidense” de Formación Santa Cruz (Cuadro 1, 2 y 3)**

**Comentarios acerca de las especies de cingulados listadas por Ameghino (1900-1902 y 1906) para el “Notohippidense” de Karaiken y sus correspondientes especímenes**

Ameghino (1900-1902) establece el primer listado de taxones procedentes de este “piso” y distingue cuatro especies exclusivas: *Peltephilus giganteus*, *Proeutatus deleo*, *Vetelia puncta* y *Metopotoxus laevatus*, cuatro especies que además se registran en su “santacruzien inferieur”: *Stegotherium tessellatum*, *Peltephilus pumilus*, *Cochlops muricatus* y *Propalaeophlophorus incisivus*, y cuatro especies que además se registran en su “santacruzien supérieur”: *Prodasypus patagonicus* (= *Stenotatus patagonicus*), *Proeutatus oenophorum* y *Prozaedyus proximus*.

Posteriormente, Ameghino (1906) ofrece el mismo listado de taxones pero a nivel genérico. En este último listado se advierten pequeñas diferencias respecto del listado de 1900-1902: la primera es que *Vetelia* y *Metopotoxus* aparecen como exclusivos del “Notohippidense” en el primero (Ameghino, 1900-1902) y en el siguiente (Ameghino, 1906) *Vetelia* se consigna como registrado además en el Santacruzense, quedando como exclusivo del primero solamente *Metopotoxus*; la segunda diferencia se constata en un cuadro sinóptico al final del trabajo de Ameghino (1900-1902), en el cual, entre los taxones “notohippidenses” se menciona el cingulado *Stegotherium tessellatum*, en tanto que luego, en un cuadro similar de la obra posterior (Ameghino, 1906), aparece solamente *Cochlops muricatus*.

Marshall y Pascual (1977) mediante el estudio de los marsupiales del “Notohippidense” y las inconsistencias entre los listados faunísticos de Ameghino (1900-1902; 1906) concluyen, de acuerdo a (1938; 1944; 1949) en Karaiken afloran niveles inferiores o del “Notohippidense” *sensu stricto* de Ameghino (1900-1902) y del “étage santacruzéen” de Ameghino (1900-1902), los listados de Ameghino (1900-1902; 1906) comprenden una mezcla de taxones de ambos niveles. Marshall y Pascual (1977) sugieren considerar como procedentes del “Notohippidense” solamente aquellos taxones identificados efectivamente con dicha procedencia en trabajos que no sean los de Ameghino (1900-1902; 1906) o que tengan dicha procedencia indicada en la ficha correspondiente.

De acuerdo a la revisión de especímenes realizada por el autor de esta Tesis no hay ningún espécimen de cingulado en la Colección Ameghino que indique explícitamente como procedencia Karaiken o “Notohippidense”; sin embargo, a pesar de lo indicado por Marshall y Pascual (1977), para aquellas especies para las cuales solo hay un ejemplar ingresado en la colección con fecha 1889-1890 (fecha en que se visitó Karaiken) y esta especie es citada por Ameghino (1900-1902) como exclusiva del “Notohippidense” (y no hay evidencias posteriores que indiquen lo contrario), en efecto provendrían de dicho horizonte y son los únicos especímenes de la Colección Ameghino considerados aquí con esta procedencia. Debido a que Ameghino (1900-1902; 1906) no figura los ejemplares, ni hace referencia a los números de colección, la identificación de los materiales con los que realizó los listados es dificultosa y en ocasiones dudosa; sin embargo, los materiales de esa campaña están ingresados con fecha 1889-1890, por cual muchos de éstos pueden corresponder a dicha localidad. No obstante, ninguno indica como procedencia Karaiken. Entonces, la fecha de ingreso por sí sola no garantiza la procedencia geográfica y mucho menos la estratigráfica, dado que en este viaje C. Ameghino colectó en diversas localidades santacrucenses (Ameghino, 1891c), por lo tanto se toma como procedencia “Santacrucense sin localidad” para los casos en que hay mas de un espécimen con la fecha 1889-1890.

Registro confirmado para el “Notohippidense” (Karaiken) de Ameghino (1900-1902; 1906): *Peltephilus pumilus*: El espécimen corresponde a *Peltephilus* sp.; *Vetelia puncta*: El espécimen corresponde al sintipo de la especie. Es raro que Ameghino (1900-1902) lo haya mencionado como exclusivo, dado que en su colección hay dos ejemplares ingresados con fecha 1890-1891 de diferentes localidades de Fm. Santa Cruz y asignados por el mismo F. Ameghino a dicha especie (ver Hipodigma de *V. puncta*); por lo tanto, la especie no es exclusiva de esta fauna; *Prozaedyus proximus*: El ejemplar se asigna a *Prozaedyus* sp.; *Metopotoxus laevatus* (*nomen dubium*): Dado que esta especie fue descrita en 1889 y que el sintipo procede de barrancas de río Chico, no es exclusiva de esta fauna; además, esta especie

es considerada en esta Tesis *nomen dubium*. El ejemplar en cuestión se asigna aquí a Propalaeophlophorinae gen. et sp. indet.; *Prodasyypus patagonicus* (= *Stenotatus patagonicus*): un ejemplar se asigna a *Stenotatus* sp., y otro corresponde al holotipo de *Stenotatus karaikensis* (= *S. patagonicus*) por lo tanto este último se supone proviene de Karaiken.

**Karaiken** (“Notohippidense”, Fm. Santa Cruz, Prov. de Santa Cruz) (**Fig. 12.1**)

Marshall y Pascual (1977), en un perfil realizado en Karaiken colectan fósiles en dos niveles; del nivel fosilífero inferior, “étage notohippidien” de Ameghino (1900-1902), no recuperan cingulados, y del superior, asignado al “étage santacruzéen” de Ameghino (1900-1902), mencionan haber colectado un *Proeutatus* sp. y Propalaeophlophorinae gen. et sp. indet.

Scillato-Yané (1980) en su catálogo, probablemente basándose en los listados de Ameghino (1900-1902; 1906), menciona para el “Notohippidense”: *Peltephilus pumilus*, *Peltecoelus grandis* (= *Peltephilus giganteus*), *Stenotatus patagonicus*, *Proeutatus oenophorum*, *Proeutatus deleo*, *Prozaedyus proximus* y *Vetelia puncta*.

Registro confirmado: *Proeutatus* sp. y Propalaeophlophorinae gen. et sp. indet. (de Marshall y Pascual, 1977), y *Peltephilus* sp., *Stenotatus* sp., *Stenotatus patagonicus*, *Vetelia puncta*, *Prozaedyus* sp. y Propalaeophlophorinae gen. et sp. indet. de Ameghino (1900-1902; 1906).

**Cerro Centinela** [“Notohippidense” (?), Fm. Santa Cruz, Prov. de Santa Cruz] (**Fig. 12.2**)

Registro confirmado: *Stegotherium notohippidensis* (González Ruiz y Scillato-Yané, 2009) y *Proeutatus* sp. (Marshall y Pascual, 1977).

**Ea. La Josefina** [“Notohippidense” (?), Fm. Santa Cruz, Prov. de Santa Cruz] (**Fig. 12.3**)

Registro confirmado: *Stegotherium notohippidensis* citado por González Ruiz y Scillato-Yané (2009)



**Figura 12. 1, Karaiken; 2, Cerro Centinela; 3, Ea. La Josefina; 4, Río Leona; 5, Ea. Quien Sabe.**

### 4.1.3 Fauna santacrucense “típica” o *sensu stricto* de Formación Santa Cruz

#### Antecedentes

Las primeras observaciones sobre la litología y recolección de fósiles de las que se tienen referencias en los depósitos continentales hoy denominados Santacrucense *sensu stricto*, para diferenciarlo del “Astrapothericulense” y del “Notohippidense”, las realiza el Capitán B. Sullivan durante el año 1845 en las barrancas de la desembocadura del Río Gallegos en el Océano Atlántico (Brinkman, 2003). Las observaciones geológicas de Sullivan fueron publicadas por Darwin (1846) y los restos fósiles colectados fueron dados a conocer por Owen (1846; 1853a, b) y Flower (1873). El mismo Darwin (1846) correlaciona tentativamente los horizontes de las barrancas del Río Gallegos con los horizontes superiores expuestos en la desembocadura del Río Santa Cruz, en donde había realizado observaciones geológicas.

Medio siglo después, en el año 1876-1877, Moyano y Moreno realizan una exploración principalmente del Río Santa Cruz, recolectando una pequeña cantidad de mamíferos fósiles en las barrancas de este último y del Río Chico, pero realizando descripciones geológicas sumamente coloquiales y sin brindar una ubicación geográfica precisa del lugar exacto de las observaciones (Moreno, 1879; 1882; Moyano, 1877).

En el año 1887, C. Ameghino, en su primer viaje a Patagonia, remonta nuevamente el Río Santa Cruz con el diario de viaje de Moreno, y realiza una importante colección de vertebrados fósiles (principalmente mamíferos) y una serie de detalladas observaciones geológicas, a ambas márgenes del Río Santa Cruz y en la confluencia de este último con el Río Chico. A pesar de que C. Ameghino (1890) detalla y nombra las localidades de los hallazgos de parte de los materiales colectados, en las fichas de los especímenes actualmente conservados en el MLP y MACN, la procedencia indicada es “Santa Cruz”, aunque en la

publicación de dichos especímenes Ameghino (1887; 1889) ha indicado como procedencia, “barrancas del río Santa Cruz” o “barrancas del río Chico”.

F. Ameghino (1887; 1889) publica los resultados del primer viaje de C. Ameghino, describiendo en ambas obras los mamíferos fósiles colectados y, específicamente en la obra de 1889, los resultados geológicos. Ameghino (1889) describe y nombra dos “Formaciones”, la “Formación Patagónica”, de origen marino y la formación subyacente o “Formación Santacruceña” constituida por un “Piso Subpatagónico” inferior de origen marino y un “Piso Santacruceño” superior de origen continental. En la Introducción de esta Tesis ya se destaca lo que implica “Formación” para Ameghino.

Mercerat (1893) publica el resultado de sus observaciones geológicas en la región comprendida entre el Río Santa Cruz y el Estrecho de Magallanes realizadas en el año 1893, concluyendo que lo que él denominó “Système santacruzien” es, en parte, posterior a su Sistema Patagónico, demostrando que en el esquema de Ameghino (1889) la relación entre ambos está invertida (Mercerat, 1893; 1896; 1897). Además, de sus observaciones y esquemas estratigráficos se desprende que los horizontes portadores de la fauna de vertebrados santacruceses son parcialmente equivalentes al Patagónico de origen marino (Feruglio, 1949).

Ameghino (1894: 259-260) destaca que, para ese entonces, su hermano C. Ameghino ha concluido su sexto viaje a Patagonia (agosto de 1892 a agosto de 1893); como resultado de nuevas observaciones estratigráficas realizadas principalmente en Monte Observación, F. Ameghino rectifica sus aseveraciones en cuanto a la posición del Patagónico respecto del Santacruces, mencionando que su “formation santacruzienne” se ubica por encima de su “formation patagienne”, y que la “formation santacruzienne” se compone de dos “étages” concordantes, el inferior o “suspatagienne” (=Superpatagónico) de origen marino, y el superior o “santacruzien proprement dit” (=Santacruces *sensu stricto*), de origen continental (Feruglio, 1938; 1949). La concordancia entre el Santacruces y el Patagónico ha sido

comprobada en la costa atlántica en Monte León por Tournouër (1903), por Bonarelli y Nágera (1921) en las barrancas del Río Shehuen (=Chalía) y por Feruglio (1932; 1938; 1944) en la región del Lago Argentino.

En la misma época (1896-1899), tres expediciones a Patagonia realizadas por la Universidad de Princeton y dirigidas por J. B. Hatcher obtienen valiosa información estratigráfica y una colección sumamente importante de vertebrados fósiles santacruceses (principalmente mamíferos), por él denominadas “Santa Cruz beds” (Hatcher, 1897). En cuanto a las conclusiones estratigráficas de Hatcher directamente relacionadas con esta Tesis, se destaca, en primer lugar, que Hatcher (1900) reconoce que el Superpatagoniense y el Santacrucesense se encuentran interestratificados, pero a diferencia de Ameghino, quien los considera una sola unidad estratigráfica, Hatcher (1900) los considera como dos formaciones diferentes. En lo referido a la fauna, este último autor divide el Santacrucesense en una parte inferior, aflorante en el valle del río Santa Cruz, en el alto río Chalía (=Sheuhen) y río Chico, y una parte superior, expuesta en la zona costanera entre Coy Inlet (=Puerto Coig) y río Gallegos. Los resultados del estudio de los mamíferos colectados fueron oportunamente publicados (Scott, 1932 y bibliografía allí citada).

Si bien Ameghino en trabajos anteriores ya había descripto numerosos mamíferos fósiles santacruceses y mencionado las campañas realizadas por su hermano C. Ameghino (Ameghino, 1887; 1889; 1891a; 1891b; 1891c; 1891d; 1891e; 1894; 1898; 1900-1902), es en la gran obra de 1906 donde F. Ameghino realiza un compendio de las “formaciones” sedimentarias de Patagonia, dando a conocer por primera vez la ubicación aproximada de las localidades fosilíferas, así como varios perfiles estratigráficos del Santacrucesense de la costa atlántica y un listado de taxones para cada unidad, aunque no indica la localidad específica de procedencia (información de procedencia *in schedula*), y de las diferencias y similitudes entre ellas.

Respecto del Santacrucense *sensu stricto*, Ameghino (1906) destaca que es posible que el “ piso santacrucense”, también denominado “couches à *Nesodon imbricatus*” (Ameghino, 1901: 4), permita en el futuro reconocer varios “pisos”, pero que por el momento sólo los fósiles recogidos en la base de las barrancas del Atlántico pueden ser referidos con certeza a la base del Santacrucense, y que las especies por él descritas para la Fauna Santacrucense *sensu stricto* no son todas contemporáneas; de hecho, Ameghino (1906: 498) menciona por encima del “Notohippidéen” al “Santacruzéen (Partie inférieure)” y al “Santacruzéen (Partie supérieure)”, los tres indicados como “étages” o “pisos” diferentes; a pesar de ello, en la misma obra y en una anterior (Ameghino, 1901-1902), cuando ofrece un listado faunístico, no discrimina entre estos dos últimos “pisos”.

Estas ideas ameghinianas, hoy interpretadas en el sentido de que existe una Edad Santacrucense, conformada por una Fauna Santacrucense *sensu lato*, a su vez dividida en una Fauna “Astrapothericulense”, una “Notohippidense” y una Santacrucense *sensu stricto*, fue mantenida por la gran mayoría de los autores subsiguientes (e.g., Kraglievich, 1930; Frenguelli, 1931; Castellanos, 1937); sin embargo, ninguno de ellos realizó una revisión detallada de las determinaciones de las diferentes especies a base de las cuales Ameghino justificó dichas divisiones.

Simpson (1940: 664-665) destaca que los mejores afloramientos de la Formación Santa Cruz se encuentran en la costa atlántica de la Provincia de Santa Cruz, desde Monte León hasta Río Gallegos, y hacia el continente en los valles de los ríos Chico, Shehuen (=Chalía), Santa Cruz, Coyle y Gallegos.

Feruglio (1949) realiza una síntesis del conocimiento acerca del Santacrucense hasta esa fecha y elabora una serie de perfiles esquemáticos en la zona costanera comprendida entre Monte León y Puerto Coig (=Coy Inlet), confirmando la mayoría de las conclusiones estratigráficas de Ameghino (1906). Feruglio (1949) concluye además que el Santacrucense incluye aquellos sedimentos continentales que, en la región donde esta serie estratigráfica ha

sido establecida por C. y F. Ameghino, esto es, en la faja costanera al Sur del Río Santa Cruz, apoyan sobre la serie marina Patagónica, quedando de esta manera excluido el Santacruceño del Superpatagónico que Ameghino (1889; 1906) reuniera en su “Formación Santacruceña”.

Pascual (1970) y Pascual y Odreman Rivas (1971) realizan un compendio de la evolución de las comunidades de vertebrados del Terciario argentino, refiriéndose a el Santacruceño *sensu lato*, es decir incluyendo el “Astrapothericulense” y el “Notohippidense”, destacando que si bien se pueden reconocer diferencias, el promedio de éstas es tan bajo que siempre se mantiene una composición uniforme.

Pascual y Odreman Rivas (1973) distinguen los sedimentos continentales mamalíferos del “Notohippidense” de Lago Argentino, respecto de aquéllos de la típica Formación Santa Cruz de la región costanera, debido a la mayor antigüedad de los primeros, aunque según estos autores presentan la misma composición general de taxones santacruceños.

Marshall (1976) realiza una síntesis detallada de todas las campañas paleontológicas centradas en los afloramientos santacruceños, y ofrece la ubicación geográfica de la mayoría de las localidades fosilíferas santacruceñas conocidas del “Astrapothericulense”, del “Notohippidense” y del Santacruceño *sensu stricto*; para este último menciona 16 localidades, tanto de la costa atlántica como del interior del continente.

Marshall y Pascual (1977) realizan una revisión del “Notohippidense” de la región de Lago Argentino, presentando un perfil (Marshall y Pascual, 1977: Fig. 1) en donde se observa que en la secuencia continental de los alrededores de Lago Argentino, particularmente en la localidad Karaiken, por encima del Patagónico *sensu lato* se ubican las capas inferiores (“Notohippidense”) y superiores (Santacruceño *sensu stricto*) del Santacruceño.

Marshall *et al.* (1983: 28) mencionan que la localidad Monte León es “the nominal type locality of the Santacruceño”.

Bown y Fleagle (1993) ofrecen un detallado estudio estratigráfico de las clásicas localidades de Formación Santa Cruz Monte Observación y Monte León. Según Bown y Fleagle (1993) Monte Observación representa la mayor sección estratigráfica de Formación Santa Cruz, aunque la base de dicha formación no está expuesta; Por otro lado, en Monte León está expuesta la base de Formación Santa Cruz que se encuentra dependiendo la sección, en concordancia o en discordancia erosiva sobre el “Patagoniano” marino. La presencia de determinados niveles en ambas localidades ha permitido realizar correlaciones estratigráficas entre ambas, pero no con las demás localidades de Formación Santa Cruz. Lamentablemente, en Monte Observación y Monte León estos autores han reconocido más de cien sitios diferentes con fósiles, pero las colecciones de cingulados realizadas permanecen sin ser ingresadas formalmente a ningún repositorio y los cingulados colectados por autores previos no poseen ningún dato estratigráfico asociado.

Bown y Fleagle (1993), concluyen que, según las edades absolutas obtenidas en Monte León y Monte Observación, el lapso de tiempo representado por la Formación Pinturas está limitado por una discordancia erosiva entre la Formación Monte León (marina) y la base de la Formación Santa Cruz; asimismo, que la parte más alta de la Formación Pinturas y la base de la Formación Santa Cruz en la costa atlántica son aproximadamente de la misma edad. También destacan que los sedimentos marinos patagónicos sobre los que se depositaron los sedimentos de Río Chaliá y aquéllos de Karaiken están ausentes en el área de Formación Pinturas, dado que ésta se depositó a un nivel superior que no fue cubierto por el mar Patagónico, lo que implica que parte de la Formación Pinturas es más antigua que la Formación Santa Cruz de la costa.

Tauber (1994; 1997a) realiza un estudio bioestratigráfico de la Formación Santa Cruz entre los estuarios de los ríos Coyle y Gallegos, reconociendo dos miembros, el Miembro Estancia La Costa (120 m de potencia), con 25 niveles fosilíferos (Tauber *et al.*, 2004a; 2004c; 2005), y el Miembro Estancia Angelina (123 m de potencia), portador de los cuatro

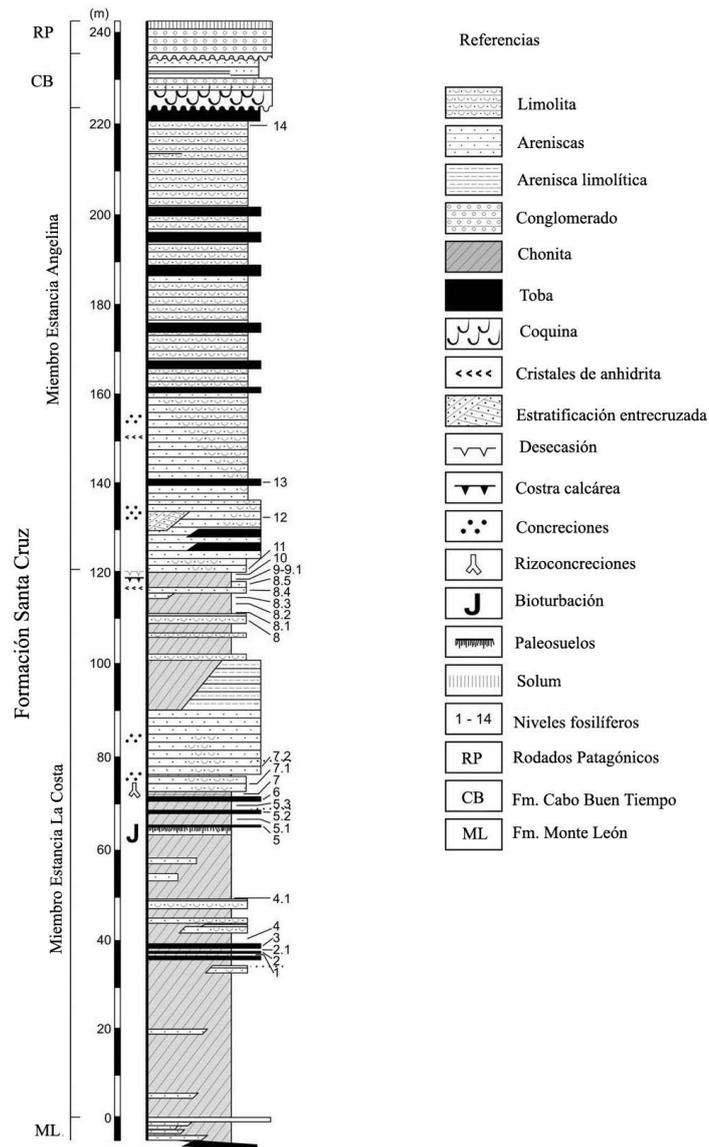
niveles fosilíferos superiores; los niveles de esta unidad descienden topográficamente desde el Norte hacia el Sur, es decir que los niveles estratigráficamente más bajos (y más antiguos) se encuentran hacia Coy Inlet (encontrándose la base de esta formación en Monte León) y los más altos frente a Cabo Buen Tiempo, Monte Tigre y Cañadón Las Totoras (Tauber, 1997a). Tauber (1997a) concluye luego de una exhaustiva revisión bibliográfica que la mayoría de los fósiles colectados por Hatcher y C. Ameghino en el área proceden de la zona intermareal, es decir de diferentes niveles del Miembro Estancia La Costa.

Los trabajos de Tauber (1994; 1997a) son los primeros trabajos científicos con una rigurosidad sistemática en cuanto a la recolección de fósiles de Formación Santa Cruz, dado que este autor da a conocer los perfiles estratigráficos junto a la procedencia estratigráfica precisa de cada uno de los especímenes citados (Tauber, 1997a: Figs. 2 y 3).

Tauber *et al.* (2005) propone correlaciones bioestratigráficas tentativas entre la sección basal aflorante en Monte León (no la base de Formación Santa Cruz) con los niveles fosilíferos 2, 3 y 6 del Miembro Estancia La Costa de las localidades Estancia La Costa y Cañadón del Indio-Punta Sur ubicadas entre los ríos Coyle y Gallegos. Asimismo, Tauber *et al.* (2004a) reconocen en Killik Aike Norte tres niveles fosilíferos entre los cuales se destaca en nivel KAN 2 que estos autores correlacionan tentativamente con el nivel fosilífero 6 del Miembro Estancia La Costa; de demostrarse dicha correlación, específicamente aquella del nivel fosilífero 6, se correlacionarían numerosas localidades de la Formación Santa Cruz de la costa atlántica con Monte León y Monte Observación (Tejedor *et al.*, 2006; Kay *et al.*, 2008).

Kay *et al.* (2008) dan a conocer dos localidades fosilíferas de la Formación Santa Cruz en la costa atlántica, Anfiteatro y Campo Barranca; esta última representaría la parte más baja de la sección en la costa atlántica dado que se ubican por debajo de los niveles que Tauber *et al.* (2004a; 2005) correlacionan tentativamente (niveles basales de Monte León con nivel fosilífero 2, 3 y 6 en la costa).

En esta Tesis se consideran representantes de la Fauna santacrucense *s.s.* o típica al conjunto de cingulados registrados en aquéllas localidades ubicadas entre las rias de los ríos Coyle y Gallegos, debido a que de estos afloramientos de Fm Santa Cruz provienen la gran mayoría de especímenes de cingulados con datos de procedencia estratigráfica y que se pueden ubicar en un contexto bioestratigráfico y geocronológico desarrollado por autores previos (Tauber, 1991; 1994; 1997a; 1999; Tauber *et al.*, 2004a; 2004c; 2005; Kay *et al.*, 2008) (**Perfil 3**). Dado que la correlación de estas localidades con Monte Observación y Monte León (que cuentan con estudios detallados) aun no se ha realizado de manera unívoca por el momento no se incluyen sus cingulados en esta fauna (igualmente no hay registros de cingulados con procedencia estratigráfica de estas dos localidades). Luego del desarrollo de esta sección se explorará el registro de cingulados de otras localidades y se intentara realizar consideraciones a base de la presencia de determinados cingulados.



**Perfil 3. Columna estratigráfica de Formación Santa Cruz en la costa atlántica.**

Modificada de Vizcaíno *et al.* (2006: Fig. 3; 2010: Fig. 3) y Krapovickas *et al.* (2008: Fig. 1).

**Geocronología**

Evernden *et al.* (1964) reportan la primera datación absoluta para la Formación Santa Cruz, obtenida de un concentrado de plagioglasa de una toba asociada a una porción de coraza

de un Glyptodontidae proveniente de Río Gallegos, entre Ea. Felton (=Killik Aike Norte) y Cabo Buen Tiempo, con una edad  $^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$  de 21.7 Ma.

Marshall *et al.* (1977) y Marshall y Pascual (1978) proveen la segunda edad  $^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$  de  $18.5 \pm 0.2$  Ma., de una toba ubicada 116 m por encima de la base de la Formación Santa Cruz en Monte León, supuestamente 100 m por encima del nivel datado por Evernden *et al.* (1964).

Marshall *et al.* (1986) presentan una serie de dataciones  $^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$  para la Formación Santa Cruz, en Monte León y Rincón del Buque. En Monte León se datan tres unidades dentro de una secuencia de 200 m. La unidad inferior arroja dos edades:  $19.9 \pm 1.2$  Ma y  $17.3 \pm 0.3$  Ma, esta última probablemente más acertada por estar la muestra menos contaminada. Las dos unidades superiores están ubicadas 20 y 18 m por encima de la anterior; la primera provee tres edades de  $18.2 \pm 1.0$ ,  $18.5 \pm 1.3$  y  $17.4 \pm 0.26$  [a este nivel pertenece la datación de Marshall *et al.* (1977)], y la segunda  $16.5 \pm 0.4$  Ma. Según estos autores, las dos edades menores son las más precisas e indican una edad promedio para las dos unidades superiores de  $17.0 \pm 0.5$  Ma. Por lo tanto un rango máximo de 18.5 a 16.5 es posible. En Rincón del Buque obtiene una sola datación de  $16.0 \pm 0.8$  Ma, aunque la posición estratigráfica de este nivel dentro de la Formación Santa Cruz es incierto. Estos autores concluyen que de las dos primeras dataciones publicadas (Evernden *et al.*, 1964; Marshall *et al.*, 1977), resultan en edades diferentes debido a la contaminación de las muestras. Bown *et al.* (1988) mencionan una datación de 17.0-17.3 Ma para Monte León; probablemente se refieren a alguna de las edades de Marshall *et al.* (1986).

Bown y Fleagle (1993) obtienen una edad  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  de 19.353 Ma, para la sección superior de la Formación Monte León en la localidad de Monte León (estas rocas están unos pocos metros debajo de la discordancia erosiva que separa la Formación Monte León de la Formación Santa Cruz). Luego, para la sección más baja de Formación Santa Cruz en Monte León, obtienen edades de 16.438 y 16.569 Ma que se corresponden con aquéllas de la parte más baja de Formación Santa Cruz en Monte Observación (16.435, 16.139 y 16.056 Ma).

Fleagle *et al.* (1995) dan a conocer una serie de dataciones  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ , la primer serie sobre tres niveles en el tercio inferior de la sección en Monte Observación, en la Ea. Cañadón de las Vacas:  $16.42 \pm 0.23$ ,  $16.16 \pm 0.27$  y  $16.18 \pm 0.61$  Ma. Para la segunda serie obtenida en Monte León, las edades fueron de  $16.34 \pm 0.35$ ,  $16.59 \pm 0.59$ ,  $16.28 \pm 0.23$  y  $16.56 \pm 0.11$  Ma. Además presentan una edad de  $19.33 \pm 0.18$  para la parte más alta de la Formación Monte León, la cual subyace a la Formación Santa Cruz en esta localidad.

Por último, Tejedor *et al.* (2006) obtienen una serie de edades  $^{40}\text{Ar}/^{30}\text{Ar}$  para la toba inferior en Killik Aike Norte:  $16.45 \pm 0.14$ ,  $16.5 \pm 0.2$  y  $16.5 \pm 0.3$  Ma.

Según las edades absolutas recientemente publicadas, y de acuerdo a la IGTSC (2009), estas edades ubican a la Formación Santa Cruz en el Mioceno temprano tardío, es decir el Burdigaliano (20.4 Ma -16.0 Ma).

### **Correlaciones bioestratigráficas modernas propuestas con mamíferos**

Los trabajos modernos acerca de la sistemática de mamíferos procedentes de las típicas localidades de Formación Santa Cruz portadoras de la fauna Santacrucense *sensu stricto* en los últimos años son relativamente abundantes (Tauber, 1991; Rae *et al.* 1996; Tauber, 1996; Fleagle y Tejedor, 2002; Tauber *et al.*, 2005; Tejedor *et al.*, 2006; Fernicola y Vizcaíno, 2008; González y Scillato-Yané, 2008; Tejedor y Rosemberger, 2008; Fernicola, 2009). Sin embargo, los trabajos que intentan correlaciones bioestratigráficas explícitas son aún escasos, incluso con los grupos cuyo registro es más abundante (ungulados, roedores y marsupiales). Mayormente se trata de contribuciones referidas a la Formación Pinturas o a la Formación Santa Cruz portadora de la fauna “Notohippidense” (Kramarz y Bellosi, 2005 y bibliografía allí citada; Kramarz y Bond, 2005; Kramarz, 2009) o a revisiones integrales de grupos que incluyen diferentes edades (Bown y Fleagle, 1993; Soria, 2001; Villafañe *et al.*, 2006).

Bown y Fleagle (1993), en una revisión de los marsupiales paleoténtidos, concluyen que la Formación Santa Cruz y la Formación Pinturas no son completamente diferentes en edad, y que, o bien son de edades equivalentes o bien la parte superior de la secuencia media de la Formación Pinturas es algo más antigua que la base de la Formación Santa Cruz.

Tauber (1996) realiza una revisión del género *Protypotherium* Ameghino (Interatheriidae) y analiza su distribución estratigráfica para la Formación Santa Cruz aflorante en la costa atlántica, identificando de manera preliminar dos Biozonas de Intervalo sin mayores precisiones.

Posteriormente, Tauber (1997a) propone un esquema bioestratigráfico preliminar basado en la diferenciación de Biozonas de Intervalo, la biozona de *Protypotherium attenuatum* (niveles fosilíferos 1 a 7) y la de *Protypotherium australe* (niveles fosilíferos 8 a 10), ambas dentro del Miembro inferior (Miembro Estancia La Costa). Esta última biozona también podría definirse como Biozona de Asociación *Protypotherium australe-Proeutatus oenophorum* aunque no la define formalmente porque los registros provienen solamente de dos localidades. Este autor realiza, además, un análisis paleoecológico (Tauber, 1997b; Tauber *et al.*, 2004b) y sistemático de diversos grupos de vertebrados presentes en la Formación Santa Cruz aflorante en el área (Tauber, 1991, 1996, 1999; Tauber *et al.*, 2005).

Kramarz y Bellosi (2005) indican a base del estudio de los roedores histricognatos que los niveles fosilíferos de Tauber (1997a) podrían correlacionarse con aquellos ubicados por encima del nivel tobáceo 8 de Bown y Fleagle (1995) en Monte León y Monte Observación.

Krapovickas *et al.* (2008) proponen, a base del registro de las especies de *Protypotherium* y modificando el esquema de Tauber (1997a), una Biozona de Intervalo basada en la superposición del rango de superposición de ambos taxones dos comprendida entre los niveles fosilíferos 5.3 y 7 del Miembro Estancia la Costa de la Formación Santa Cruz.

Kramarz y Bond (2005) y Kramarz (2009), en su revisión de los Litopterna y del género *Astrapothericulus* Ameghino, respectivamente, ambos de Formación Pinturas, indican que la secuencia inferior y media de la Formación Pinturas es más antigua que la Formación Santa Cruz en sus localidades típicas, coincidiendo con lo observado para los roedores histricognatos (Kramarz y Bellosi, 2005) y apoyando las ideas originales de Ameghino. Asimismo, estos ungulados, marsupiales y roedores recuperados en La Cañada presentan morfotipos dentarios más derivados que los de la secuencia inferior y media, y muchos de ellos son conocidas en las típicas localidades costeras de la Formación Santa Cruz; por lo tanto, los niveles fosilíferos de esta localidad serían más jóvenes que los de la secuencia media de Formación Pinturas y serían correlacionables con los niveles más bajos de la Formación Santa Cruz en sus típicas localidades costeras (Monte León y Monte Observación) y con los depósitos expuestos en Karaiken portadores de la fauna “Notohippidense”.

### **Comentarios acerca de los listados de cingulados del Santacrucese “típico” de Ameghino (1900-1902; 1906)**

Ameghino (1900-1902) ofrece un listado faunístico a nivel genérico del Santacrucese s.s. (=“Étage Santacruzien”), en el cual menciona *Peltephilus*, *Anantiosodon* (*nomen dubium*), *Stegotherium*, *Prodasypus* (= *Stenotatus*), *Praeuphractus* (= *Eodasypus*, *nomen dubium*), *Proeutatus*, *Prozaedyus*, *Propalaeohoplophorus*, *Cochlops*, *Asterostemma* (*nomen dubium*) y *Eucinepeltus*.

En el mismo trabajo, Ameghino (1900-1902: 223) destaca que, *Peltephilus pumilus*, *Stegotherium tessellatum*, *Propalaeohoplophorus incisivus* (= *P. australis*) y *Cochlops muricatus*, además de registrarse en el “Notohippidense”, también se registran en el “santacruzien inférieur”, y que *Prodasypus patagonicus* (= *Stenotatus patagonicus*),

*Proeutatus oenophorum* y *Prozaedyus proximus* son comunes al “Notohippidense” y al “santacruzien supérieur”.

La división del “santacruzien” en “santacruzien inférieur” y “santacruzien supérieur” mencionada por Ameghino (1900-1902), si bien es algo imprecisa, dado que no indica en qué localidades se encuentra cada una o el límite entre ambas, señala que este autor sospechaba de otra división del Santacrucense, además de las ya indicadas (Notohippidense, Astrapothericulense y Santacrucense “típico” o *s.s.*).

Posteriormente, Ameghino (1906) ofrece un listado faunístico a nivel genérico del Santacrucense *s.s.* (=“Étage Santacruzien”) en donde cita: *Peltephilus*, *Anantiosodon*, *Stegotherium*, *Vetelia*, *Prodasypus* (= *Stenotatus*), *Praeuphractus* (= *Eodasypus*), *Proeutatus*, *Paraeutatus*, *Stenotatus*, *Prozaedyus*, *Propalaeohoplophorus*, *Cochlops*, *Asterostemma* (*nomen dubium*), *Metopotoxus* (*nomen dubium*) y *Eucinepeltus*. Los géneros *Paraeutatus*, *Stenotatus* y *Metopotoxus* no estaban en el listado anterior de Ameghino (1900-1902).

Ameghino (1906), aunque no divide el “Étage Santacruzien” en dos unidades, nunca señala a base de qué taxones realiza dicha subdivisión, excepto en un cuadro sinóptico al final del trabajo de 1906, donde señala que *Peltephilus ferox*, *Stegotherium tessellatum* y *Eucinepeltus petesatus* se encuentran en su “santacruzien partie inférieur”, y *Propalaeohoplophorus australis* en su “santacruzien partie supérieur”, pero nuevamente sin ofrecer mayores precisiones.

### **Los Cingulata de la Fauna Santacrucense “típica” o *s.s.* de Formación Santa Cruz (Cuadro 1, 2, 3 y 4)**

#### **Coy Inlet (Fm. Santa Cruz, Prov. de Santa Cruz) (Fig. 15.1)**

Registro confirmado: De los numeroso especímenes citados por Scott (1903) se confirma *Peltephilus* sp., *Stegotherium tauberi*, *Proeutatus oenophorum*, *Proeutatus lagena*,

*Proeutatus* sp., *Prozaedyus proximus*, *Propalaeophlophorus minus* y Propalaeophlophorinae gen. et sp. indet., además de *Prozaedyus* sp. (Vizcaíno *et al.*, 2006).

**Anfiteatro y Campo Barranca** (Fm. Santa Cruz, Prov. de Santa Cruz) (**Fig. 15.2**)

Kay *et al.* (2008) mencionan *Peltephilus* cf. *P. pumilus*, *Stenotatus patagonicus?*, *Proeutatus* sp. y *Prozaedyus* sp., aunque no ofrecen números de colección de los ejemplares, caracteres o ilustraciones, por lo cual no se pudieron contrastar las identificaciones realizadas por dichos autores; asimismo, Fernicola *et al.* (2009) mencionan *Vetelia puncta* en Campo Barranca, pero el material no pudo ser revisado por el autor de esta Tesis.

**Estancia La Costa** (Nivel fosilífero 1, 2 y 3, Fm. Santa Cruz, Prov. de Santa Cruz) (**Fig. 15.3**)

Registro confirmado: NF 1: *Proeutatus oenophorum*, *Prozaedyus exilis* (*non vide*) y *Propalaeophlophorus* sp. NF 2: *Proeutatus lagena* (*non vide*) y Propalaeophlophorinae gen. et sp. indet. (*non vide*). NF 12: Propalaeophlophorinae gen. et sp. indet. (*non vide*). (Tauber 1997a; 1999).

**10 millas al Sur de Coy Inlet** (Fm. Santa Cruz, Prov. de Santa Cruz) (**Fig. 15.4**)

Registro confirmado: *Proeutatus robustus* (*nomen dubium*), *Prozaedyus proximus*, *Cochlops muricatus*, *Cochlops debilis* (*nomen dubium*) y *Propalaeophlophorus australis*; (Scott, 1903).

Nuevo registro: *Peltephilus pumilus*, *Stenotatus* sp. y Propalaeophlophorinae gen. et sp. indet.

**Corriguen Kaik (=Puesto Ea. La Costa)** (Nivel fosilífero 6, Fm. Santa Cruz, Prov. de Santa Cruz) (**Fig. 10.5**)

Registro confirmado: *Peltephilus* sp., *Proeutatus oenophorum*, *Prozaedyus* sp., *Propalaeophlophorus* sp. y *Propalaeophlophorus minus* (Ameghino, 1891c, 1898; Bordas, 1936; Vizcaíno *et al.*, 2006; Fernicola, 2008). Además de los registros de *Stenotatus*

*patagonicus* (*non vide*), *Proeutatus* cf. *P. deleo* (*non vide*), *Prozaedyus* sp. y

*Propalaeophlophorinae* gen et sp. indet. (*non vide*) (Tauber 1997a; 1999)

Nuevo registro: *Proeutatus* sp. y *Propalaeophlophorinae* gen. et sp. indet.

**Monte Tigre** (Nivel fosilífero 8, Fm. Santa Cruz, Prov. de Santa Cruz) (**Fig. 15.6**)

Registro confirmado: *Proeutatus oenophorum* (*non vide*), *Prozaedyus* sp. y *Propalaeophlophorus* sp. (Tauber (1997a).

**Cañadón Las Totoras** (Nivel fosilífero 10 y 11, Fm. Santa Cruz, Prov. de Santa Cruz) (**Fig. 15.7**)

Registro confirmado: NF 10: *Stegotherium tauberi*, *Proeutatus oenophorum* (*non vide*) y *Eucinepeltus petesatus*. NF 11: *Prozaedyus exilis* (*non vide*). (Tauber, 1997a; 1999).

**Ea. La Angelina** (Fm. Santa Cruz, Prov. de Santa Cruz) (**Fig. 15.8**)

Registro confirmado: *Proeutatus oenophorum* citado por Vizcaíno *et al.* (2006).

Nuevo registro: *Eucinepeltus petesatus*.

**Cabo Buen Tiempo** (Nivel fosilífero 14, Fm. Santa Cruz, Prov. de Santa Cruz) (**Fig. 15.9**)

Registro confirmado: *Proeutatus* sp. y *Propalaeophlophorinae* gen. et sp. indet. (*non vide*) (Tauber, 1997a; 1999; Vizcaíno *et al.*, 2006).

Nuevo registro: *Proeutatus oenophorum*.

**Killik Aike Norte** [nivel fosilífero KAN 2 (=¿Nivel fosilífero 6?), Fm. Santa Cruz, Prov. de Santa Cruz] (**Fig. 15.10**)

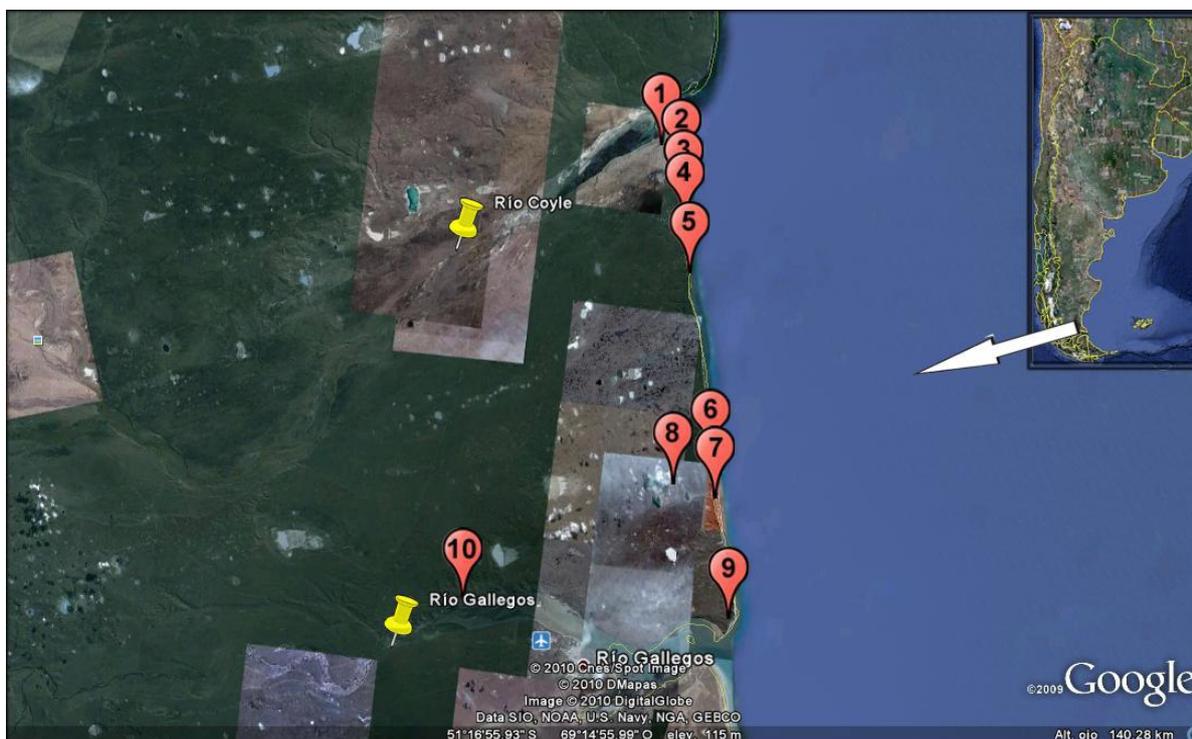
En esta localidad se realiza el primer hallazgo de un cingulado en Patagonia, aunque se publica informalmente. Brinkman (2003) menciona el hallazgo de un armadillo por J. Sullivan en 1845. Esta colección debería estar en el British Museum (=Natural History Museum of London), pero actualmente no hay ningún resto de un armadillo con esa procedencia.

Moreno (1882) cita osteodermos de un *Glyptodon*, aunque no ofrece datos de ningún tipo, por lo tanto dicha observación no es contrastable.

En esta localidad Tauber *et al.* (2004a) reconocen tres niveles fosilíferos, pero la mayoría de los fósiles provienen del nivel KAN 2 que es el más accesible y fosilífero. Este nivel es correlacionado tentativamente con el Nivel fosilífero 6 de las demás localidades de la costa.

Registro confirmado: *Stegotherium tauberi*, *Proeutatus* sp., *Stenotatus hesternus*, *Stenotatus patagonicus*, *Prozaedyus exilis*, *Prozaedyus* sp. y *Eucinepeltus petesatus* (Ameghino, 1889; Brown, 1903; Scott, 1903; Tauber *et al.*, 2004a).

Nuevo registro: *Stenotatus* sp. y Propalaehoplophorinae gen. et sp. indet.



**Figura 15. 1, Coy Inlet; 2, Anfiteatro y Campo Barranca; 3, Estancia La Costa; 4, 10 millas al Sur de Coy Inlet; 5, Corriguen Kaik (=Puesto Ea. La Costa); 6, Monte Tigre; 7, Cañadón Las Totoras; 8, Ea. La Angelina; 9, Cabo Buen Tiempo; 10, Killik Aike Norte.**

## Otras localidades de Formación Santa Cruz con cingulados (Cuadro 1, 2, 3 y 4)

### “Barrancas del río Santa Cruz” (Fig. 13.1)

Moreno (1882) destaca que ha colectado fragmentos de coraza en el horizonte superior del río Santa Cruz, denominándola *Hoplophorus australis*, especie que es un *nomen nudum*; estos materiales no fueron figurados ni hallados en el MLP donde fueron oportunamente depositados. Este es la primera mención formal de un cingulado en Patagonia.

Carlos Ameghino (1890) detalla los lugares de los hallazgos de parte de los materiales descritos y/o mencionados por Moreno (1882) y Ameghino (1887, 1889). En el relato de su viaje remontando el río Santa Cruz menciona principalmente las localidades con cingulados: Barrancas Blancas (margen Sur) y Yaten-huageno (margen Norte y Sur); Esta última coincide precisamente con el mismo punto por donde pasó Moreno en 1877 y la única localidad donde colectó fósiles, pero de cualquier manera no hay registros acerca de qué especímenes se recolectaron en cada una de las localidades de Río Santa Cruz.

Sin embargo, los especímenes que indican procedencia “barrancas del río Santa Cruz”, pueden provenir de localidades muy distantes entre sí, incluso corresponder a niveles fosilíferos distintos muy probablemente correspondientes a diferentes niveles de Formación Santa Cruz.

Registro confirmado: Luego de la revisión de los materiales a base de los cuales Ameghino (1887; 1889) describió la mayoría de las especies de cingulados provenientes de esta “localidad” se confirma la presencia de: *Peltephilus strepens*, *Peltephilus pumilus*, *Peltephilus* sp., *Stegotherium tessellatum*, *Stegotherium simplex* (*nomen dubium*), *Stenotatus patagonicus*, , *Proeutatus oenophorum*, *Proeutatus lagena*, *Proeutatus* sp., *Prozaedyus proximus*, *Prozaedyus exilis*, *Eucinepeltus petesatus*, *Propalaeohoplophorus australis* y *Propalaeohoplophorinae* gen. et sp. indet.

### **“Barrancas del río Chico” (Fig. 13.2)**

C. Ameghino (1890) menciona haber cruzado el río Chico en dirección a San Julián, durante el regreso del primer viaje a Patagonia. Es posible que aquellos fósiles indicados con esta procedencia en la obra de Ameghino (1889) efectivamente provengan de algún afloramiento cercano o en los márgenes de este río, pero no hay más detalles.

Registro confirmado: *Cochlops muricatus*, *Asterostemma depressa* (*nomen dubium*), *Asterostemma granata* (*nomen vanum*), *Asterostemma laevata* (= *Metopotoxus laevatus*, *nomen dubium*) (Ameghino, 1889). Los especímenes de las especies *nomen dubium* y *nomen vanum* se asignan a Propalaeophloporinae gen. et sp. indet.

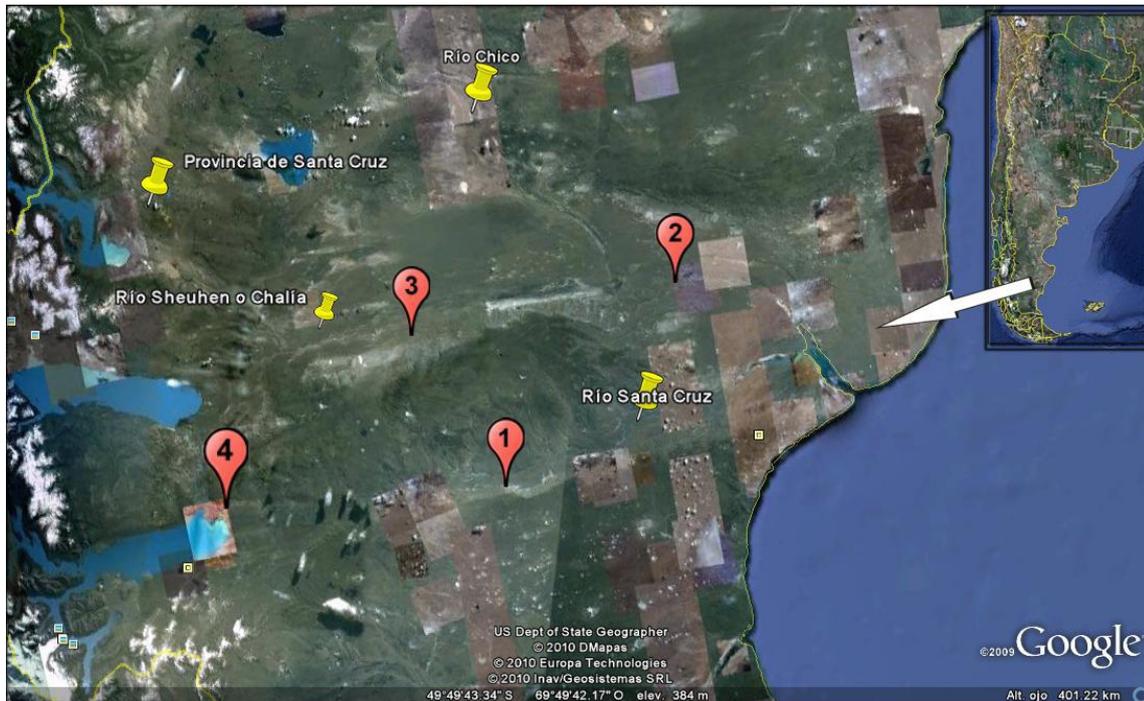
### **Shehuen (=Chalía) (Fm. Santa Cruz) (Fig. 13.3)**

Registro confirmado: Ameghino (1891c; 1894; 1898), Scott (1903) y Bordas (1936) mencionan varios taxones sin indicar la procedencia; luego de revisar las colecciones se confirma *Peltephilus giganteus*, *Peltephilus* sp., *Peltephilus ferox*, *Metopotoxus laevatus* (*nomen dubium*) y *Cochlops muricatus*.

Nuevo registro: *Proeutatus* sp., *Prozaedyus* sp., *Vetelia puncta* y *Eucinepeltus petesatus*.

### **Karaiken (Fm. Santa Cruz) (Fig. 13.4)**

Registro confirmado: *Proeutatus* sp. y Propalaeophloporinae gen. et sp. indet. (Marshall y Pascual, 1977).



**Figura 13. 1, “Barrancas del río Santa Cruz”; 2, “Barrancas del río Chico”; 3, Shehuen (=Chalia); 4, Karaiken.**

#### **Monte León (Fm. Santa Cruz) (Fig. 14.1)**

Mercerat (1891) y Moreno y Mercerat (1891) mencionan numerosas especies para esta localidad; sin embargo, como se concluye de la revisión sistemática muchos de ellos son *nomen vanum*, *nomen dubium* o sinónimos de taxones previamente descritos por F. Ameghino.

Registro confirmado: *Peltephilus* sp., *Proeutatus* sp., *Proeutatus lagena*, *Proeutatus oenophorum*, *Propalaeophlophorus* sp., *Propalaeophlophorus australis* y *Propalaeophlophorinae* gen. et sp. indet. (Mercerat, 1891; Moreno y Mercerat, 1891).

Nuevos registro: *Peltephilus strepens*, *Stenotatus* sp., *Stenotatus patagonicus*, *Prozaedyus* sp. y *Cochlops muricatus*.

**La Cueva (Fm. Santa Cruz) (Fig. 14. 2)**

Registro confirmado: Algunos ejemplares citados por Ameghino (1894; 1898) y Bordas (1936) provienen de esta localidad; entre estos se confirman: *Peltephilus* sp., *Peltephilus nanus* (*nomen dubium*) y *Peltephilus ferox*.

Nuevo registro: *Stenotatus patagonicus*, *Vetelia puncta*, Propalaeohoplophorinae gen. et sp. indet. y *Eucinepeltus petesatus*.

**Yegua Quemada (Fm. Santa Cruz) (Fig. 14.3)**

Nuevo registro: *Proeutatus* sp., *Prozaedyus exilis*, *Prozaedyus* sp., *Eucinepeltus petesatus* y Propalaeohoplophorinae gen. et sp. indet.

**Jack Harvey (=Cañadón Jack) (Fm. Santa Cruz) (Fig. 14.4)**

Nuevo registro: *Asterostemma depressa* (*nomen dubium*) y Propalaeohoplophorinae gen. et sp. indet.

**Monte Observación (Fm. Santa Cruz) (Fig. 14.5)**

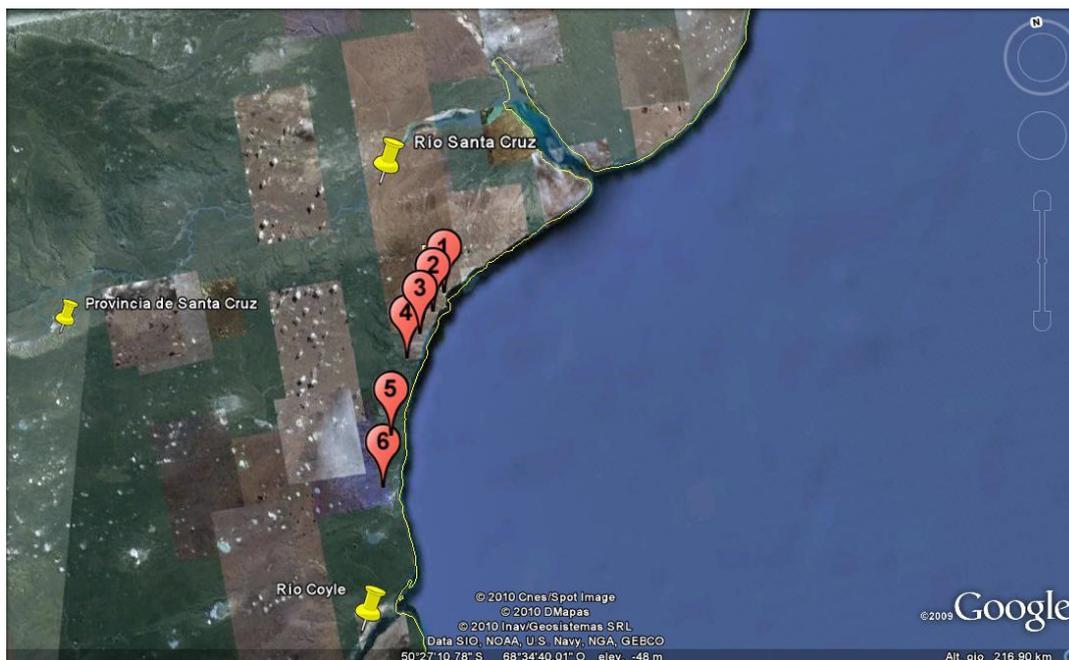
Burmeister (1891) menciona haber colectado osteodermos de "Hoplophorideos" que fueron depositadas en el Museo de La Plata, aunque no brinda más precisiones y en el MLP hay numerosos osteodermos con esta procedencia que no indican colector.

Registro confirmado: Varias especies descritas por Ameghino (1891c; 1894; 1898) a base de especímenes de esta localidad, así como otros citados por Scott (1903) y Bordas (1936); luego de la revisión de dichos ejemplares se confirman: *Peltephilus ferox* (*nomen dubium*), *Peltephilus giganteus*, *Peltephilus* sp., *Anantiosodon rarus* (*nomen dubium*), *Stegotherium tessellatum* (*non vide*), *Proeutatus carinatus*, *Metopotoxus laevatus* (*nomen dubium*), Propalaeohoplophorinae gen. et sp. indet. y *Eucinepeltus petesatus*.

Nuevo registro: *Stenotatus* sp., *Stenotatus patagonicus*, *Proeutatus* sp., *Proeutatus carinatus*, *Prozaedyus* sp. y *Propalaeohoplophorus* sp.

**Rincón del Buque (Fm. Santa Cruz) (Fig. 14.6)**

Registro confirmado: Los especímenes asignados a *Proeutatus oenophorum* y Propalaeophloporinae por Bordas (1941), se reasignan aquí a *Proeutatus* sp. y *Cochlops muricatus*.



**Figura 14. 1, Monte León; 2, La Cueva; 3, Yegua Quemada; 4, Jack Harvey (=Cañadón Jack); 5, Monte Observación (Ea. Cañadón de las Vacas); 6, Rincón del Buque.**

## 4.2 Edad-mamífero “Friasense”

### 4.2.1 Fauna friasense *sensu stricto* de Formación Río Frías

#### Antecedentes

Ameghino (1906: 235) utiliza por primera vez el término “étage friaseén” para la fauna colectada por S. Roth durante 1897-1899 en el río Frías, que indicaría una edad menor que la del “étage santacruzéen”. Ameghino (1906) ofrece un listado preliminar de taxones, aunque no incluye en ella ningún cingulado. Se destaca que Ameghino (1906: 498) ubica el “étage santacruzéen” en su “formation santacruziennne” y el “étage friaseén” en su “formation magellanienne”.

Roth (1908) ofrece las primeras observaciones geológicas y paleontológicas relativamente detalladas del área y denomina “Río Frías-Stuffe” a esta unidad portadora de tres niveles fosilíferos, e incluye además las localidades río Aisén, río Fénix y río Guenguel (Roth, 1908: 145). Roth (1920; 1925) brinda nuevos datos geológicos y estratigráficos del área, incluyendo una nueva localidad, río Senguer.

El río Frías perteneció a la República Argentina hasta 1902, cuando paso a ser parte de la República de Chile por un acuerdo de límites entre ambos países. En consecuencia, lo que S. Roth reconoció como río Frías en realidad corresponde a la cabecera del río Cisnes o Alto Río Cisnes, como se lo denomina en la actualidad.

Kraglievich (1930) revisa la colección de mamíferos de Roth, aunque ya entonces los especímenes no estaban identificados según los niveles fosilíferos mencionados por Roth (1908). Kraglievich (1930: 150) denomina “horizonte friasense” al “étage friaseén” de Ameghino (1906) y al “Río Frías-Stuffe” de Roth (1908), y lo incluye en su “formación friaseana”. Kraglievich (1930) incluye en su “horizonte friasense”, además de los sedimentos de la localidad “tipo”, también los sedimentos de los ríos Huemules, Guenguel, Fénix y de

Laguna Blanca (actualmente Lago Blanco); si bien este autor no ofrece mayores precisiones, se puede suponer que se refiere a la parte inferior de las secuencias de estas localidades, ya que asigna la otra parte de los sedimentos a su “horizonte mayoense” posterior.

González (1967) correlaciona los niveles de río Frías con los niveles inferiores de Lago Blanco (=Laguna Blanca).

Ramos (1976) denomina Fm. Frías a la unidad fosilífera descrita por Roth (1908).

Ploszkiewicz y Ramos (1977) aplican formalmente el nombre Fm. Río Frías a la “Río Frías-Stuffe” de Roth (1908).

Ramos (1981) describe detalladamente por primera vez la Fm. Río Frías incluyendo una sección tipo (Ramos, 1981: Fig. 12). Menciona además, que esta formación también aflora en río Huemules.

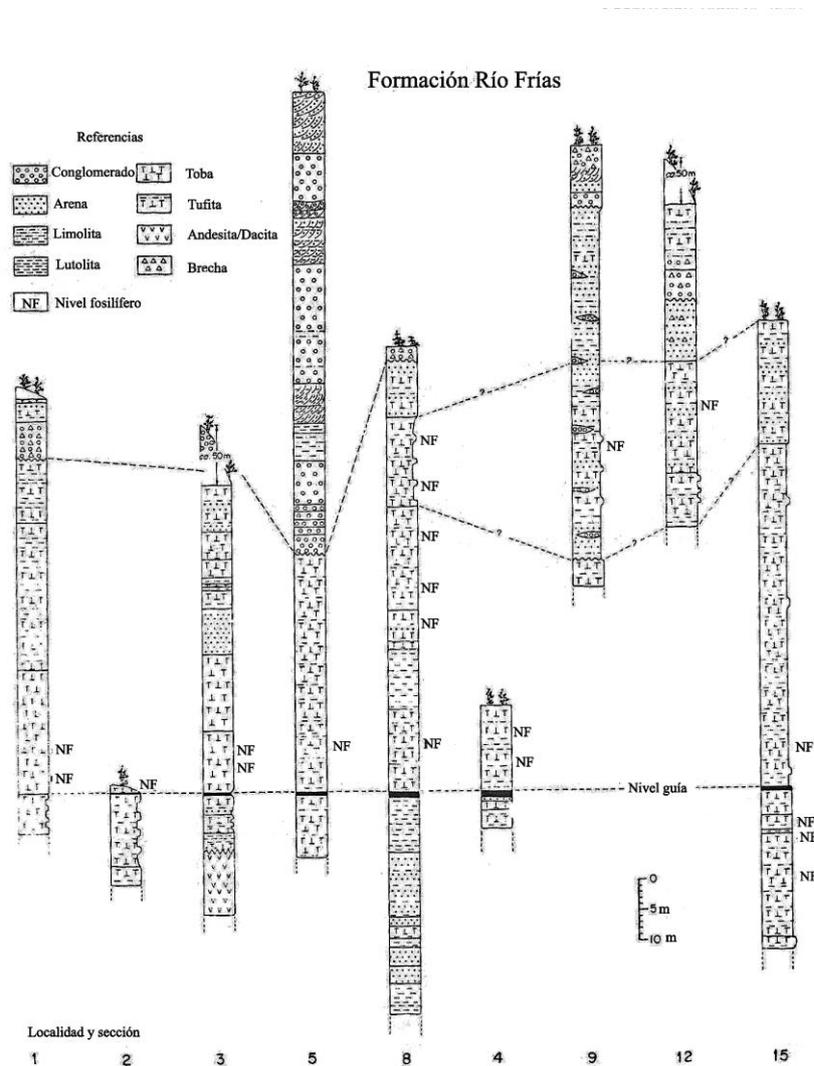
Marshall y Salinas (1990) realizan un estudio detallado de revisión histórica y estratigráfica de la Fm. Río Frías. Estos autores analizan rigurosamente todos los trabajos geológicos realizados en el área (Roth, 1908; 1920; 1925; Ramos 1976; 1981; Ploszkiewicz y Ramos, 1977); de este trabajo se destacan:

4. 15 perfiles estratigráficos tomados a lo largo del Alto Río Cisnes (Marshall y Salinas, 1990: Figs. 1 y 2) (**Perfil 4**), donde se reconocen dos unidades, la inferior o “lower mammal-bearing tuffite-sand unit”, en la cual identifican dos niveles fosilíferos, uno de ellos portador de la fauna tipo del “étage friaséen” de Ameghino (1906); y la unidad superior o “upper unfossiliferous conglomerate-sand unit”, sin niveles fosilíferos.

5. Las rocas y fauna de Fm. Río Frías en Alto Río Cisnes son temporalmente equivalentes a la Fm. Santa Cruz y no más jóvenes que el Colloncurensis, por lo tanto sugieren incorporar esta fauna al Santacrucesis; no obstante, mencionan que la Fm. Río Frías podría incluir faunas más jóvenes y/o más antiguas.

Vucetich *et al.* (1993), como respuesta al trabajo de Marshall y Salinas (1990), destacan que por el momento es conveniente ser más prudentes a la hora de incorporar nuevas faunas

locales a la Edad Santacrucense dado que no se han realizado estudios holísticos de las faunas, y creen conveniente mantener el Friasense *s.s.* y Colloncurense como faunas sucesivas dentro de la Edad “Friasense”.



**Perfil 4. Columna estratigráfica de Formación Río Frías. Modificada de Marshall y Salinas (1990: Figs. 1 y 2).**

### Geocronología

Flynn *et al.* (1989a: 20; 1989b:133) mencionan haber obtenido una edad absoluta de “about 17 Ma” para la Fm. Río Frías.

Marshall y Salinas (1990) ofrecen más detalles de la datación de Flynn *et al.* (1989a; 1989b), mencionando que es una edad  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  obtenida de una muestra de plagioclasa que data el nivel fosilífero más bajo de la Fm. Río Frías.

Flynn y Swisher (1995) mencionan que la edad referida por Marshall y Salinas (1990) (tomada de Flynn *et al.* 1989a) en realidad es de 16.5 Ma y no de ca. 17 Ma.

Según la IGTSC (2009) se ubica a la Formación Río Frías en el Mioceno temprano tardío (Burdigaliano, 16.0 a 20.4 Ma).

### **Correlaciones bioestratigráficas modernas propuestas con mamíferos**

Scillato-Yané *et al.* (1989) en una contribución preliminar destacan que los Cingulata de río Cisnes (Fm. Río Frías) son muy semejantes a los de la Fm. Collón Curá y que se diferencian de aquéllos de la Fm. Santa Cruz.

Marshall (1990) revisa los marsupiales de Fm. Río Frías (en Alto Río Cisnes) y concluye que la fauna en general es de un aspecto Colhuehuapense y Santacrucense. Más específicamente, destaca que la similitud taxonómica general con la Fm. Santa Cruz indica que ambas faunas son temporalmente equivalentes o cercanamente equivalentes; incluso dos taxones sugieren su equivalencia con el “Notohippidense” (Santacrucense “temprano”). Este autor remarca que no se han podido comparar estos marsupiales con aquéllos del Colloncureense y del Mayoense dado que estos últimos no han sido estudiados en detalle.

Bond (1993) en una contribución preliminar indica que los ungulados registrados en sedimentos asignados al Friasense y Colloncureense son diferentes a los del Mayoense, y que en los dos primeros predominan en mayor medida elementos afines al Santacrucense.

Vucetich *et al.* (1993) realizan una revisión de los roedores de la Fm. Collón Curá (Colloncureense) y algunas consideraciones acerca de los roedores de Fm. Río Frías. Estos autores recalcan que, aunque los roedores no han sido estudiados en profundidad, algunos géneros son compartidos entre la Fm. Río Frías y la Fm. Collón Curá, y no con la Fm. Santa

Cruz; además, aceptan a base de estos roedores que la fauna de Alto Río Cisnes antedata a la Fm. Collón Curá. En referencia a la correlación de Marshall (1990) en base a los marsupiales, Vucetich *et al.* (1993), consideran que la utilización de un solo grupo para correlacionar faunas es un criterio demasiado restringido, máxime cuando no están bien representados en faunas relacionadas como la de la Fm. Collón Curá.

Tauber (1997a) en cuanto a la correlación propuesta por Marshall (1990), indica que aún no hay fundamentos sólidos para determinar las correlaciones bioestratigráficas propuestas por este último autor entre Formación Río Frías y Formación Santa Cruz, aunque podría haber una equivalencia parcial fundamentalmente con los niveles fosilíferos 8 a 14 de Tauber (1997a) según lo señala el registro de marsupiales.

### **Los Cingulata de la fauna friasense s.s. de Formación Río Frías (Cuadro 1, 2 y 3)**

#### **Alto Río Cisnes (ex río Frías) (Fm. Río Frías, República de Chile) (Fig. 16.1)**

El primer Cingulata es dado a conocer por Roth (1925), quien menciona *Propalaeohoplophorus* sp.

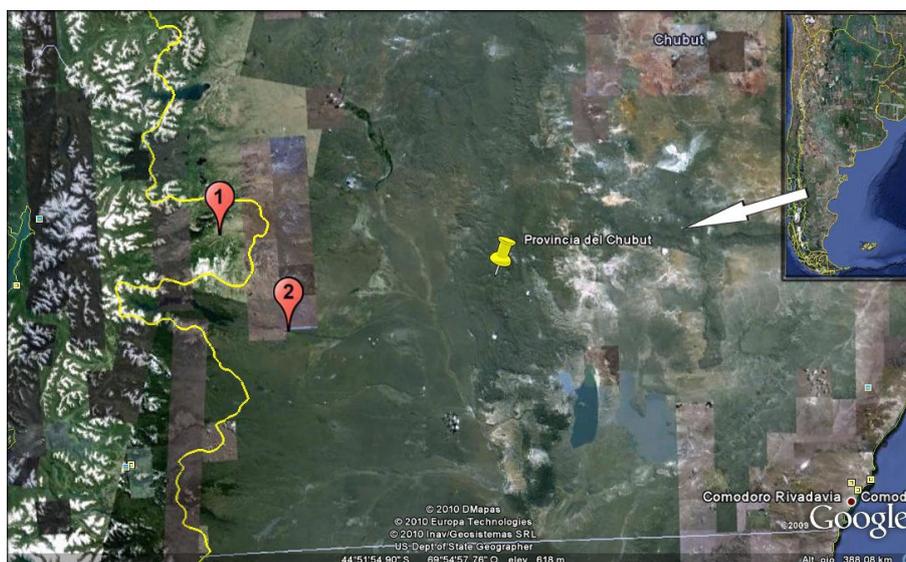
Kraglievich (1930) revisa la colección de S. Roth, depositada en el MLP, y agrega *Prozaedyus* sp.

Bondesio *et al.* (1980) mencionan, según Marshall (1990) a base de a la colección Roth, *Prozaedyus* sp., *?Propalaeohoplophorus* sp. y agregan a *?Palaeohoplophorus* sp.

Scillato-Yané *et al.* (1993), con nuevas colecciones citan *Stegotheriini* gen. et sp. nov., *Stenotatus* sp., *Proeutatus* sp., *Prozaedyus* sp., *Vetelia perforata* y *Propalaeohoplophorinae* gen. et sp. indet; sin embargo, estas colecciones nunca fueron ingresadas formalmente a ningún repositorio, ni publicadas en un trabajo detallado, sino en un resumen. La excepción es el *Stegotheriini* n. gen. et sp. "A", que fue descrito por Vizcaíno (1990) en su Tesis Doctoral y

permanece inédito, y que Scillato-Yané *et al.* (1993) indican que presenta caracteres más primitivos que los Stegotheriini de Edad Santacrucense.

Registro confirmado: Luego de revisar las colecciones antiguas de Alto Río Cisnes se determinaron: *Proeutatus* sp., *Vetelia puncta* y Propalaeophlophorinae gen. et sp. indet. Dado que las colecciones modernas no han sido ingresadas a ningún repositorio no se pueden contrastar las identificaciones modernas de Scillato-Yané *et al.* (1993).



**Figura 16. 1, Alto Río Cisnes; 2, Río Senguer.**

## 4.2.2 Fauna colloncurense de Formación Collón Curá

### Antecedentes

Roth (1899: 156) da a conocer el hallazgo de mamíferos fósiles colectados durante 1895-1896 en el Río Collón Curá, en una “...toba gris que tiene un espesor de cien a ciento cincuenta metros...”, y destaca que la fauna indica una edad “santacruceña”.

Ameghino (1899) menciona nuevamente los mamíferos fósiles descubiertos por Roth (1899) aunque no ofrece mayores detalles y más tarde (Ameghino, 1906: 231, fig. 57) indica en un mapa el área de Río Collón Curá asignándola a su “santacruziense”.

Groeber (1927: 446-447; 1929: 108-109) denomina a los sedimentos miocenos de Collón Curá descriptos por Roth (1899), “colloncurense o Santacruceano de Collón Curá”, y los considera posteriores a los de su “Santacruceano de Santa Cruz”. De cualquier manera este “Colloncurense” es ambiguo dado que incluye otras localidades miocenas de la cordillera que según Groeber (1927) pueden incluir faunas de diferentes edades.

Kraglievich (1930: 151) al igual que autores precedentes reconoce un “horizonte colloncurense”, aunque lo limita exclusivamente para aquellos sedimentos que menciona Roth (1899); este autor, ubica su “horizonte colloncurense” dentro de su “formación friaseana”, como el horizonte más cercano al “horizonte santacruceño”, seguido por los horizontes “friasense” y “mayoense”.

Wichman (1934: 21) agrega una descripción geológica detallada del área visitada por Roth (1899), aunque las asigna al “Santacruceano”.

Feruglio (1949: 189) ofrece una breve reseña de lo que él denomina “las tobas de Collón Curá”, aunque incluyen numerosas localidades, de relaciones estratigráficas no muy claras entre sí.

Yrigoyen (1969) utiliza por primera vez el término Fm. Collón Curá, aunque no ofrece detalles en cuanto a qué sedimentos específicos se refiere; de cualquier manera, es a partir de

aquí que se da por sobreentendido que se refiere a los sedimentos dados a conocer por Roth (1899).

Pascual *et al.* (1978) ofrecen un listado de todos los mamíferos registrados para la Fm. Collón Curá en la Prov. de Neuquén y concluyen que indican la pertenencia a una comunidad de un grado evolutivo más avanzado que el reconocido para el Santacrucense.

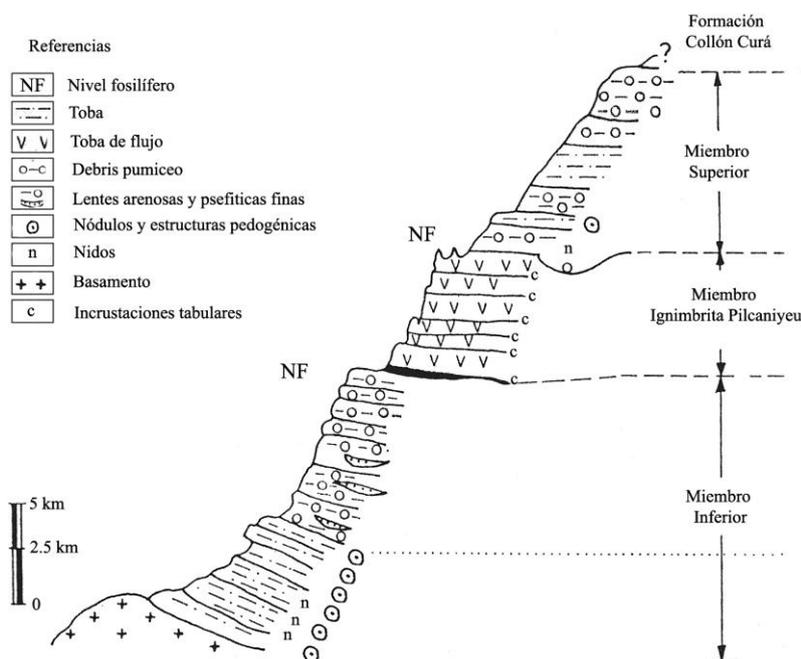
Bondesio *et al.* (1980) realizan un estudio estratigráfico detallado de la Fm. Collón Curá en Pilcaniyeu viejo, reconociendo cuatro tipos litológicos; desde el más inferior, el Miembro Tobáceo Caruhué, el Miembro Ignimbrítico Pilcaniyeu, el Miembro Tobáceo Las Bayas y la facies conglomerádica. Estos autores destacan que la mayoría de los mamíferos provienen del Miembro Tobáceo Las Bayas y, dado que también se han registrado mamíferos en el Miembro Tobáceo Carahué, no es descartable que esta formación abarque parte de la Edad Santacrucense y de allí sus similitudes y diferencias. Bondesio *et al.* (1980) ofrecen además una reseña de todos los mamíferos conocidos para la Edad “Friasense”.

Pascual *et al.* (1984) dan a conocer un listado de los mamíferos de Fm. Collón Curá y unidades litológicamente similares de la Prov. de Río Negro. La mayoría de los taxones están tomados del trabajo de Bondesio *et al.* (1980).

Mazzoni y Stura (1990) y Mazzoni (1993) remarcan que, a base del reconocimiento de un fenómeno eruptivo guía (=Ignimbrita Pilcaniyeu), han podido correlacionar procesos depositacionales correspondientes a la Fm. Collón Curá en la alta cuenca del Limay, mientras que la correlación hacia el Sur (Río Chico, Río Chubut y Ingeniero Jacobacci), al desaparecer el nivel guía, es mucho más compleja.

Vucetich *et al.* (1993) realizan un estudio de los roedores de la Fm. Collón Curá en la localidad Cañadón del Tordillo (Prov. del Neuquén) ofreciendo una descripción estratigráfica detallada junto a un perfil (Vucetich *et al.*, 1993: Fig 3) (**Perfil 5**) en donde se divide a la Fm. Collón Curá en tres miembros, Miembro Inferior, Miembro Ignimbrítico Pilcaniyeu y Miembro Superior; además, ofrecen una historia de los estudios geológicos de dichos

sedimentos (ver Vucetich *et al.*, 1993 y bibliografía allí citada). Destacan que la mayoría de los mamíferos fósiles provienen del Miembro Superior, aunque también se registran por debajo del Miembro Ignimbrítico. Siguiendo a Mazzoni (1993), denominan Colloncurenses a aquellas faunas procedentes de la Fm. Collón Curá, la cual está en asociación directa con la Ignimbrita Pilcaniyeu. Destacan que, si bien encuentran fósiles por debajo y por encima de la Ignimbrita, los estudios sedimentológicos indican una depositación rápida de la formación, por lo que los fósiles de ambos horizontes se consideran colloncurenses.



**Perfil 5. Columna estratigráfica de Formación Collón Curá. Modificada de Vucetich *et al.* (1993: Fig 3).**

### Geocronología

Marshall *et al.* (1977) obtienen cuatro edades  $^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$  para el Miembro Ignimbrítico Pilcaniyeu (“Ignimbrita Pilcaniyeu”) que subyace al horizonte tobáceo portador de los mamíferos fósiles en la localidad tipo de la Fm. Collón Curá (en el margen oeste del Río

Collón, Prov. del Neuquén). Son edades sobre concentrados de biotita ( $14.0 \pm 0.3$  Ma y  $14.1 \pm 0.3$  Ma) y sobre plagioclasas ( $14.4 \pm 0.3$  Ma y  $15.4 \pm 0.3$  Ma.).

Rabassa (1978) menciona una edad de 15 Ma para un concentrado de biotita de la Ignimbrita Pilcaniyeu (2 km al este del pueblo Pilcaniyeu, Prov. de Río Negro).

Mazzoni y Benvenuto (1990) dan a conocer tres edades  $^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$  para el Miembro Ignimbrítico Pilcaniyeu (Prov. de Río Negro):  $13.8 \pm 0.9$ ,  $15.9 \pm 3.1$  Ma y  $16.1 \pm 2.6$  Ma; sugieren que la edad más probable para la facies piroclástica de la Formación Collón Curá (Provincia de Río Negro) es de 14.1 Ma.

Madden *et al.* (1997) mencionan una datación  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  de 15.7 Ma para el Miembro Ignimbrítico Pilcaniyeu sin mayores detalles.

Scillato-Yané y Carlini (1998) mencionan una edad  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  de 15.6 a 15.8 para la Formación Collón Curá, sin más precisiones, aunque es probable que hagan referencia a algunas de las dataciones citadas anteriormente.

Todas estas dataciones absolutas ubican a la Fm. Collón Curá, según la IGTSC (2009), en el Mioceno medio temprano (Langiano, 13.8 a 16.0 Ma).

### **Correlaciones bioestratigráficas modernas propuestas con mamíferos**

Basándose en los ungulados, Bond (1993) indica que los del Colloncureense están más relacionados con los del Friasense *s.s.* que con los del Mayoense.

Scillato-Yané *et al.* (1993) y Scillato-Yané y Carlini (1998) indican que durante el Colloncureense se registra la aparición entre los Tardigrada de tipos “Arauco-pampeanos”, ausentes durante el Santacrucense típico.

Vucetich *et al.* (1993) revisan los roedores de la Fm. Collón Curá y sugieren que presentan más afinidades con los del Santacrucense que con los del Mayoense y Chasiquense.

## Los Cingulata de la fauna colloncurense de Formación Collón Curá (Cuadro 1, 2 y 3)

**Río Collón Curá (=Tobas del valle del río Collón Curá)** (localidad tipo de Fm. Collón Curá, Prov. de Neuquén) (**Fig. 17.1**)

Roth (1899) menciona *Proeutatus lagena*, *Prodasyus patagonicus* (= *Stenotatus patagonicus*), *Prozaedyus exilis*, *Prozaedyus proximus*, *Propalaeophlophorus informis* (= *Eonaucum informis*) y *Propalaeophlophorus australis*. Ameghino (1899) menciona los taxones descritos por Roth (1899) pero reasigna *Propalaeophlophorus informis* a *Eucinepeltus informis* (Roth, 1899) (= *Eonaucum informis*).

Pascual *et al.* (1978) revisan nuevamente la colección de Roth y ofrecen un listado actualizado: *Proeutatus lagena*, *Stenotatus patagonicus*, *Prozaedyus* sp., *Prozaedyus exilis*, *Vetelia* sp., *Propalaeophlophorinae* gen. et sp. indet. y *Eucinepeltus informis* (= *Eonaucum informis*).

Bondesio *et al.* (1980) mencionan esta vez a nivel genérico los siguientes taxones de la colección Roth: *Vetelia*, *Prozaedyus*, ?*Propalaeophlophorus* y *Eucinepeltus*.

Por último, Scillato-Yané y Carlini (1998) actualizan el listado de taxones ofrecido por Roth (1899) citando *Proeutatus carinatus*, *Stenotatus patagonicus*, *Prozaedyus* sp., *Eucinepeltus informis* (= *Eonaucum informis*) y *Propalaeophlophorus* sp.

Ninguno de los autores anteriores ofrece un número de colección de los taxones mencionados a excepción de Scillato-Yané y Carlini (1998) para *Eonaucum colloncuranum* (= *Eonaucum informis*) taxón que describen en dicho trabajo.

Registro confirmado: La revisión de la colección Roth depositada en el MLP permitió determinar los especímenes e identificar los siguientes taxones: *Proeutatus* sp., Eutatini gen. et sp. indet., *Prozaedyus* sp. y *Eonaucum informis*.

**Cañadón del Tordillo** (Fm. Collón Curá, Prov. de Neuquén) (**Fig. 17.2**)

Registro confirmado: *Stegotherium* sp. 1, *Vetelia* sp. y *Eonaucum informis* (Pardiñas, 1991; Scillato-Yané y Carlini, 1998; González *et al.*, 2007). La revisión de la colección realizada por U. Pardiñas en esta localidad permitió, además, identificar los siguientes taxones: *Peltephilus* sp., *Proeutatus* sp., *Stenotatus* sp. y *Prozaedyus* sp.

**Paso Flores** (Fm. Collón Curá, Prov. de Neuquén) (**Fig. 17.3**)

Registro confirmado: *Proeutatus* sp. (Cabrera, 1939; Pascual *et al.*, 1978).

Nuevo registro: Propalaehoplophorinae gen. et sp. indet.

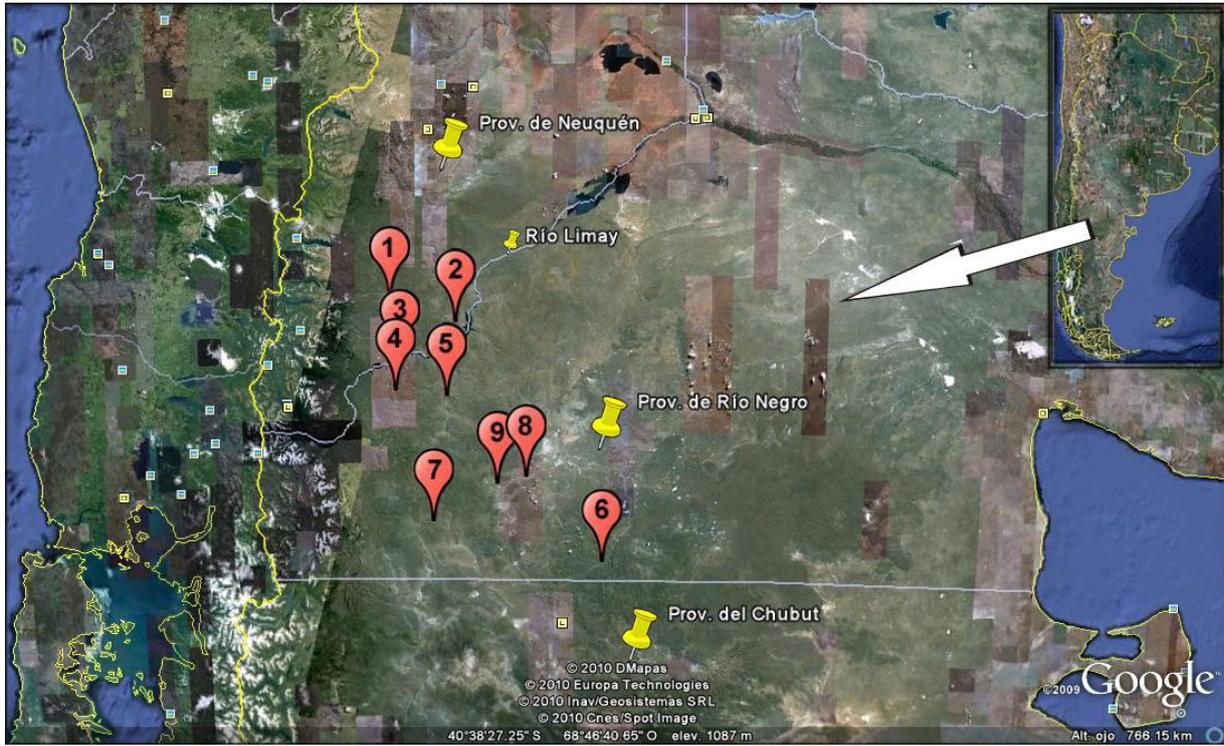
**Pilcaniyeu Viejo (=Ea. Criado)** (Fm. Collón Curá, Prov. de Río Negro) (**Fig. 17.4**)

Registro confirmado: *Proeutatus* sp., *Stenotatus* sp. y *Eonaucum colloncuranum* (= *Eonaucum informis*) (Bondesio *et al.*, 1980; Pascual *et al.*, 1984; Scillato-Yané y Carlini, 1998).

Nuevo registro: Peltephilidae gen. et sp. indet.

**Comallo** (Fm. Collón Curá, Prov. de Río Negro) (**Fig. 17.5**)

Registro confirmado: *Vetelia* sp. y *Eonaucum colloncuranum* (= *Eonaucum informis*) (Scillato-Yané y Carlini, 1998; González *et al.*, 2007).



**Figura 17. 1, Río Collón Curá; 2, Cañadón del Tordillo; 3, Paso Flores; 4, Pilcaniyeu Viejo (=Ea. Criado); 5, Comallo; 6, Cerro Castillo; 7, Cerro Mesa; 8, Ingeniero Jacobacci; 9, Canteras María Isabel y 27 de Setiembre.**

### 4.2.3 Fauna mayoense de Formación Río Mayo

#### Antecedentes

Ameghino (1904: 193, 291) describe restos de mamíferos colectados por C. Ameghino durante 1900-1901 en Laguna Blanca (=Lago Blanco), río Fénix y Arroyo Chalía, y las incluye en su “formación tehuelche antigua”.

Ameghino (1906: 261, 482) ofrece un listado a nivel genérico de dichos mamíferos y atribuye erróneamente los sedimentos de Laguna Blanca y río Fénix al “étage rionégréen” (“formación tehuelche antigua” de Ameghino, 1904) de la “formation araucanienne”, más moderna que su “formation entrerrienne”.

Roth (1908) agrega una breve descripción geológica del área y luego (Roth, 1920: 164) propone denominar “piso mayoense” los sedimentos fosilíferos de la cabecera de río Mayo y Laguna Blanca.

Kraglievich (1930) revisa la colección de S. Roth e indica que los sedimentos del “horizonte mayoense” incluyen parte de los sedimentos de los ríos Huemules, Guenguel, Fénix y Laguna Blanca. Además, concluye que los mamíferos están más relacionados con la fauna “arauco-entrerriana” que con la “santacruceana” (Kraglievich, 1930: 151).

González (1967; 1978) reconoce formalmente en el área una secuencia sedimentaria formada por dos formaciones consecutivas, Fm. Río Mayo y Fm. Pedregoso. González (1967) acota la procedencia de los mamíferos fósiles colectados por autores precedentes a la parte superior de la Fm. Río Mayo representada en las localidades Lago Blanco (=Laguna Blanca), río Huemules, río Guenguel y río Fénix.

Dal Molin y Franchi (1996) reinterpretan la estratigrafía de las sedimentitas terciarias del área y revisan los trabajos de González (1967; 1978). Estos autores reconocen en el área cuatro formaciones consecutivas, Fm. Río Frías, Fm. Pedregoso, Fm. Río Mayo y Fm. Chalía, ofreciendo un perfil estratigráfico detallado de las dos últimas (Dal Molin y Franchi, 1996:

Fig. 2) (**Ferfil 6**). Dal Molin y Franchi (1996) no realizan un perfil en la localidad Lago Blanco donde C. Ameghino colectó los fósiles, a pesar de ello indican que los fósiles provienen de la parte superior de esta formación.

Marshall y Salinas (1990) destacan que la ubicación y relaciones de las faunas locales de Edad “Friasense” procedentes de Laguna Blanca, río Guenguel, río Huemules, río Fénix y río Mayo no son claras.



**Perfil 6. Columna estratigráfica de Formación Río Mayo. Modificada de Dal Molin y Franchi (1996: Fig. 2).**

## **Geocronología**

Madden *et al.* (1997) dan a conocer una datación  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  de 11.8 Ma para el Mayoense de la localidad Cerro Guenguel (NO de la Prov. de Santa Cruz); esta muestra proviene del nivel que subyace al horizonte fosilífero, ambos de la Formación Río Mayo.

Según la IGTSC (2009) la Fm. Río Mayo se ubicaría en el Mioceno medio tardío (Serravalliano, 11.6 a 13.8).

## **Correlaciones bioestratigráficas modernas propuestas con mamíferos**

Bond (1993) en una contribución preliminar, indica a base de los ungulados que aquéllos del Mayoense de Cerro Guenguel estarían más relacionados con los de la Edad Chasiquense que con los del Friasense *s.s.* y Colloncureense.

Scillato-Yané *et al.* (1993) y Scillato-Yané y Carlini (1998) concluyen que en el Mayoense se registran algunos taxones de xenartros más modernos que los de la Fm. Collón Curá.

Vucetich *et al.* (1993) destacan que algunos de los roedores del Mayoense permiten apoyar la postura de Kraglievich (1930) de que esta fauna es posterior al Friasense *s.s.* y al Colloncureense, incluso bastante más moderna, además de presentar cierta afinidad con el Chasiquense. Esto permitiría agrupar por un lado el Friasense *s.s.* y el Colloncureense, y por otro el Mayoense y el Chasiquense, con un hiato temporal entre ambas agrupaciones.

## **Los Cingulata del Mayoense (Cuadro 1, 2 y 3)**

### **Laguna Blanca (=Lago Blanco) (Fm. Río Mayo, Prov. del Chubut) (Fig. 19.1)**

Ameghino (1904) menciona: *Epipeltephilus recurvus* y *Palaehoplophorus meridionalis*; más tarde, Rovereto (1914: Lám. II, figs., 2, 2a y 6) ilustra parte de los materiales tipo de ambos taxones.

Kraglievich (1930) revisa la colección Roth y agrega ?*Prozaedyus* sp.

Bondesio *et al.* (1980) mencionan a nivel genérico *Epipeltephilus*, *Prozaedyus* y ?*Palaehoplophorus*.

Registro confirmado: *Epipeltephilus recurvus* y *Palaehoplophorus meridionalis* de Ameghino (1904).

Nuevo registro: Eutatini gen. et sp. indet.

#### **Río Guenguel** (Fm. Río Mayo, Prov. del Chubut y Prov. de Santa Cruz) (**Fig. 19.3**)

Kraglievich (1930) revisa la colección Roth y menciona *Stenotatus* sp., *Proeutatus* sp. y un gliptodóntido indet., y Bondesio *et al.* (1980) mencionan *Stenotatus* sp. y *Proeutatus* sp. aunque estos registros no se confirmaron.

Nuevo registro: Peltephilidae gen. et sp. indet.

#### **Cerro Guenguel** (Fm. Río Mayo, Prov. de Santa Cruz) (**Fig. 19.4**)

Registro confirmado: *Vetelia perforata* de González *et al.* (2007).

Nuevo registro: Peltephilidae gen. et sp. indet.

#### **Río Huemules** (Fm. Río Mayo, Prov. del Chubut y Prov. de Santa Cruz) (**Fig. 19.5**)

Roth (1920) menciona a *Peltephilus*. Kraglievich (1930) revisa la colección Roth y menciona a *Epipeltephilus*?, *Proeutatus* sp. y *Propalaehoplophorus* sp.; mientras que Bondesio *et al.* (1980) mencionan a nivel genérico *Epipeltephilus*, *Proeutatus* y ?*Propalaehoplophorus*.

Registro confirmado: Peltephilidae gen. et sp. indet. (Roth, 1920).

Nuevo registro: Eutatini gen. et sp. indet., *Vetelia perforata* y Euphractini gen. et sp. indet.

#### **Río Fénix** (Fm. Río Mayo, Prov. del Chubut y Prov. de Santa Cruz) (**Fig. 19.6**)

Kraglievich (1930) y Bondesio *et al.* (1980), revisan la colección Roth y mencionan a nivel genérico a *Prozaedyus*, aunque no se encontró ningún espécimen en el MLP.

No hay ningún cingulado que permite asignar esta localidad a la fauna mayoense.



**Figura 19. 1, Laguna Blanca (=Lago Blanco); 2, Arroyo El Pedregoso; 3, Río Guenguel; 4, Cerro Guenguel; 5, Río Huemules; 6, Río Fénix.**

### 4.3 Localidades fosilíferas no ubicadas en un esquema geocronológico

#### 4.3.1 Localidades de la Provincia de Santa Cruz (Cuadro 1, 2 y 3)

##### “Yacimiento Las Pinturas”

Ameghino (1900-1902) menciona *Propalaeohoplophorus exilis* (*nomen dubium*), *Propalaeohoplophorus* sp. y *Cochlops* sp.; posteriormente, Ameghino (1906) menciona a nivel genérico nuevamente *Propalaeohoplophorus* y *Cochlops*, agregando *Proeutatus*. Si bien Ameghino (1900-1902; 1906) no figuró o hizo referencia a números de colección, en su colección del MACN no se ubicó ningún espécimen asignado a *Proeutatus* ni a *Propalaeohoplophorus* sp. con esa procedencia.

Registro confirmado: *Propalaeohoplophorinae* gen et sp. indet. y *Cochlops* sp. (Ameghino, 1900-1902).

##### Arroyo Ecker y Arroyo Feo (Figs. 9.8 y 9.9)

Tanto Arroyo Feo como Arroyo Ecker son asignadas a Formación Pinturas por Bown y Larriestra (1990), aunque sin precisar a qué parte de la secuencia en particular. En estas localidades colectaron especímenes Frenguelli y Hatcher. Frenguelli (1931) menciona para Arroyo Feo (afluente izquierdo del río Pinturas) a “*Asterostemma laevata* y *Sclerocalyptus australis* (lapsus por *Propalaeohoplophorus australis*)”, pero ambos corresponden a *Propalaeohoplophorinae* gen. et sp. indet. Los especímenes colectados por Hatcher en Arroyo Ecker (=Ecker) corresponden a un *Propalaeohoplophorinae* gen. et sp. indet. y a un *Peltephilidae* gen. et sp. indet.

Registros confirmados: *Peltephilidae* gen. et sp. indet. y *Propalaeohoplophorinae* gen. et sp. indet.

##### Ea. La Flora, Ea. La Pluma y Ea. La Irenita (Laguna Olín) (Fig. 10.1, 10.2 y 10.3)

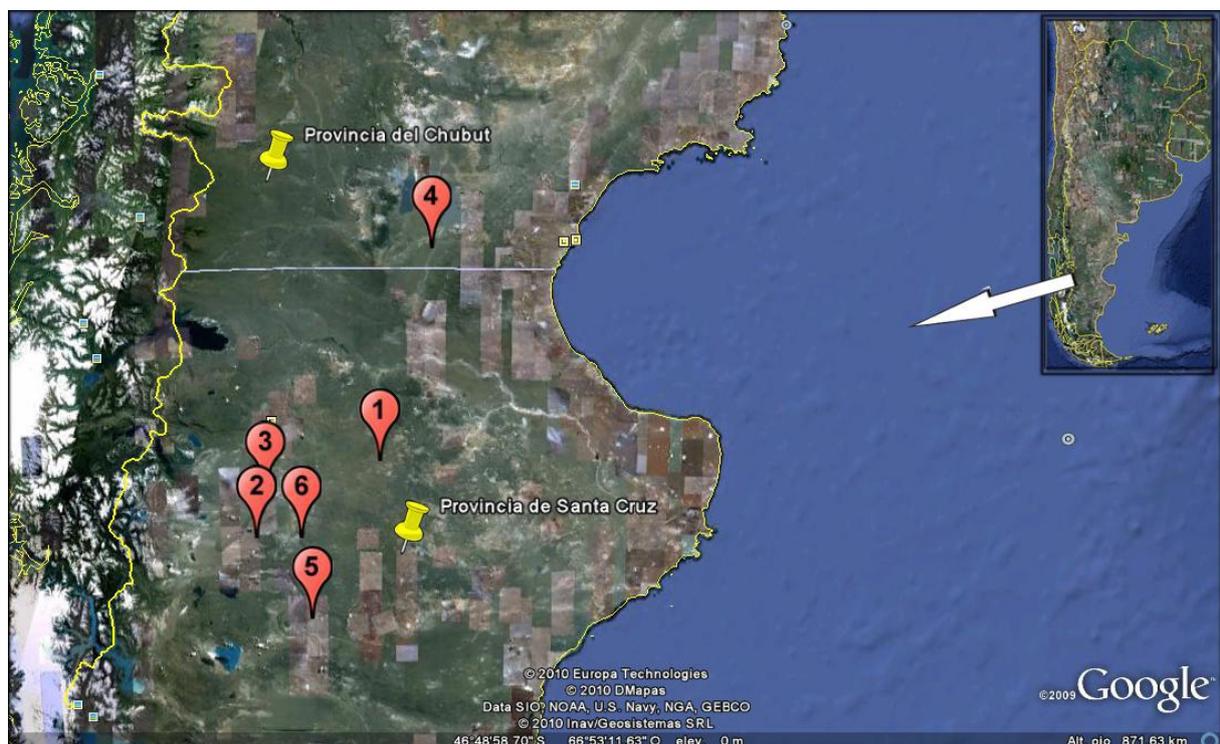
De Barrio *et al.* (1984) mencionan *Propalaeohoplophorinae* gen. et sp. indet. para Ea. La Flora, Ea. La Pluma y Ea. La Irenita (Laguna Olín); en esta última localidad, mencionan

además a *Proeutatus* sp. Asimismo, De Barrio *et al.* (1984) mencionan el primer Peltephilidae, *Peltecoelus* sp. nov. procedente de Laguna Olín (MLP 82-VI-3-1), aunque por el momento es conveniente mantenerlo como Peltephilidae sp. nov.?

Todos los registros citados por estos autores se confirman.

### **Ea. La Bajada (Fig. 10.6)**

Nuevo registro: *Peltephilus* sp., *Stenotatus* sp., *Proeutatus* sp., *Prozaedyus* sp. y Propalaehoplophorinae gen et sp. indet.



**Figura 10. 1, La Flora; 2, Ea. La Pluma; 3, Ea. La Irenita (Laguna Olín); 4, Gran Barranca; 5, Gobernador Gregores; 6, Ea. La Bajada.**

### **Río Leona (Fig. 12.4)**

Nuevo registro: Propalaehoplophorinae gen. et sp. indet.

### **Ea. Quién Sabe (Fig. 12.5)**

Registro confirmado: *Proeutatus* sp. [= *Proeutatus* cf. *P. robustus* citado por Feruglio (1944; 1949).

Nuevo registro: Propalaeophlophorinae gen. et sp. indet.

**Sin localidad específica indicada** (Prov. de Santa Cruz)

Aquí se incluyen aquellas citas confirmadas de taxones cuyos especímenes asociados no poseen localidad de procedencia y fueron citados por Ameghino (1891b; 1897; 1898), Lydekker (1894) y Scott (1903) para el Santacrucense sensu lato: *Peltephilus* sp., *Peltephilus ferox*, *Peltephilus strepens*, *Peltephilus pumilus*, *Stenotatus patagonicus*, *Stenotatus* sp., *Proeutatus* sp., *Proeutatus oenophorum*, *Proeutatus carinatus*, *Eodasypus nanus* (*nomen dubium*), *Eodasypus limus* (*nomen dubium*), *Prozaedyus* sp., *Cochlops muricatus*, *Propalaeophlophorus australis*, *Eucinepeltus petesatus*, *Propalaeophlophorus minus* y varios Propalaeophlophorinae gen. et sp. indet.

**Cerro Boleadoras** (Fm. Cerro Boleadoras, Grupo Río Zeballos) (**Fig. 11.1**)

Ugarte (1956) reconoce la Fm. Cerro Boleadoras como parte del Grupo de Río Zeballos que agrupa tres formaciones sucesivas, Fm. Río Jeinemeni, Fm. Cerro Boleadoras y Fm. Río Correntoso. Ugarte (1956) menciona por primera vez mamíferos fósiles para la Fm. Cerro Boleadoras y la correlaciona tentativamente con el Friasense *s.s.*

Charrier *et al.* (1979) obtienen una serie de edades absolutas para los Basaltos de la Meseta Buenos Aires del lado chileno (=Basalto Buenos Aires de Ugarte, 1956) que suprayacen a la Formación Río Zeballos (=Grupo Río Zeballos de Ugarte, 1956); una de las edades de 16 Ma, limitan la Formación Río Zeballos (por ende a la Fm. Cerro Boleadoras) al Mioceno inferior o según la IGTSC (2009) al Mioceno temprano tardío.

Carlini *et al.* (1993) dan a conocer un Vermilingua de esta localidad y destacan que este taxón así como el conjunto de los Xenarthra indican una Edad Santacrucense.

Scillato-Yané *et al.* (1993) concluyen que los Xenarthra de la Fm. Cerro Boleadoras indican una antigüedad menor que los del Santacrucense de la costa o típico y mayor que los

de la Formación Collón Curá, pero una posición cronológica a los similar los Xenarthra de la Fm. Río Frías (Alto Río Cisnes, Chile).

Bond (1993) destaca que la composición de ungulados de Cerro Boleadoras indica una más clara relación de esta asociación con las faunas típicas santacrucenses que con aquella Colloncurensis de Ea. Criado (Río Negro). Sin embargo, mantiene Cerro Boleadoras en el Friasense *s.l.*

Vucetich (1994: 369) concluye que desde el punto de vista cronológico el conjunto de roedores sugiere una edad para la Fm. Cerro Boleadoras no más antigua que “Santacrucense alta”; destaca que si bien están ausentes todos los géneros de roedores que caracterizan el Friasense *s.s.* y el Colloncurensis, este conjunto de roedores no conforma una fauna típicamente Santacrucense ya que también están ausentes algunos taxones típicos de este último y esta circunstancia se puede deber a factores biogeográficos.

Scillato-Yané y Carlini (1998) posicionan la Fm. Cerro Boleadoras en el lapso más temprano de la Edad Friasense *s.l.* o en el más tardío de la Edad Santacrucense, ubicándola por encima de la Fm. Santa Cruz y por debajo de la Fm. Río Frías.

Dal Molín y Colombo (2003) y Escosteguy *et al.* (2003: Fig. 4) realizan un perfil estratigráfico y sedimentológico detallado del Grupo Río Zeballos, pero mantienen las mismas hipótesis cronológicas de los autores previos.

Entre los cingulados, Ugarte (1956) cita *Propalaehoplophorus* sp., pero sin precisiones y el espécimen no se ubicó en ningún repositorio, por lo que se considera la cita como *Propalaehoplophorinae* gen. et sp. indet. Luego, Scillato-Yané y Carlini (1998) describen como exclusiva de la localidad Cerro Boleadoras a *Stenotatus planus*; para estos autores su presencia indica una antigüedad ligeramente menor que la del Santacrucense de la costa Atlántica, probablemente equivalente a las faunas de la localidad tipo del Friasense *s.s.* Por último, González *et al.* (2007) mencionan la presencia de *Vetelia* a nivel genérico, que es asignada aquí a *Vetelia puncta*.

Registro confirmado: *Stenotatus planus* y *Vetelia puncta*.

### **La Olguita y La Porteña (Figs. 11.2 y 11.3)**

En esta zona, en los alrededores del Lago Belgrano y el Río Belgrano, específicamente en las Ea. La Olguita (=Manantiales) y Ea. La Porteña, la Formación Santa Cruz fue tentativamente identificada por Giacosa y Franchi (2001) fundamentalmente sobre la barranca oriental del Río Belgrano, aunque sería correlacionable con los niveles de Cerro Boleadoras.

González *et al.* (2005) dan a conocer cingulados para estas dos localidades, efectivamente destacando una posible relación con el Grupo Río Zeballos, más que con la Fm. Santa Cruz; además, incluyen un listado preliminar de cingulados.

En el MPEF hay tres ejemplares colectados en el área de Ea. La Porteña (=Cerro de Los Fósiles), identificados como *Peltephilus* sp., Propalaeophlorinae gen. et sp. indet. y *Eucinepeltus petesatus*.

Registro confirmado: *Peltephilus* sp., *Stegotherium* sp. 2, *Proeutatus* sp., *Stenotatus* sp., *Stenotatus planus*, *Prozaedyus* sp., *Vetelia puncta*, *Eucinepeltus petesatus* y Propalaeophlorinae gen. et sp. indet.

### **Lago Pueyrredón (Fig. 11.4)**

Hatcher (1900:105) reconoce las “Santa Cruz beds” en Lago Pueyrredón; más tarde Hatcher (1903: 173) denomina a los mismos sedimentos “Santa Cruz formation”.

Scott (1932: 196) y Simpson (1940) interpretan estos sedimentos como pertenecientes a la parte más alta de la “Santa Cruz formation”; Scott (1932) menciona que aunque los fósiles colectados son muy escasos para diferenciar una fauna distinta de aquella de los depósitos costeros, las especies representadas indican diferencias con estos últimos, que este autor asigna a los niveles inferiores. Los vertebrados recuperados, marsupiales, ungulados,

xenartros no cingulados y un ave, fueron oportunamente publicados (Scott, 1932 y bibliografía allí citada) pero no han sido revisados desde entonces.

Marshall (1985) considera la fauna de Lago Pueyrredón de edad Santacrucense “tardía”, en relación al Santacrucense “medio” de la costa y al Santacrucense “temprano” (=Notohippidense”) de Lago Argentino.

Riggi (1958) realiza una síntesis geológica y paleontológica del área, elaborando unos perfiles estratigráficos generales (Riggi, 1958: Fig. 2) y reconociendo esos sedimentos como pertenecientes al Santacrucense *s.l.*

Marshall (1976) ofrece una ubicación geográfica de la localidad Lago Pueyrredón.

Riccardi y Rolleri (1980) incluyen estas secuencias continentales “Santacrucenses” en la Formación Santa Cruz.

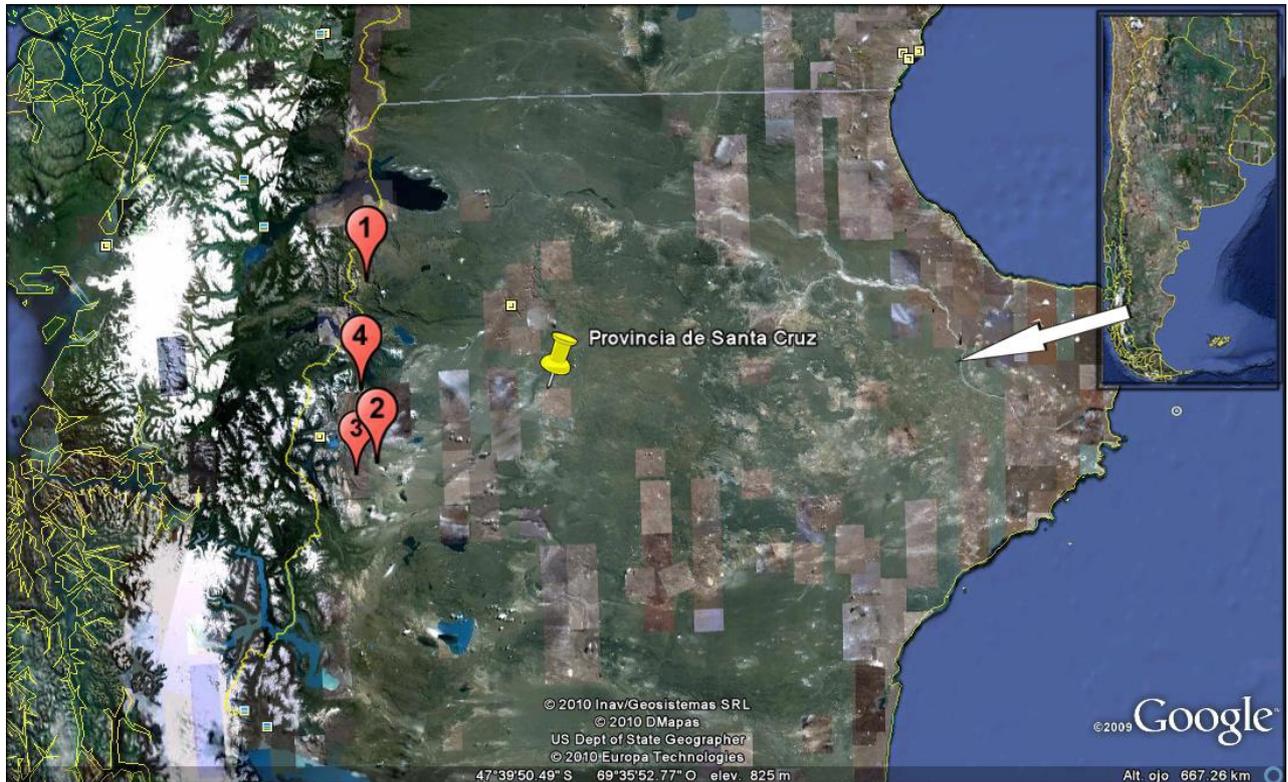
Entre los cingulados recuperados, Scott (1903) menciona *Asterostemma depressa* (*nomen dubium*) y *Metopotoxus anceps*, mientras que Riggi (1958) destaca haber colectado restos de *Propalaeophlophorus* sp.

El espécimen que Scott (1903) identifica como *Asterostemma depressa* es aquí asignado a Propalaeophlophorinae gen. et sp. indet., al igual que una porción de coraza de seis osteodermos que corresponden a un Propalaeophlophorinae indet. (YPM PU 15608). Por otro lado el ejemplar con el cual Scott (1903) crea *Metopotoxus anceps* efectivamente corresponde a un nuevo taxón aunque su inclusión en este género es cuestionada (ver “*Metopotoxus*” *anceps*). Por último, no se ubicaron los especímenes mencionados por Riggi (1958), por lo que se recomienda considerar su cita como Propalaeophlophorinae gen. et sp. indet. Nuevos materiales recuperados durante una campaña en el 2007 realizada desde el LIEB permitieron recuperar especímenes asignables a *Proeutatus* sp. y Propalaeophlophorinae gen. et sp. indet.

En síntesis, no existen dataciones absolutas, perfiles estratigráficos detallados y la Fauna de Lago Pueyrredón es aún muy pobremente conocida como para intentar relacionarla a alguna del Santacrucense, aunque justifican la inclusión en este último.

Registro confirmado: Propalaeophlophorinae gen. et sp. indet. y “*Metopotoxus*” *anceps*

Nuevo registro: *Proeutatus* sp.



**Figura 11. 1, Cerro Boleadoras; 2, Ea. La Olguita (Manantiales); 3, La Porteña; 4, Lago Pueyrredón.**

#### **4.3.2 Localidades de la Provincia del Chubut (Cuadro 1, 2 y 3)**

##### **Río Senguer (Fig. 16.2)**

Kraglievich (1930; 1934) concluye que la fauna de esta localidad (**Fig. 16.2**) es semejante a la del Santacrucense; esto es seguido por Bondesio *et al.* (1980) y Marshall y Salinas (1990). Sin embargo, Vucetich *et al.* (1993), basados en los roedores, indican que las relaciones de esta fauna son más complejas, aunque no la ubican en ninguna secuencia.

En cuanto a los cingulados (**Cuadro 1, 2 y 3**), Kraglievich (1930) revisa la colección Roth y menciona a nivel genérico *Epipeltephilus?* y *Palaehoplophorus*, mientras que Bondesio *et al.* (1980) mencionan *Epipeltephilus*.

En la Colección Roth (MLP) no se ubicaron los ejemplares asignados a *Epipeltephilus* ni el de *Palaehoplophorus*.

Nuevo registro: Stegotheriini gen. et sp. indet., *Proeutatus* sp. y Eutatini gen. et sp. indet.

### **Localidades miocenas del noroeste de la Provincia del Chubut (Fig. 18)**

Ameghino (1906: 232, fig. 57) menciona que en el valle del río Ñorquincó se han recuperado restos de “*Astrapotherium magnum*” y “*Nesodon imbricatus*” de su “santacruzienne”, e ilustra en un mapa la ubicación aproximada de los yacimientos indicada por su hermano C. Ameghino.

Roth (1920: 363) hace referencia a la presencia de “capas sedimentarias tobíferas” en el curso superior del arroyo Ñorquincó, aunque no menciona fósiles de esta zona.

Frenguelli (1941: 87) menciona haber visitado la zona de la confluencia del río Ñorquincó y río Chico con el río Chubut, zona conocida como Fofó Cahuel; en este área, dominada por el Cerro Mirador, menciona las localidades Aguada Escondida, Aguada del Guanaco y Cañadón del Loco, e identifica en ellas “tobas terciarias”; específicamente cita haber recuperado un ejemplar de *Astrapotherium* y nidos de escarabeidos en Aguada Escondida.

Bordas (1944: 448) describe una nueva especie tentativamente incluida en el género *Stereotoxodon*, ?*Stereotoxodon magnus*, a base de materiales colectados por C. Petersen en las cercanías del puesto de J. Lara, en el “Colloncurensense de la región media del Río Chubut”.

Petersen (1946: 62) ubica los depósitos con mamíferos fósiles del área del Cerro Mirador (=río Chubut medio) en el “Colloncurensense-Friasense”, basado en la presencia de

?*Stereotoxodon magnus* identificado por Bordas (1944). Este autor además ofrece perfiles estratigráficos y mapas geológicos detallados (Petersen, 1946).

Feruglio (1949) realiza breves comentarios acerca de los sedimentos terciarios de esta región de la Prov. del Chubut, aunque no aporta nueva información.

Volkheimer (1964) realiza un estudio geológico de la zona extraandina del noroeste de la Provincia del Chubut y específicamente en cuanto a los sedimentos terciarios, ubica en un mapa las localidades donde Frenguelli (1941) indica haber colectado mamíferos fósiles (Cañadón del Loco y Aguada Escondida), detalla la estratigrafía y reconoce en la zona el Colloncurensis, con restos de *Theosodon* sp. (Calera Esparza) y *Propalaeohoplophorus* sp. y nidos de escarabeidos (Cañadón del Loco).

Volkheimer y Lage (1981) y Lage (1982) realizan la descripción geológica de la zona de Cerro Mirador y Gualjaina, y en lo referido a las sedimentitas terciarias con mamíferos se basan en el estudio de Volkheimer (1964) pero las asignan directamente a la Fm. Collón Curá.

González Díaz (1990) reconocen sedimentos de la Fm. Collón Curá sobre el río Chico, un poco más al norte de la región de Cerro Mirador, y aunque mencionan el Colloncurensis no citan ningún elemento indicador de éste.

Mazzoni (1993) en una contribución preliminar destaca que el reconocimiento de un fenómeno eruptivo guía (Miembro Ignimbrítico Pilcaniyeu) reconoce procesos depositacionales correspondientes a la Fm. Collón Curá en las Provincias de Río Negro y Neuquén, mientras que la ausencia de este nivel guía en el noroeste de Chubut (río Chico, río Chubut) no permite reconocer esta formación tan fácilmente y debe realizarse por métodos más complejos; máxime, cuando fenómenos piroclásticos como los que originaron la Fm. Collón Curá se han registrado durante todo el Terciario de Patagonia.

Aragón y Mazzoni (1997) realizan un estudio del complejo volcánico piroclástico del Río Chubut medio de edad eocena, y destacan que en el área no se han identificado depósitos

conspicuos asignables a la Fm. Collón Curá, y si bien no realizan consideraciones acerca de las sedimentitas mamalíferas suprayacentes al complejo, las agrupan como sedimentitas continentales miocenas.

Aragón *et al.* (2004) vuelven a referirse al área en cuestión e indican que las sedimentitas continentales cenozoicas corresponden a tufolitas de la Fm. Collón Curá.

Martin y Tejedor (2007) describen una nueva especie de marsupial, *Pseudonotictis chubutensis*, para la nueva localidad Cerro Zeballos, en donde afloran las sedimentitas tradicionalmente asignadas al Colloncureense.

Villafañe *et al.* (2008) dan a conocer la localidad El Petiso, del noroeste de la Provincia del Chubut, portadora de una fauna de mamíferos que correspondería, según estos autores, a un Provincialismo del Colloncureense o a una edad intermedia entre la anterior y la Edad Laventense (Colombia); de confirmarse esta última, esta asociación de mamíferos sería algo más joven que las faunas colloncurenses.

González Ruiz *et al.* (enviado) dan a conocer una nueva localidad fosilífera denominada Tranquera Blanca, y describen para ésta y para Cerro Zeballos un nuevo gliptodonte asignado tentativamente a la subfamilia Propalaeohoplophorinae. Asimismo, estos autores correlacionan de manera preliminar ambas localidades basados en este gliptodonte en común y porque ambas unidades pertenecen al complejo sedimentario mioceno depositado sobre el complejo volcánico piroclástico del río Chubut medio (Aragón y Mazzoni, 1997).

### **Los Cingulata del noroeste de la Provincia del Chubut (Cuadro 1, 2 y 3)**

#### **Colonia Cushamen, Ñorquinco y Cushamen centro (Figs. 18.1, 18.2 y 18.3)**

Cazau (1980) menciona haber colectado entre la localidad Ñorquinco (Prov. de Río Negro) y Colonia Cushamen (Prov. del Chubut), un ejemplar de *Eucinepeltus*. Este espécimen no se ubicó en ningún repositorio.

**Cerro Zeballos (Fig. 18.4)**

Nuevo registro: Peltephilidae gen. et sp. indet., *Stenotatus* sp. nov., *Prozaedyus* sp. nov. y Glyptodontidae **gen. et sp. nov.**

**Cañadón del Loco (Fig. 18.5)**

Volkheimer (1964) y Volkheimer y Lage (1981) mencionan en la localidad restos de *Propalaeophlophorus* sp. Estos especímenes no se ubicaron en ningún repositorio.

**Aguada Escondida (Fig. 18.6)**

Nuevo registro: *Stenotatus* sp. y Glyptodontidae gen. et sp. indet.

**Cañadón Comayo (Fig. 18.7)**

Nuevo registro: *Proeutatus* sp., *Stenotatus* sp. nov., *Prozaedyus* sp. nov. y Glyptodontidae gen. et sp. indet.

**Piedra Parada (Fig. 17.8)**

Nuevo registro: Glyptodontidae gen. et sp. indet.

**Tranquera Blanca (Fig. 17.9)**

Nuevo registro: *Stenotatus* sp., *Prozaedyus* sp. nov. y Glyptodontidae **gen. et sp. nov.**



**Figura 18. 1, Colonia Cushamen; 2, Ñorquinco; 3, Cushamen centro; 4, Cerro Zeballos; 5, Cañadón del Loco; 6, Aguada Escondida; 7, Cañadón Comayo; 8, Piedra Parada; 9, Tranquera Blanca.**

#### **Arroyo El Pedregoso (Fm. El Pedregoso) (Fig. 19.2)**

González (1967; 1978) reconoce formalmente en el área una secuencia sedimentaria formada por dos formaciones consecutivas, Fm. Río Mayo y Fm. Pedregoso. Posteriormente, Dal Molin y Franchi (1996) reinterpretan la estratigrafía de las sedimentitas terciarias del área y revisan los trabajos de González (1967; 1978). Estos autores reconocen en el área cuatro formaciones consecutivas, Fm. Río Frías, Fm. Pedregoso, Fm. Río Mayo y Fm. Chalía, ofreciendo un perfil estratigráfico detallado de las tres últimas (Dal Molin y Franchi, 1996: Fig. 2). Por último, Franchi *et al.* (in prep., in De Iulio *et al.* 2008) indican que la Formación Arroyo Pedregoso está datada por el método  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  en 12.2 Ma. Según la IGTSC (2009) la Fm. Arroyo Pedregoso se ubicaría en el Mioceno medio tardío (Serravalliano, 11.6 a 13.8).

El único cingulado de esta localidad es *Palaehoplophoroides rothi* de Scillato-Yané y Carlini (1998).

### 4.3.3 Localidades de la Provincia de Río Negro (Cuadro 1, 2 y 3)

#### **Cerro Castillo (=El Castillo, Ea. Riffo) (Fig. 17.6)**

Registro confirmado: *Vetelia* sp. y *Eonaucum colloncuranum* (= *Eonaucum informis*) (Scillato-Yané y Carlini, 1998; González *et al.*, 2007).

#### **Cerro Mesa (Fig. 17.7)**

Registro confirmado: *Eonaucum colloncuranum* (= *Eonaucum informis*) (Scillato-Yané y Carlini, 1998).

#### **Ingeniero Jacobacci (Prov. Río Negro) (Fig. 17.8)**

Scillato-Yané y Carlini (1998) mencionan *Eonaucum colloncuranum* (= *Eonaucum informis*). En la colección del MACN hay ejemplares donados por Casamiquela en 1949 (*in schedula*) asignables a *Eonaucum informis*.

Registro confirmado: *Eonaucum colloncuranum* (= *Eonaucum informis*).

#### **Canteras María Isabel y 27 de Setiembre (Prov. de Río Negro) (Fig. 17.9)**

Pascual *et al.* (1984) mencionan un Peltephilidae gen. et sp. indet., dato tomado de Casamiquela (1963), pero el espécimen en cuestión no pudo localizarse.

## **CAPÍTULO 5. CONTEXTO PALEOAMBIENTAL GENERAL DE LAS EDADES ANALIZADAS**

Recientemente, Ortiz-Jaureguizar y Cladera (2006) han realizado una síntesis y actualización del conocimiento acerca de la evolución paleoambiental del Cenozoico del extremo Sur de Sudamérica. En este trabajo incluyen aspectos geológicos, botánicos y aquéllos relacionados con los tipos de alimentación de los mamíferos registrados.

Si bien no es el objetivo de esta Tesis, se menciona brevemente el contexto paleoambiental general de cada una de las “Edades-mamífero” analizadas, tomados de Ortiz-Jaureguizar y Cladera (2006, y bibliografía allí citada) y se realizan algunos comentarios que se desprenden de los grupos de cingulados aquí estudiados y registrados durante dichas edades.

### **5.1 “Edad-mamífero” Santacrucense (Mioceno temprano tardío)**

Durante esta última parte del Mioceno temprano se registra un intenso volcanismo en la región central y austral de Patagonia, que introduce a la atmósfera grandes cantidades de ceniza volcánica, que origina los diferentes afloramientos tobáceos de Patagonia austral. En este lapso se instala en Patagonia una estacionalidad marcada. Los niveles del mar eran bajos y las temperaturas se mantienen constantes al menos hasta la parte más tardía del Mioceno temprano. Los elementos vegetacionales tropicales se expanden hacia el Sur de Patagonia.

La distribución de los tipos tróficos de mamíferos indica que durante este periodo existe un balance entre pastizales y bosques, representado por una sabana arbolada. La presencia de primates platirinos señala condiciones más cálidas y ambientes boscosos bien desarrollados. Asimismo, la presencia de roedores y marsupiales fosoriales sugiere también la

existencia de eventos climáticos secos o ambientes complejos, representados por depósitos de dunas que invaden áreas altas húmedas y boscosas.

En este contexto, la gran diversidad de armadillos registrados durante el Santacrucense, específicamente aquella de la Formación Santa Cruz (14 especies), es similar a la que se registra actualmente en la provincia biogeográfica Chaqueña. Al mismo tiempo, esta diversidad está de acuerdo con la presencia de ambientes de vegetación abierta en condiciones relativamente secas (Vizcaíno *et al.*, 2006). Otro elemento que sustenta la idea de ambientes abiertos es la gran diversidad de Dasypodidae Eutatini (ocho especies), que son armadillos con mucha pilosidad y con toda probabilidad propios de estos ambientes (Carlini *et al.*, 2005a).

## **5.2 “Edad-mamífero” Friasense (Mioceno medio temprano- medio tardío)**

Durante el inicio del Mioceno medio, los paisajes del extremo Sur de Sudamérica comenzaron a ser dominados por los procesos que llevaron a la configuración actual del cinturón tectónico Andino. Asimismo, se inicia una serie de tres transgresiones marinas atlánticas informalmente denominadas “Mar Paranaense”. Estudios paleoclimáticos indican un “óptimo climático” durante el Mioceno medio. En esta etapa concluye la elevación de la cordillera de los Andes y concomitantemente esta barrera limita el paso de los vientos húmedos del Pacífico, lo cual conduce a las primeras etapas en la diferenciación de las dos subregiones biogeográficas representadas en la actualidad en el Sur de Sudamérica: Patagónica y Subantártica. En el Mioceno medio se encuentra una vegetación xérica bien desarrollada en el Este y centro de Patagonia y durante el Mioceno tardío se desarrolla en la mayor parte de Patagonia una vegetación de ambientes abiertos y áridos.

La fauna de mamíferos de este periodo se desarrolla bajo la influencia del poco profundo y cálido “Mar Paranaense”. En relación a la composición de tipos alimentarios de la

fauna anterior, los de este periodo indican el cambio de una sabana arbolada por pastizales y ambientes de estepa, directamente relacionados con el desarrollo de la orogenia andina mencionada. No obstante, la presencia de primates indica la persistencia, en algunas regiones del noroeste de Patagonia, de climas cálidos y ambientes boscosos.

Durante el Mioceno medio tardío, las faunas de mamíferos de Patagonia muestran los efectos de los cambios climáticos producidos fundamentalmente por la elevación de los Andes, cambios que influyeron en los primeros estadios evolutivos de mamíferos de ambientes más secos y más fríos, propios de las extensas pampas que se expandirán durante el resto del Mioceno. La mayoría de los mamíferos relacionados con bosques subtropicales se extinguen, disminuye su registro o están ausentes en Patagonia.

En el Mioceno medio temprano se registran por última vez los Dasypodidae Stegotheriini (*Stegotherium* sp. 1), que son los armadillos más insectívoros conocidos, así como también desaparecen del registro los Glyptodontidae Propalaehoplophorinae. Por otro lado, durante el Mioceno medio tardío aparecen por primera vez los gliptodontes Palaehoplophorini (*Palaehoplophorus meridionalis* y *Palaehoplophoroides rothi*), de mayor tamaño que los Propalaehoplophorinae santacrucenses, que también indicarían ambientes más abiertos.

## CAPÍTULO 6. DISCUSIÓN

### 6.1 Discusión de los resultados sistemáticos

La historia taxonómica de los cingulados del Mioceno temprano y medio de Patagonia (y sobre todo de aquéllos del Mioceno temprano) está marcada desde sus inicios por una serie de problemas metodológicos debidos a la forma de trabajo propia de la ciencia paleontológica de la época (fines del siglo XIX y principios del siglo XX), fundamentalmente en cuanto a descripciones de taxones sin caracteres claramente diagnósticos (descripción y diagnosis están fusionadas confusamente) y publicaciones originales sin ilustraciones de materiales tipo y sin números de colección.

Esta historia se inicia con la descripción de numerosas especies de cingulados santacrucenses, muchas de las cuales fueron reconocidas de manera preliminar por Ameghino (1887) y de manera más detallada dos años después, también por Ameghino (1889); entre ambos trabajos citados mediaron una serie de episodios conflictivos de índole personal, los cuales condujeron a que no haya certeza en cuanto a la identificación de los tipos de las especies en cuestión.

La primera revisión extensa integral de los cingulados del Mioceno de Patagonia es la de Scott (1903); sin embargo, este autor solamente revisó los cingulados santacrucenses y consideró como tipos los especímenes de la colección privada de Ameghino que, como se menciona en el Capítulo 3, en muchos casos en realidad no eran tipos. Dado que, por un lado Scott (1903) asignó nuevos especímenes a las especies descritas por F. Ameghino en el periodo (1887-1898) y que en ocasiones incurrió involuntariamente en identificaciones erróneas, y por otro que más tarde la obra de Scott (1903) se convirtió en un trabajo de referencia y sus materiales asignados fueron el paradigma de muchas de las especies, se han generalizados numerosas hipótesis taxonómicas erróneas.

Posteriormente hay una revisión taxonómica integral de un grupo de cingulados, específicamente de los Peltephilidae, realizada por Bordas (1936; 1938), pero con algunos errores en cuanto a la identificación de materiales tipo y acerca de las determinaciones en general. Más tarde se realizaron además dos catálogos, uno de los Dasypodidae y Peltephilidae fósiles de Argentina de Scillato-Yané (1980) y un catálogo de todos los vertebrados fósiles de Sudamérica (incluye todos los cingulados) de Mones (1986). En ambos se identifican las especies tipo y algunos materiales tipo, y particularmente Scillato-Yané (1980) ofrece listados sinonímicos a nivel general. A base de estos trabajos, se realizó el listado preliminar de taxones de Edad Santacrucense y “Friasense” considerados válidos al momento de iniciar esta Tesis Doctoral.

Las especies de cingulados consideradas válidas al inicio de esta Tesis se distribuyen en siete especies de Peltephilidae, dos de Stegotheriini (Dasypodidae), nueve de Eutatini (Dasypodidae), seis de Euphractini (Dasypodidae), 12 de Propalaeohoplophorinae (Glyptodontidae) y dos de Palaehoplophorini (Glyptodontidae). En el transcurso de esta Tesis se describieron dos especies más de Stegotheriini y se citó para el Santacrucense una especie de Stegotheriini anteriormente registrada para el Colhuehuapense, lo que suma en total 41 especies de cingulados para ambas edades. De las 41 especies, 34 fueron descriptas a base de materiales tipo de localidades fosilíferas de Edad Santacrucense, seis a base de ejemplares provenientes de localidades de Edad “Friasense” y una a base de ejemplares de Edad Colhuehuapense.

Posteriormente al año 1904, y solamente a partir de 1979, se han descripto cuatro especies de Dasypodidae (un Eutatini, un Euphractini y dos Stegotheriini) y dos especies de Glyptodontidae (un Palaehoplophorini y un Propalaeohoplophorinae) para las edades Santacrucense y “Friasense”. Es decir que de 41 especies descriptas, 35 lo fueron antes de 1905.

Luego de la revisión de la taxonomía alfa de los cingulados mencionados, el autor de esta Tesis reconoce como válidas cuatro especies de Peltephilidae: *Peltephilus strepens*, *Peltephilus pumilus*, *Peltephilus giganteus* y *Epipeltephilus recurvus*; cuatro de Stegotheriini (Dasypodidae): *Stegotherium tessellatum*, *Stegotherium variegatum*, *Stegotherium tauberi* y *Stegotherium notohippidensis*; ocho de Eutatini (Dasypodidae): *Stenotatus patagonicus*, *Stenotatus hesternus*, *Stenotatus planus*, *Proeutatus oenophorum*, *Proeutatus lagena*, *Proeutatus deleo*, *Proeutatus carinatus* y *Paraeutatus distans*; cuatro de Euphractini (Dasypodidae): *Prozaedyus proximus*, *Prozaedyus exilis*, *Vetelia puncta* y *Vetelia perforata*; siete de Propalaehoplophorinae (Glyptodontidae): *Propalaehoplophorus australis*, *Propalaehoplophorus minus*, *Cochlops muricatus*, “*Cochlops*” *debilis*, *Eucinepeltus petesatus*, “*Metopotoxus*” *laevatus* y *Eonaucum informis* **n. comb** ; y dos de Palaehoplophorini (Glyptodontidae): *Palaehoplophorus meridionalis* y *Palaehoplophoroides rothi*.

En total son 29 especies válidas, que discriminadas entre las edades para las que fueron originalmente descritas se distribuyen de la siguiente manera: una para la Edad Colhuehuapense (*Stegotherium variegatum*); 24 para la Edad Santacrucense; cinco para la Edad “Friasense”, particularmente , una de ellas para el Colloncureense (*Eonaucum informis*) y tres para el Mayoense (*Epipeltephilus recurvus*, *Palaehoplophorus meridionalis* y *Palaehoplophoroides rothi*); por último, una para la Edad Chasiquense (*Vetelia perforata*).

De las 12 especies restantes, 11 son consideradas *nomen dubium*, es decir que nuevos estudios o materiales podrían aclarar su situación taxonómica, y la restante (*Eucinepeltus informis*) se incluye en el género *Eonaucum*, como una nueva combinación: *Eonaucum informis* **n. comb**.

Además, ocho especies que eran consideradas sinónimos de otras se reconocieron en realidad como *nomen vanum*, de modo que deja de tener vigencia dicho estatus de sinónimo; por lo tanto, esos nombres ya no se encuentran disponibles.

A las 29 especies consideradas válidas, se agrega en esta Tesis una especie nueva de Stegotheriini (*Stegotherium* **sp. nov.**) para el “Pinturense”, así como una de Eutatini (*Stenotatus* **sp. nov.**), una de Euphractini (*Prozaedyus* **sp. nov.**) y un género y especie nuevos de Glyptodontidae (Glyptodontidae **gen. et sp. nov.**), estos últimos tres taxones para el mioceno del noroeste de la Provincia del Chubut.

Se realizó por primera vez una diagnosis formal para seis de los 14 géneros considerados válidos, se enmendó la diagnosis de uno de ellos y seis géneros contaban con una diagnosis o caracterización original adecuada. *Palaehoplophorus* es el único género que no se diagnosticó por no considerarse imprescindible para la correcta identificación de la única especie analizada.

Las 23 especies consideradas válidas y descritas antes de 1905 contaban con una caracterización original o definición como para ser consideradas válidas (ICZN, art. 12), pero no con una diagnosis como la sugerida por el ICZN (Art. 13) para las especies descritas luego de 1930. Por lo tanto, en los casos en que las definiciones eran adecuadas o la situación sistemática era sumamente compleja no se realizó una diagnosis (*Palaehoplophorus meridionalis*, “*Metopotoxus*” *anceps* y “*Cochlops*” *debilis*); pero la mayoría carecía de definiciones originales adecuadas (*i.e.*, caracteres claramente diagnósticos), de modo que se elaboraron por primera vez diagnosis para dichas especies (20 especies).

De las seis especies restantes consideradas válidas y descritas luego de 1905, sólo una contaba con una diagnosis adecuada, por lo tanto se enmendó la diagnosis para las cinco especies restantes.

Se realizaron listados sinónimos para las 29 especies válidas, para las 11 consideradas *nomen dubium* y las ocho identificadas como *nomen vanum*. Los listados sinónimos más actualizados son realmente antiguos y datan de 1903 (Scott, 1903) y aquél ofrecido por Bordas (1936 y 1938) para los Peltephilidae; Scillato-Yané (1980) realiza un listado sinónimo a nivel general de Dasypodidae y Peltephilidae de Argentina. En la

elaboración de dichos listados sinonímicos, que incluyen tanto la historia taxonómica del taxón en cuestión como los sinónimos propiamente dichos, se identifican numerosas grafías incorrectas y nuevas sinonimias; se incluyen, además, las menciones más destacadas y varios comentarios acerca de las grafías (Matthews , 1973).

El proceso de tipificación es básico para la nomenclatura, en este caso zoológica (ICZN, Art. 61). Para 14 de las 29 especies válidas, los materiales tipo están correctamente identificados y para otras cuatro se identifican en esta Tesis. Los restantes once (todos de los trabajos de Ameghino de 1887 y 1889, se identifican las probables series tipo, aunque como se menciona a lo largo de la Tesis, la identificación certera es sumamente complicada. Si bien no se designan lectotipos o neotipos para estos últimos casos, sobre todo por considerar que éste no debe ser un acto unilateral (ICZN, recomendación 75B), se indican los especímenes que reúnen las condiciones para ser tomados en cuenta como candidatos a neotipos en futuros trabajos del autor.

Como se desprende del Capítulo 3 (Sistemática), la descripción anatómica de las especies consideradas válidas, hasta la realización de esta Tesis Doctoral, padecía de un problema metodológico básico, a saber: solamente en contados casos los autores hacen referencia a número de colección de los especímenes a base de los cuales realizan las observaciones. Este problema metodológico conduce a que en muchos casos no se puedan contrastar las observaciones realizadas. Para subsanar este déficit, en primer lugar se intentó identificar dichos especímenes y, en segundo lugar, asociar a ellos las descripciones antiguas. Esto permitió aceptar o rechazar numerosas observaciones anatómicas de autores previos.

Numerosos especímenes no pudieron identificarse a nivel específico, otros ni siquiera a nivel genérico. Sin embargo, se incluyeron en el Capítulo 3 (Paleontología Sistemática) porque son aportes a la distribución estratigráfica del nivel taxonómico correspondiente o porque futuros hallazgos y/o estudios podrían arrojar luz acerca de su identidad. Se destaca que todos aquéllos incluidos por ejemplo en *Proeutatus* sp. o *Propalaehoplophorinae* gen. et

sp. indet. no corresponden al mismo taxón, sino que se incluyeron en el mismo grupo por fines prácticos, dada la cantidad de especímenes en cuestión.

En síntesis, se cuenta ahora con un estudio taxonómico de base de los cingulados de las edades Santacrucense y “Friasense” que incluye materiales tipo, diagnosis, listados sinónimos detallados, materiales referidos, descripciones anatómicas y procedencias geográficas y estratigráficas. Un análisis de esta clase, un estudio de la taxonomía alfa, es decir la delimitación, descripción e ilustración de las especies (Mayr, 1969), es aún necesario para todos los grupos de xenartros (Gaudin y McDonald, 2008). Esta clase de estudios, es el paso primero e imprescindible para la realización de trabajos posteriores de anatomía comparada, distribución y ecología de cualquier grupo de organismos (Mayr, 1971), en este caso armadillos y gliptodontes fósiles.

## **6.2 Discusión de los resultados bioestratigráficos**

### **“Edad-mamífero” Colhuehuapense**

#### **Fauna colhuehuapense de Formación Sarmiento y valle del Río Chubut**

Si bien el análisis de estas faunas escapa a los objetivos de la Tesis, se ofrece una reseña de los cingulados registrados con breves consideraciones, necesaria para contextualizar las faunas incluidas en el Plan de trabajo.

La fauna colhuehuapense (=“capas con *Colpodon*” o “Trelewense” de Ameghino, 1902b y Kraglievich, 1930) se registra en los niveles superiores de la Fm Sarmiento aflorante en Gran Barranca Sur del Lago Colhue Huapi (Prov. del Chubut) datados en 18.281-18.781 Ma (Carlini *et al.*, 2005a; Madden *et al.*, 2005) y en el valle del Río Chubut frente a Gaiman (Bordas, 1939; Kraglievich, 1930; Simpson, 1935; Marshall *et al.*, 1983). Las dataciones absolutas ubican a los estratos portadores de esta fauna en el Mioceno temprano tardío, específicamente en el Burdigaliano (20.4 Ma -16.0 Ma) (IGTSC, 2009).

El registro de cingulados para la fauna colhuehuapense incluye los armadillos Eutatini (*Stenotatus centralis*, *Proeutatus postpunctum*, *Proeutatus* aff. *P. lagena*), Euphractini (*Prozaedyus humilis*), Stegotheriini (*Stegotherium variegatum*), Astegotheriini (*Pseudostegotherium glangeaudi*), Peltephilidae (*Peltephilus granosus*, *Peltecoelus praelucens* y *Parapeltecoelus pattersoni*) y gliptodontes Propalaehoplophorinae (*Propalaehoplophorus bilineatus*, *Propalaehoplophorus* aff. *P. exilis* y *Propalaehoplophorus* sp.) (Ameghino, 1902b; Bordas, 1938; 1939; Vizcaíno, 1994). Recientemente, Carlini *et al.* (2005b) y Fernicola (2008) agregan a este listado *Prozaedyus* cf. *P. humilis*, *Proeutatus oenophorum*, *Proeutatus* cf. *P. robustus*, *Propalaehoplophorinae* gen. et sp. indet., *Peltephilidae* gen. et sp. indet., *Stegotherium pascuali* y *Stegotherium caroloameghinoi*.

La mayoría de estas especies no han sido objeto de una revisión actualizada; sin embargo, de acuerdo a la revisión sistemática realizada en esta Tesis, *Proeutatus* aff. *P. lagena*, *Proeutatus oenophorum*, *Proeutatus* cf. *P. robustus*, *Propalaehoplophorus* aff. *P. exilis*, *Propalaehoplophorus* sp. y *Propalaehoplophorus bilineatus*, deberían reasignarse a *Stegotherium* sp., *Proeutatus* sp. y *Propalaehoplophorinae* gen. et sp. indet., respectivamente.

Si se concediera tal reasignación, la única especie que se registra con certeza en esta fauna y la fauna más antigua analizada en esta Tesis, la fauna “pinturense” de Fm. Pinturas, es *Stegotherium variegatum* presente en la secuencia inferior y media, lo que podría indicar cierta afinidad entre las faunas registradas en ambas localidades, aunque por el momento es la única especie informativa. Se destaca que no hay, por el momento, otra especie de cingulado en común con alguna fauna posterior.

## **“Edad-mamífero” Santacrucense**

### **Fauna “pinturense” de Formación Sarmiento**

Esta fauna de cingulados es dada a conocer por Carlini *et al.* (2005a) y los estratos portadores corresponden a los niveles más altos de Formación Sarmiento en Gran Barranca

(Prov. del Chubut), por encima de los niveles donde se encuentra representada la fauna colhuehuapense.

El registro para la fauna de cingulados pinturenses en Gran Barranca incluye *Stegotherium variegatum*, *Stegotherium tessellatum*, *Proeutatus oenophorum*, *Stenotatus* cf. *S. centralis*, *Prozaedyus* cf. *P. humilis* y *Propalaehoplophorinae* gen. et sp. indet. (Carlini *et al.*, 2005b). Al igual que lo indicado para los cingulados de la fauna colhuehuapense, *Stegotherium tessellatum* y *Proeutatus oenophorum* deberían reasignarse a *Stegotherium* sp. y *Proeutatus* sp.

Es decir, la única especie con certeza presente en común con la fauna “pinturense” de Fm. Pinturas es *Stegotherium variegatum*. Al igual que la fauna colhuehuapense, aún no se han registrado especies pinturenses de Gran Barranca en común con alguna fauna posterior.

### **Faunas “pinturense” y Santacrucesense (?) de Formación Pinturas**

Estas faunas se registran en la Fm. Pinturas, que aflora principalmente en el valle del río Pinturas (Prov. de Santa Cruz) y en los niveles superiores de Gran Barranca (Prov. de Chubut). Esta Formación está dividida en tres secuencias (inferior, media y superior) y las dataciones más modernas indican una edad máxima para la secuencia inferior de  $17.76 \pm 0.02$  Ma, en tanto para la secuencia media la edad máxima es de 16.43 Ma; la secuencia superior no está datada.

Para la zona, Los registros de cingulados previamente conocidos de viejas colecciones que aquí se confirman son Peltephilidae gen. et sp. indet., Peltephilidae sp. nov.?, *Proeutatus* sp., *Cochlops* sp. y *Propalaehoplophorinae* gen. et sp. indet., pero no cuentan con procedencia geográfica ni estratigráfica precisa.

Durante el desarrollo de esta Tesis se dio a conocer un listado preliminar de especies de la secuencia inferior y media de la Fm. Pinturas (González *et al.*, 2006), que incluye Peltephilidae gen. et sp. indet., *Stegotherium variegatum*, *Stegotherium* **sp. nov.**, *Proeutatus*

sp., *Stenotatus* sp. y Propalaeophlophorinae gen. et sp. indet. , agregándose ahora *Prozaedyus* sp. y *Vetelia puncta*.

Hasta la presente Tesis no se habían reportado cingulados para aquellas localidades asignadas a la secuencia superior de Fm. Pinturas (Ea. Los Toldos y Gobernador Gregores) y los taxones ahora registrados son *Proeutatus* sp., *Stenotatus* sp., *Prozaedyus* sp. y Propalaeophlophorinae gen. et sp. indet.

La especie *Stegotherium* **sp. nov.** es por ahora exclusiva de la secuencia inferior y media de la Fm. Pinturas, mientras que los registros de *Stegotherium variegatum* en ambas secuencias son los más modernos de la especie. *Stegotherium variegatum* también se registra en los niveles superiores de Gran Barranca (Colhuehuapense y fauna “Pinturense”) lo que indicaría una mayor afinidad de la fauna “pinturense” de la secuencia inferior y media de Fm. Pinturas con estas últimas.

Los registros de *Vetelia puncta* en la localidad Portezuelo Sumich Norte y Loma de Las Ranas, que representan respectivamente los niveles más bajos y los más altos de la secuencia media de la Fm. Pinturas, constituyen los más antiguos de esta especie también registrada en Fm. Santa Cruz y Fm. Río Frías.

Estos registros soportan de cierta manera lo propuesto a base del estudio de los roedores por Kramarz y Bellosi (2005), por un lado una “Asociación Pinturense” de la secuencia inferior y media de la Fm. Pinturas, con una especie colhuehuapense (*Stegotherium variegatum*), una especie exclusiva (*Stegotherium* **sp.nov.**) y una especie santacrucense y Friasense s.s. (*Vetelia puncta*).

La ausencia de Stegotheriini en la localidades de la secuencia superior de Fm. Pinturas, en contraposición a su gran abundancia en la mayoría de las localidades de la secuencia inferior y media, y en los niveles superiores de Gran Barranca, indicaría una afinidad mayor de la fauna de la secuencia superior con la fauna santacrucense que con la fauna “pinturense”.

## Fauna “notohippidense” de la Formación Santa Cruz

Esta fauna se encuentra en los niveles más bajos de la Fm. Santa Cruz que aflora en el suroeste de la Prov. de Santa Cruz. Los niveles inmediatamente suprayacentes están datados en una edad promedio de  $16.7 \pm 0.2$  Ma, por lo que se asume una mayor antigüedad para los niveles infrayacentes portadores de la fauna “notohippidense”.

Los cingulados que con certeza provienen del horizonte “Notohippidense” en su localidad clásica (Karaiken) son *Peltephilus* sp., *Prozaedyus* sp., *Vetelia puncta*, *Stenotatus* sp., *Stenotatus patagonicus*, *Proeutatus* sp. y Propalaeophlophorinae gen.et sp. indet.

Aquellos taxones procedentes de localidades tentativamente asignadas al “Notohippidense” (Cerro Centinela y Ea. La Josefina) incluyen *Stegotherium notohippidensis* y *Proeutatus* sp. González Ruiz y Scillato-Yané (2009) indican que *Stegotherium notohippidensis* una especie exclusiva de la fauna “Notohippidense”, pese a no haberse registrado aún en la localidad típica Karaiken. Esta especie se registra en Cerro Centinela donde la presencia de *Notohippus* sugiere que los estratos portadores serían correlacionables con los de Karaiken portadores del mismo taxón, pero no se los ha comparado litológica y estratigráficamente como para afirmar que sean los mismos niveles; por otro lado, en Ea. La Josefina, la presencia de *S. notohippidensis* sugiere que los estratos portadores serían correlacionables con los de Cerro Centinela, y por lo tanto indirectamente correlacionables con los de Karaiken portadores de *Notohippus*, pero asignados a unidades litoestratigráficas distintas por Marshall y Pascual (1977), por lo que nuevamente no se puede afirmar que sean los mismos niveles. Cabe destacar que González Ruiz y Scillato-Yané (2009) postularon la correlación entre Ea. La Josefina y Cerro Centinela, además a base de la presencia compartida de *Titanothentes simpsoni*; sin embargo, esta especie también está presente en sedimentos tentativamente asignados a la Fm Pinturas en La Cañada (Rae *et al.*, 1996), aunque en esta última localidad aún no se han registrado cingulados.

Los taxones registrados en el horizonte “notohippidense” no indican una diferencia

como lo propuesto por Abello (2007), cuando sugiere que la asociación de marsupiales del “Notohippidense” es diferente de aquella del Santacrucense “típico” y en menor medida del “Pintureense”. Si bien el registro de *S. notohippidensis* por ahora es exclusivo de dos localidades tentativamente incluidas en el “Notohippidense”, no es evidencia suficiente como para indicar diferencias significativas.

### **Fauna santacrucense “típica” o s.s. de Formación Santa Cruz**

Esta fauna tipifica la Edad Santacrucense y se registra en la Fm. Santa Cruz, la cual aflora en diversas localidades de la Prov. de Santa Cruz, específicamente en las barrancas de la costa atlántica, desde la desembocadura del río Chico hasta la desembocadura del río Gallegos y, en el interior del continente, en las barrancas de los ríos Shehuen (=Chalía) y Santa Cruz.

Como se destaca, en esta Tesis se consideran representantes de la Fauna santacrucense s.s. o típica al conjunto de cingulados registrados en aquellas localidades ubicadas entre las rias de los ríos Coyle y Gallegos, debido a que de estos afloramientos de Fm Santa Cruz proviene la mayoría de los especímenes con procedencia estratigráfica y ya se han realizado diversos estudios litoestratigráficos y bioestratigráficos previos. De acuerdo al concepto de fauna aquí utilizado (Woodburne, 2004), estudios posteriores permitirán ampliar, o no, los límites de la fauna santacrucense s.s.

La datación absoluta más reciente realizada en Fm. Santa Cruz en la región acotada, para la toba inferior (KAN 2=?NF6) en Killik Aike Norte, arrojó una serie de edades  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$   $16.45 \pm 0.14$ ,  $16.5 \pm 0.2$  y  $16.5 \pm 0.3$  Ma (Tejedor *et al.*, 2006), que la posicionan en el Mioceno temprano tardío.

La Fm. Santa Cruz, en esta región se divide en dos miembros (Tauber, 1994). De acuerdo a la revisión realizada en esta Tesis, en el Miembro Estancia La Costa (inferior) se registran los armadillos *Peltephilus pumilus*, *Peltephilus* sp., *Stegotherium tauberi*, *Stenotatus*

sp., *Stenotatus patagonicus*, *Stenotatus hesternus*, *Proeutatus oenophorum*, *Proeutatus lagena*, *Proeutatus* cf. *P. deleo* (non vide), *Proeutatus* sp., *Prozaedyus proximus*, *Prozaedyus exilis*, *Prozaedyus* sp., *Vetelia puncta* (non vide) y los gliptodontes *Propalaeohoplophorus australis* *Propalaeohoplophorus minus*, *Propalaeohoplophorus* sp., *Eucinepeltus petesatus*, *Cochlops muricatus* y *Propalaeohoplophorinae* gen. et sp. indet.; Mientras que en el Miembro Estancia Angelina (superior) se identificaron los armadillos *Stegotherium tauberi*, *Prozaedyus exilis* (non vide), *Proeutatus oenophorum*, *Proeutatus* sp. y los gliptodontes *Eucinepeltus petesatus* y *Propalaeohoplophorinae* gen. et sp. indet.

De acuerdo al registro de cingulados, no se observan diferencias en cuanto a la composición taxonómica entre ambos miembros. En este sentido, Kay *et al.* (2008) destacan que la existencia de diferencias faunística entre la sección norte y sur de la Fm. Santa Cruz de la costa atlántica propuesta por Tauber (1994; 1997a) como consecuencia de un deterioro climático y la relación de la sección más joven con el “Friasense”, es aún discutida debido principalmente a que A. Tauber en sus estudios solamente incluye especímenes colectados por él, entonces sus conclusiones podrían estar sesgadas por el muestreo (Kay *et al.*, 2008). Sumado a esto, el mismo Tauber (1997a) destaca que el Miembro Estancia Angelina aflora en sitios inaccesibles por lo que no ha sido tan intensamente explotado en busca de fósiles.

Las especies que por el momento son exclusivas de la fauna santacrucense *s.s.* acotada a los miembros Estancia La Costa y Estancia Angelina de Fm. Santa Cruz en la costa atlántica son *Stegotherium tauberi*, *Stenotatus hesternus* y “*Cochlops debilis*”, aunque solamente *S. tauberi* se registra en ambos miembros.

En la fauna santacrucense *s.s.* no se ha registrado ninguna especie Colhuehuapense, a diferencia de lo ocurrido para la fauna “pinturense” de Fm. Pinturas en donde se registran abundantes restos de *Stegotherium variegatum*. Por otro lado, solo se registran exclusivamente gliptodontes *Propalaeohoplophorinae*, a diferencia de la fauna colloncureense de Fm. Collón Curá en donde se registran probables gliptodontes *Hoplophorinae*.

## Otras localidades de Formación Santa Cruz

Las localidades con mamíferos procedentes de la Fm. Santa Cruz son numerosas en la costa atlántica y en el interior de la Provincia de Santa Cruz, y muchas de ellas probablemente representen varios sitios fosilíferos (río Shehuen o Chalia, “barrancas del río Santa Cruz”, Monte Observación, Monte León).

Las dataciones absolutas más recientes realizadas en Monte León y Monte Observación arrojaron una edad máxima de  $16.16 \pm 0.27$  y una mínima de  $15.59 \pm 0.59$  Ma (Fleagle *et al.*, 1995). Otras dataciones obtenidas caen dentro del rango anteriormente mencionado (Bown y Fleagle, 1993;); sin embargo, no se han datado los niveles superiores de esta formación. Estas dos localidades se ubican en el Mioceno temprano tardío.

Las especies de cingulados que se han registrado exclusivamente en localidades de Fm. Santa Cruz (no incluidas en la fauna “notohippidense” ni santacrucense *s.s.* anteriormente descripta) y cuyos estratos portadores no se han correlacionado aun con aquellos definidos por Tauber (1994) son *Stegotherium tessellatum*, *Proeutatus carinatus*, *Paraeutatus distans*, *Peltephilus strepens* y *Peltephilus giganteus*. Los cingulados en común con la fauna de cingulados santacrucense *s.s.* son *Prozaedyus proximus*, *Prozaedyus exilis*, *Vetelia puncta*, *Stenotatus patagonicus*, *Proeutatus lagena*, *Proeutatus deleo*, *Peltephilus pumilus*, *Propalaehoplophorus australis*, *Propalaehoplophorus minus*, *Cochlops muricatus* y *Eucinepeltus petesatus*. Además, se destaca que numerosos restos asignados a *Prozaedyus* sp., *Stenotatus* sp., *Peltephilus* sp., *Proeutatus* sp., *Propalaehoplophorus* sp. y *Propalaehoplophorinae* gen. et sp. indet. provienen de diferentes localidades y sin datos estratigráficos, a excepción del nombre formacional.

## Comentarios acerca de la diversidad de cingulados de Formación Santa Cruz

Si consideramos todas las especies válidas de cingulados registrados en Fm. Santa

Cruz, es evidente el mayor número de especies de cingulados en relación a las otras formaciones y sus respectivas faunas analizadas en esta Tesis, además de varios *nomen dubium* que podrían resultar válidos como resultado de futuros estudios.

Los armadillos considerados válidos son *Stegotherium tessellatum*, *Stegotherium tauberi*, *Stegotherium notohippidensis*, *Prozadyus proximus*, *Prozaedyus exilis*, *Vetelia puncta*, *Stenotatus patagonicus*, *Stenotatus hesternus*, *Proeutatus oenophorum*, *Proeutatus lagena*, *Proeutatus deleo*, *Proeutatus carinatus*, *Paraeutatus distans*, *Peltephilus strepens*, *Peltephilus pumilus*, *Peltephilus giganteus*; mientras que los gliptodontes incluyen *Propalaehoplophorus australis*, *Propalaehoplophorus minus*, *Chochlops muricatus*, “*Cochlops*” *debilis* y *Eucinepeltus petesatus*. En total hay 22 especies formalmente descritas, de las cuales 18 solo se registran en esta formación: *Stegotherium tessellatum*, *Stegotherium tauberi*, *Prozadyus proximus*, *Prozaedyus exilis*, *Stenotatus hesternus*, *Proeutatus oenophorum*, *Proeutatus lagena*, *Proeutatus deleo*, *Proeutatus carinatus*, *Paraeutatus distans*, *Peltephilus strepens*, *Peltephilus pumilus*, *Peltephilus giganteus*, *Propalaehoplophorus australis*, *Propalaehoplophorus minus*, *Cochlops muricatus* y “*Cochlops*” *debilis*. Solamente *Vetelia puncta* y *Eucinepeltus petesatus* se registran además en localidades no asignadas a Fm. Santa Cruz.

Si bien no es el objetivo de esta Tesis analizar la diversidad, se pueden realizar una serie de consideraciones que podrían arrojar luz acerca de la mayor cantidad de especies conocidas, a saber: a) estas localidades fosilíferas han sido explotadas intensivamente desde fines del siglo XIX hasta la actualidad y la Fm. Santa Cruz es una de las unidades fosilíferas más ricas de Sudamérica; b) muchas de las especies están descritas a base de materiales de localidades de Fm. Santa Cruz y, dado lo complejo de la situación de los materiales tipo, se dificulta la asignación de especímenes nuevos (*e.g.*, otras faunas procedentes en otras formaciones) a dichas especies, lo que reduce la diversidad en estas últimas. Por ejemplo, los Propalaehoplophorinae de las demás faunas están mayormente representados por

osteodermos, lo que dificulta su identificación (incluso genérica).

### **Santacrucense (?) de Cerro Boleadoras, La Olguita y La Porteña**

Aquí se incluye una localidad que pertenece al Grupo Río Zeballos (Cerro Boleadoras) y otras dos con especies de cingulados en común (La Olguita y La Porteña) que podrían pertenecer al Grupo Río Zeballos. No hay dataciones absolutas disponibles de ninguna de las localidades y las correlaciones se basan exclusivamente en el registro de mamíferos fósiles.

En la localidad Cerro Boleadoras se registran los dasipódidos, *Stenotatus planus* y *Vetelia puncta*. Para La Olguita y La Porteña, González *et al.* (2005) han dado a conocer Peltephilidae gen. et sp. indet., *Stegotherium* sp. 2, *Proeutatus* sp., *Stenotatus* sp., *Stenotatus planus*, *Prozaedyus* sp., *Vetelia puncta*, *Eucinepeltus petesatus* y Propalaehoplophorinae gen. et sp. indet.

La especie *Stenotatus planus* es exclusiva de Cerro Boleadoras y de las localidades La Olguita y La Porteña (Scillato-Yané y Carlini, 1998; González *et al.*, 2005). La presencia de *Stenotatus planus* y *Vetelia puncta* en estas tres localidades y la ausencia de *S. planus* en las demás localidades del Mioceno podría indicar una cierta relación entre ellas, tal como lo sugirieron González *et al.* (2005). Sin embargo, *Vetelia puncta* se ha registrado además en la Fm. Pinturas, Fm. Santa Cruz y Fm. Río Frías. Recientemente, Croft *et al.* (2009) dan a conocer un registro de *Stenotatus planus* en la localidad Cerdas, en Bolivia, que ubican en el lapso Mioceno temprano-Mioceno medio; por lo tanto, aún resta por analizar las relaciones biocronológicas entre estas faunas.

El registro de *Eucinepeltus petesatus* por ahora está limitado a La Olguita, La Porteña y varias localidades de Fm. Santa Cruz.

En cuanto a la edad relativa de esta fauna, Scillato-Yané y Carlini (1998) proponen un edad más joven que el Santacrucense “típico” y más antiguo que el Colloncureense; Bond (1994) no la diferencia del Santacrucense y Vucetich (1993) propone una edad no más antigua

que “Santacrucense alta” con una composición de roedores diferente al Santacrucense y al Colloncureense.

En cuanto al registro de cingulados, la presencia de *Eucinepeltus petesatus* en común con la fauna Santacrucense podría indicar alguna relación con los estratos portadores de esta fauna, mientras que el registro de dos especies exclusivas, *Stenotatus planus* y *Stegotherium* sp. 2, indicaría alguna diferencia entre ambas faunas. Los cingulados no proveen por ahora información para una ubicación más precisa dentro del Santacrucense.

### **Lago Pueyrredón**

En esta localidad se registran *Proeutatus* sp., “*Metopotoxus*” *anceps* y Propalaeohoplophorinae gen. et sp. indet. Los cingulados registrados son sumamente escasos para intentar alguna correlación bioestratigráfica, aunque justificarían su inclusión en el Santacrucense. Tampoco se cuentan con perfiles litoestratigráficos o datos geocronológicos que permitan correlacionar los niveles portadores de esta fauna .

### **Otras localidades**

Numerosas localidades no han podido ubicarse, ni siquiera tentativamente en relación a las faunas estudiadas, fundamentalmente por falta de estudios geocronológicos y litoestratigráficos. Además, los restos de cingulados son escasos o no han podido identificarse a nivel específico. A pesar de ello se incluyen tentativamente en el Santacrucense, fundamentalmente por datos de procedencia (*in schedula*) asociados a los especímenes. Estas localidades son Ea. Quien Sabe, Río Leona, Ea. La Flora, Ea. La Pluma, Ea. La Irenita, Ea. La Bajada, Arroyo Ecker y Arroyo Feo.

## “Edad-mamífero” Friasense

### Río Senguer

La fauna de esta localidad ha sido tradicionalmente ubicada en la Edad “Friasense”, con claras afinidades con la fauna santacrucense (Kraglievich, 1930; 1934; Bondesio *et al.*, 1980; Marshall y Salinas, 1990). No obstante, Vucetich *et al.* (1993) indican que las relaciones biocronológicas son más complejas, aunque no la ubican en ninguna secuencia; de esta manera, se mantiene su ubicación tradicional en el “Friasense”. Se destaca, además, que no hay dataciones absolutas ni perfiles estratigráficos de la localidad.

Los cingulados registrados son Stegotheriini gen. et sp. indet., *Proeutatus* sp. y Eutatini gen. et sp. indet. Los materiales son sumamente escasos y fragmentarios como para alcanzar alguna conclusión bioestratigráfica, máxime dada la ausencia de datos geogronológicos y litoestratigráficos.

### Fauna friasense s.s. de Formación Río Frías

Esta fauna proviene de los niveles fosilíferos aflorantes en Alto Río Cisnes (ex río Frías), República de Chile. El nivel fosilífero más bajo de la Formación Río Frías está datado en 16.5 Ma (Flynn y Swisher (1995), lo cual indica una superposición temporal con la Fm. Santa Cruz.

Los cingulados que se registran en esta localidad, también reconocidos en este trabajo, son *Proeutatus* sp., *Vetelia puncta* y Propalaehoplophorinae gen. et sp. indet. Se destaca que existe un listado preliminar de taxones ofrecido por Scillato-Yané *et al.* (1993) y realizado a base de nuevas colecciones, donde se cita Stegotheriini gen. et sp. nov., *Stenotatus* sp., *Proeutatus* sp., *Prozaedyus* sp., *Vetelia perforata*, y Propalaehoplophorinae gen. et sp. indet. Si bien dichos especímenes han sido depositados en el Museo Nacional de Historia Natural (Chile) (A. A. Carlini, com. pers., 2010) estos no han podido ubicarse (J. Bostelmann, com.

pers., 2010), y por lo tanto no se incluyen en la presente discusión ni en las tablas de distribución de taxones (excepto el *Stegotheriini*; ver más abajo).

No obstante el escaso registro de cingulados, la presencia de un *Stegotheriini* con rasgos más primitivos (Scillato-Yané *et al.*, 1993; Vizcaíno, 1994) que los de la fauna Santacrucense “típica” podría indicar una relación del Friasense *s.s.* con el Santacrucense temprano, tal como lo propuso Marshall (1990). Sin embargo, el registro es aún insuficiente para realizar mayores consideraciones bioestratigráficas, y los cingulados recuperados no permiten diferenciar esta fauna de otras de la Edad Santacrucense o “Friasense” temprana.

### **Fauna colloncurensis de Formación Collón Curá**

Los sedimentos portadores de estas faunas se encuentran en los afloramientos de la Fm. Collón Curá en las Provincias de Neuquén y Río Negro.

La datación absoluta más recientemente publicada de esta Formación es de 15.7 Ma; es decir, estos sedimentos son más jóvenes que los clásicos niveles de la Fm. Santa Cruz y de la Fm. Río Frías, portadores de las faunas santacrucense “típica” y friasense *s.s.*, respectivamente. Esta fauna es la primera de las estudiadas aquí cuyos sedimentos portadores tienen una edad correspondiente al Mioceno medio, mientras que las anteriores corresponden todas al Mioceno temprano.

La revisión de las especies de cingulados alguna vez citadas para esta fauna, así como de los nuevos especímenes, indica que las especies de armadillos presentes son *Peltephilus* sp., *Peltephilidae* gen. et sp. indet., *Stegotherium* sp. 1, Eutatini gen. et sp. indet., *Stenotatus* sp., *Proeutatus* sp., *Prozaedyus* sp. y *Vetelia* sp., y los gliptodontes *Eonaucum informis* **n. comb** y *Propalaehoplophorinae* gen. et sp. indet.

Como se observa, la mayoría de los ejemplares no pudieron identificarse a nivel específico. Esto responde a diversas causas, dependiendo del taxón en cuestión. Los especímenes de peltefilidos, del Euphractini *Vetelia* y del Eutatini *Stenotatus* son sumamente

escasos y es difícil observar caracteres claramente diagnósticos. El estado del conocimiento de los osteodermos de las especies santacrucenses de *Proeutatus* y de los Propalaehoplophorinae aún no permite identificaciones a nivel de especie (e incluso genérico en los Propalaehoplophorinae) a base de osteodermos.

A pesar de esto, están representados en esta fauna por última vez la mayoría de los géneros de dasipódidos que también se conocen en edades anteriores (Colhuehuapense y Santacrucense): *Peltephilus*, *Stegotherium*, *Stenotatus*, *Proeutatus* y *Prozaedyus*. El género *Vetelia* se registra en edades más modernas (*i.e.*, Chasiquense y Huayqueriense).

También se registran por última vez los gliptodontes Propalaehoplophorinae. El gliptodonte *Eonaucum informis*, es particular dado que puede considerarse el más primitivo Hoplophorini (=Scleroclayptini) o el más avanzado Propalaehoplophorinae (Scillato-Yané y Carlini, 1998; Zurita, 2007). Por otro lado, Fernicola (2008) considera a los Hoplophorinae un grupo no natural. En esta Tesis, dadas las incertidumbres previamente planteadas, se considera a *Eonaucum* como un Glyptodontidae incertae sedis hasta que futuros estudios permitan ubicarlo en un esquema filogenético. Se recuerda que los Hoplophorini se registran por primera vez con seguridad en el Mioceno tardío, durante el Chasiquense. La incertidumbre en cuanto a la ubicación de *Eonaucum informis* **n. comb.** se relaciona con el comienzo de la aparición de linajes de gliptodontes más modernos durante el Mioceno medio.

Por el momento, las especies exclusivas de esta fauna son *Stegotherium* sp. 1 y *Eonaucum informis* **n. comb.**

Los registros de los cingulados apoyan las hipótesis biocronológicas previas, que indican una mayor afinidad de los mamíferos colloncurenses con aquéllos anteriores colhuehuapenses y santacrucenses que con los posteriores mayoenses y chasiquenses (Bond, 1993; Vucetich *et al.*, 1993; Scillato-Yané y Carlini, 1998).

## Localidades miocenas de la Provincia de Río Negro

En tres localidades fosilíferas se han recuperado restos de *Eonaucum informis* n. comb. (Cerro Castillo, Cerro Mesa e Ingeniero Jacobacci) que es por ahora una especie solamente registrada en la fauna colloncurense de Formación Collón Curá. A pesar de ello, no hay ninguna evidencia que nos permita asignar dichos sedimentos a esta última formación.

## Localidades miocenas del noroeste de la Provincia del Chubut

Estas faunas se registran en afloramientos expuestos principalmente en el río Chubut medio y sus tributarios. No existen dataciones absolutas ni perfiles estratigráficos para ninguna de estas localidades y, como se discute previamente, la inclusión de estos sedimentos en la Fm. Collón Curá o la asignación de sus mamíferos fósiles a la fauna colloncurense no se ha fundamentado adecuadamente. Incluyen fundamentalmente las localidades Aguada Escondida, Piedra Parada, Cañadón Comayo, Cerro Zeballos y Tranquera Blanca.

La asignación biocronológica de estas localidades al Colloncurense se basa exclusivamente en el registro de *Stereotoxodon magnus*; sin embargo, es un hallazgo muy antiguo, los especímenes no han sido revisados recientemente y no se ha registrado en todas las localidades.

Los cingulados que se han registrado (no en todas las localidades) son Peltephilidae gen. et sp. indet., *Stenotatus* sp., *Stenotatus* **sp. nov.**, *Proeutatus* sp., *Prozaedyus* **sp. nov.**, Glyptodontidae gen. et sp. indet. y Glyptodontidae **gen. et sp. nov.**

El nuevo Glyptodontidae **gen. et sp. nov.** presenta rasgos ausentes en los Propalaehoplophorinae conocidos (mayor tamaño de los osteodermos, surcos de los osteodermos más profundos, márgenes más irregulares de los osteodermos) pero también caracteres de dicha subfamilia (coraza caudal formada por anillos caudales y un pequeño tubo caudal). Al igual que lo dicho para *Eonaucum informis* **n. comb.**, esta combinación de

caracteres podría relacionarse con los inicios de la aparición de caracteres de linajes más modernos (*i.e.*, Hoplophorini y Palaehoplophorini).

Las dos especies nuevas de armadillos y el género y especie nuevos de gliptodonte, podrían indicar diferencias debidas a diferentes condiciones biogeográficas o una edad más modernas que los clásicos niveles colloncurenses de Fm. Collón Curá, aunque solamente para aquellas localidades en donde han sido registrados.

### **Arroyo El Pedregoso**

Otra localidad del mioceno, pero del suroeste de la Provincia del Chubut es Arroyo El Pedregoso; en esta localidad está representada la Fm. El Pedregoso que se ubica por debajo de Fm. Río Mayo. Franchi *et al.* (in prep., in De Iulius *et al.* 2008) indican que esta formación está datada por el método  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  en 12.2 Ma, lo que la ubica en el Mioceno medio tardío. El único cingulado de esta localidad es *Palaehoplophoroides rothi* de Scillato-Yané y Carlini (1998), y es el más antiguo dato de la Tribu Palaehoplophorini, bien representada en el registro a partir del Mioceno tardío.

### **Fauna mayoense de Formación Río Mayo**

Los niveles portadores de esta fauna afloran en el suroeste de la Prov. del Chubut y el noreste de la Prov. de Santa Cruz, y se denominan Fm Río Mayo. Esta formación está datada en 12.2 Ma, lo que la ubica en el Mioceno medio tardío.

Luego de la revisión de los registros previamente conocidos de cingulados, las especies registradas son *Epipeltephilus recurvus*, Peltephilidae gen. et sp. indet. y *Palaehoplophorus meridionalis*. Los nuevos registros son *Vetelia perforata*, Eutatini gen. et sp. indet. y Euphractini gen. et sp. indet..

El registro del armadillo *Vetelia perforata* es el primero para esta especie. El Palaehoplophorini *Palaehoplophorus meridionalis* y el Peltephilidae *Epipeltephilus recurvus* son, por ahora, exclusivos de esta fauna.

La presencia de la Tribu Palaehoplophorini y la especie *Vetelia perforata*, típicos de edades posteriores (*i.e.*, Chasiquense y Huayqueriense), sumado a la ausencia de taxones santacrucenses y colloncurenses (e.g., *Proeutatus*, *Stenotatus*, *Prozaedyus*, *Peltephilus*, *Stegotheriini* y *Propalaehoplophorinae*) indican claras afinidades de esta fauna con la posterior edad Chasiquense, de acuerdo a lo sugerido previamente a base de otros grupos de mamíferos (Bond, 1993; Vucetich *et al.*, 1993).

La edad absoluta de los sedimentos portadores de la fauna mayoense, así como el grado avanzado de los cingulados registrados, indican un hiato temporal y biocronológico en Patagonia, que en términos absolutos se extiende aproximadamente desde los 15.7 (Fm. Collón Curá, portadora de la fauna colloncurensis) a los 12.2 (Fm. Río Mayo, portadora de la fauna mayoense). Si bien la “Edad-mamífero” Laventense, basada en la fauna local de La Venta en Colombia, cubre parcialmente este hiato temporal (13,5 a 11,8 Ma) (Madden *et al.*, 1997), los cingulados allí registrados no guardan relación con los santacrucenses y colloncurenses (Carlini *et al.*, 1997; 2008b), e incluyen dos grupos sin registro en Patagonia (*Tolypeutinae* y *Dasypodini*), un grupo registrado solamente a partir del Plioceno en Patagonia (*Glyptodontinae*) y otros dos registrados en el Paleógeno de Patagonia pero ausentes completamente en el Neógeno patagónico (*Astegotheriini* y *Glyptatelinae*) (Carlini *et al.*, 1997; 2008b). Entonces, dado que no hay entre los gliptodontes ninguna subfamilia en común y entre los armadillos ninguna tribu en común entre el Mioceno patagónico y el colombiano, las comparaciones entre cingulados es sumamente compleja y exceden el marco de esta Tesis.

Parte de este hiato en Patagonia podría estar representado por la fauna del Mioceno medio dada a conocer por Martín y Tejedor (2007) y Villafañe *et al.* (2008), y por la fauna de

las localidades miocenas del noroeste de la Provincia del Chubut descritas en parte en esta Tesis; mientras que fuera de Patagonia, pero en un ámbito geográfico más cercano que la fauna de La Venta, este lapso podría estar representado por faunas registradas en Chile y Bolivia (Frailey, 1988; Flynn *et al.*, 2008; Croft., *et al.* 2009).

## “Edad-mamífero” Chasiquense

### Fauna Chasiquense de Formación Arroyo Chasicó

Si bien el análisis de esta dos fauna escapa a los objetivos de la Tesis, se ofrece una reseña de los cingulados registrados en esta fauna con breves consideraciones, necesaria para contextualizar las faunas inmediatamente más antiguas incluidas en el plan de trabajo.

La fauna chasiquense se registra fundamentalmente en el Miembro Las Barrancas, de la Formación Arroyo Chasicó aflorante en las barrancas del río homónimo (Pascual, 1961). Recientemente se han planteado dudas acerca de los criterios empleados para diferenciar los miembros de dicha formación, lo que plantea incertidumbres sobre la procedencia estratigráfica de esa fauna (Zarate *et al.*, 2007). Las dataciones absolutas obtenidas indican  $9.23 \pm 0.09$  Ma (Schultz *et al.*, 2004), ubicando a los estratos portadores de esta fauna en el Mioceno tardío temprano, específicamente en el Tortoniano (11.60 Ma -7.24 Ma -) (IGTSC, 2009).

El registro de cingulados para la fauna chasiquense incluye, según las últimas revisiones, los armadillos Pamphathiinae (*Kraglievichia* sp.), Euphractini (*Proeuphractus* sp., *Vetelia perforata* y Euphractini sp. nov.?), Eutatini (*Chasicotatus ameghinoi*) Peltephilidae (Peltephilidae gen. et sp. indet) y los gliptodontes Palaehoplophorini (Palaehoplophorini gen. et sp. indet.), Plohophorini (Plohophorini gen. et sp. indet.), Sclerocalyptini (Sclerocalyptini gen. et sp. indet.) (Scillato-Yané, 1979; Bondesio *et al.*, 1980; Esteban y Nasif, 1999; Ciancio *et al.*, 2006; Scillato-Yané *et al.*, 2010).

Como se mencionó, si bien hay taxones de rango superior en común con la fauna previa (Mayoense) (*e.g.*, Palaeholophorini, Eutatini, Peltephilidae), la única especie de cingulado en común con alguna fauna más antigua es *Vetelia perforata*, registrada en la fauna mayoense de Fm. Río Mayo.

## CAPÍTULO 7. CONCLUSIONES

### 7.1 Conclusiones sistemáticas

1. Luego de la revisión taxonómica de las especies conocidas previamente a la realización de esta Tesis, aquéllas consideradas válidas aquí son: Peltephilidae: *Peltephilus strepens*, *Peltephilus pumilus*, *Peltephilus giganteus* y *Epipeltephilus recurvus*; Dasypodidae Stegotheriini: *Stegotherium tessellatum* y *Stegotherium variegatum*; Dasypodidae Eutatini: *Stenotatus patagonicus*, *Stenotatus planus*, *Stenotatus hesternus*, *Proeutatus oenophorum*, *Proeutatus lagena*, *Proeutatus deleo*, *Proeutatus carinatus*, *Paraeutatus distans*; Dasypodidae Euphractini: *Prozaedyus proximus*, *Prozaedyus exilis*, *Vetelia puncta* y *Vetelia perforata*; Glyptodontidae Propalaehoplophorinae: *Propalaehoplophorus australis*, *Propalaehoplophorus minus*, *Cochlops muricatus*, “*Cochlops*” *debilis*, *Eucinepeltus petesatus*, “*Metopotoxus*” *anceps*, *Eonaucum informis* **n. comb.**; Glyptodontidae Hoplophorinae Palaehoplophorini: *Palaehoplophorus meridionalis* y *Palaehoplophoroides rothi*.

2. Durante el desarrollo de esta Tesis se describen y dan a conocer dos especies nuevas de Dasypodidae Stegotheriini: *Stegotherium tauberi* y *Stegotherium notohippidensis*.

3. Se reconoce como *nomen dubium* *Peltephilus ferox*, *Peltephilus nanus*, *Anantiosodon rarus*, *Stegotherium simplex*, *Proeutatus distans*, *Proeutatus robustus*, *Eodasypus nanus*, *Eodasypus limus*, *Propalaehoplophorus exilis*, *Asterostemma depressa* y *Metopotoxus laevatus*.

4. Las especies consideradas *nomen vanum* son *Peltephilus grandis*, *Peltephilus heusseri*, *?Pampatherium pygmaeum*, *?Clamydotherium australe*, *Thoracotherium cruentum*, *Propalaehoplophorus patagonicus*, *Propalaehoplophorus aratae* y *Asterostemma granata*.

5. Se reconoce una especie nueva de Dasypodidae Stegotheriini (*Stegotherium* **sp. nov.**), una de Dasypodidae Eutatini (*Stenotatus* **sp. nov.**), una de Dasypodidae Euphractini

(*Prozaedyus* **sp. nov.**) y un género y especie nuevos de Glyptodontidae (Glyptodontidae **gen. et sp. nov.**).

6. Se realizan listas sinonímicas detalladas para todas las especies, en las cuales se identifican numerosas grafías incorrectas e identificaciones de materiales tipo equivocadas. Se identifican e ilustran los materiales tipo ubicados. Para aquellas especies cuyos materiales tipo no se encuentran, se proponen especímenes para posibles futuras designaciones de neotipo (*i.e.*, *Proeutatus oenophorum*, *Proeutatus lagena*, *Prozaedyus proximus*, *Prozaedyus exilis*, *Propalaeohoplophorus australis* y *Cochlops muricatus*).

7. Se diagnostican formalmente por primera vez seis géneros y 17 especies, y se enmiendan las diagnósis de un género y 6 especies.

## 7.2 Conclusiones bioestratigráficas

Luego del análisis taxonómico, se caracterizan a base del contenido de cingulados cada una de las faunas referidas a las “edades-mamífero” Santacrucense y “Friasense” de Patagonia:

### “Edad-mamífero” Santacrucense

- **Fauna “pintureense”** (Secuencia inferior y media de Fm. Pinturas; Mioceno temprano tardío): Peltephilidae gen. et sp. indet., *Stegotherium variegatum*, *Stegotherium* **sp. nov.**, *Stenotatus* sp., *Proeutatus* sp., *Vetelia puncta* y Propalaeohoplophorinae gen. et sp. indet. Especie exclusiva: *Stegotherium* **sp. nov.** Estos registros soportan de cierta manera una “Asociación Pintureense”, con una especie colhuehuapense (*Stegotherium variegatum*), una especie exclusiva (*Stegotherium* **sp. nov.**) y una especie santacrucense y friasense *s.s.* (*Vetelia puncta*).

- **Santacrucense (?) de Formación Pinturas** (Secuencia superior, Mioceno temprano tardío): *Proeutatus* sp., *Stenotatus* sp., *Prozaedyus* sp. y Propalaeohoplophorinae gen. et sp.

indet. La ausencia de *Stegotheriini*, en contraposición a su gran abundancia en la mayoría de las localidades de la secuencia inferior y media, y en los niveles superiores de Gran Barranca, indicaría una afinidad mayor de la fauna de la secuencia superior con la fauna santacrucense que con la fauna “pinturense”.

- **Fauna “notohippidense”** (Fm. Santa Cruz; Mioceno temprano tardío): *Peltephilus* sp., *Stenotatus* sp., *Stenotatus patagonicus*, *Proeutatus* sp., *Prozaedyus* sp., *Vetelia puncta* y *Propalaehoplophorinae* gen. et sp. indet. Tentativamente *Stegotherium notohippidensis*. Especie exclusiva: *Stegotherium notohippidensis*. Dado que el registro de la especie exclusiva proviene de localidades tentativamente asignadas al “notohippidense”, los cingulados registrados no indican una diferencia con la fauna santacrucense “típica”.

- **Fauna santacrucense “típica” o s.s.** (Miembro Estancia La Costa y Miembro Estancia Angelina, Fm. Santa Cruz; Mioceno temprano tardío): *Peltephilus pumilus*, *Peltephilus* sp., *Stegotherium tauberi*, *Stenotatus patagonicus*, *Stenotatus hesternus*, *Stenotatus* sp., *Proeutatus oenophorum*, *Proeutatus lagena*, *Proeutatus deleo*, *Proeutatus* sp., *Prozaedyus proximus*, *Prozaedyus exilis*, *Prozaedyus* sp., *Vetelia puncta*, *Propalaehoplophorus australis*, *Propalaehoplophorus minus*, *Propalaehoplophorus* sp., *Cochlops muricatus*, “*Cochlops*” *debilis*, *Eucinepeltus petesatus* y *Propalaehoplophorinae* gen. et sp. indet. Especies exclusivas: *Stegotherium tauberi*, *Stenotatus hesternus* y “*Cochlops*” *debilis*. De acuerdo al registro de cingulados, no se observan diferencias en cuanto a la composición taxonómica entre ambos miembros. En la fauna santacrucense s.s. no se ha registrado ninguna especie collhuehuapense y solo una “pinturense” (*Vetelia puncta*). Por otro lado, solo se registran gliptodontes *Propalaehoplophorinae*, a diferencia de la fauna colloncureense de Fm. Collón Curá, donde se registran además probables gliptodontes *Hoplophorinae*.

- **Otras localidades de Formación Santa Cruz (no incluidas en las anteriores):** *Stegotherium tessellatum* *Prozaedyus proximus*, *Prozaedyus exilis*, *Prozaedyus* sp., *Vetelia*

*puncta*, *Stenotatus patagonicus*, *Stenotatus* sp., *Proeutatus lagena*, *Proeutatus deleo*, *Proeutatus carinatus* *Proeutatus* sp., *Paraeutatus distans*, *Peltephilus strepens* y *Peltephilus giganteus*. *Peltephilus pumilus*, *Peltephilus* sp., *Propalaeophlophorus australis*, *Propalaeophlophorus minus*, *Cochlops muricatus* y *Eucinepeltus petesatus* y *Propalaeophlophorinae* gen. et sp. indet. Especies exclusivas: *Stegotherium tessellatum*, *Proeutatus carinatus*, *Paraeutatus distans*, *Peltephilus strepens* y *Peltephilus giganteus*. Se destaca que provienen de diferentes localidades y sin datos estratigráficos.

- **Santacrucense (?) de Cerro Boleadoras, La Olguita y La Porteña:** Cerro

Boleadoras: *Stenotatus planus* y *Vetelia puncta*. La Olguita y La Porteña: *Peltephilidae* gen. et sp. indet., *Stegotherium* sp. 2, *Proeutatus* sp., *Stenotatus* sp., *Stenotatus planus*, *Prozaedyus* sp., *Vetelia puncta*, *Eucinepeltus petesatus* y *Propalaeophlophorinae* gen. et sp. indet. Especie exclusiva en común: *Stenotatus planus*. Exclusiva de La Olguita y La Porteña: *Stegotherium* sp. 2. La presencia de *Eucinepeltus petesatus* en común con la fauna Santacrucense podría indicar alguna relación con los estratos portadores de esta fauna, mientras que el registro de dos especies exclusivas, *Stenotatus planus* y *Stegotherium* sp. 2, indicaría alguna diferencia entre ambas faunas. Los cingulados no proveen por ahora información para una ubicación más precisa dentro del Santacrucense.

**“Edad-mamífero” Friasense**

- **Fauna friasense s.s.** (Fm. Río Frías; Mioceno temprano tardío): *Proeutatus* sp., *Vetelia puncta* y *Propalaeophlophorinae* gen. et sp. indet. Especie exclusiva: Ninguna. El registro de cingulados recuperados no permite diferenciar esta fauna de otras de la Edad Santacrucense o “Friasense”.

- **Fauna colloncureense** (Fm. Collón Curá; Mioceno medio temprano): *Peltephilus* sp., *Peltephilidae* gen. et sp. indet., *Stegotherium* sp. 1, *Stenotatus* sp., *Proeutatus* sp., *Eutatini* gen. et sp. indet., *Vetelia* sp., *Eonaucum informis* **n. com.** y *Propalaeophlophorinae* gen. et sp. indet. Especies exclusivas: *Stegotherium* sp. 1 y *Eonaucum informis* **n. comb.** Se registran por

última vez taxones colhuehuapenses y santacrucenses (Propalaeophlophorinae, *Stegotherium*, *Peltephilus*) y dos especies exclusivas; Específicamente *Eonaucum* el primer gliptodonte no Propalaeophlophorinae del Mioceno medio. Los registros de los cingulados apoyan las hipótesis biocronológicas previas que indican una mayor afinidad de los mamíferos colloncurenses con aquéllos colhuehuapenses y santacrucenses que con los posteriores mayoenses y chasiquenses.

- **Localidades miocenas del noroeste de la Prov. del Chubut:** Peltephilidae gen. et sp. indet., *Stenotatus* sp., *Stenotatus* **sp. nov.**, *Proeutatus* sp., *Prozaedyus* **sp. nov.**, Glyptodontidae gen. et sp. indet. y Glyptodontidae **gen. et sp. nov.** Especies exclusivas: *Stenotatus* **sp. nov.**, *Prozaedyus* **sp. nov.** y Glyptodontidae **gen. et sp. nov.** Las dos especies nuevas de armadillos y el género y especie nuevos de gliptodonte, podrían indicar diferencias debidas a diferentes condiciones biogeográficas o una edad más modernas que los clásicos niveles colloncurenses de Fm. Collón Curá, aunque solamente para aquellas localidades en donde han sido registrados.

- **Arroyo El Pedregoso** (Fm. Arroyo Pedregoso, Mioceno medio tardío): *Palaehoplophoroides rothi*, única especie registrada y especie exclusiva. Este es el primer registro de la Tribu Palaehoplophorini, lo que indicaría una relación con la fauna mayoense.

- **Fauna mayoense** (Fm. Río Mayo; Mioceno medio tardío): *Epipeltephilus recurvus*, Peltephilidae gen. et sp. indet., Eutatini gen. et sp. indet., *Vetelia perforata*, Euphractini gen. et sp. indet. y *Palaehoplophorus meridionalis*. Especies exclusivas: *Epipeltephilus recurvus* y *Palaehoplophorus meridionalis*. La presencia de la Tribu Palaehoplophorini y la especie *Vetelia perforata*, típicos de edades posteriores (*i.e.*, Chasiquense y Huayqueriense), sumado a la ausencia de taxones santacrucenses y colloncurenses (*e.g.*, *Proeutatus*, *Stenotatus*, *Prozaedyus*, *Peltephilus*, Stegotheriini y Propalaeophlophorinae) indican claras afinidades de esta fauna con la posterior edad Chasiquense.

En síntesis, y en relación a los objetivos e hipótesis planteadas, se concluye: 1) luego de estudiar los Cingulata del Santacrucense (Fm. Pinturas, Fm. Santa Cruz y depósitos miocenos del centro-oeste de la Provincia de Santa Cruz) y del “Friasense” (Fm. Río Frías, Fm. Collón Curá, depósitos miocenos del noroeste de la Provincia del Chubut y Fm. Río Mayo) desde el punto de vista sistemático, se actualiza la taxonomía alfa de los grupos citados. Un análisis de esta clase es el paso primero e imprescindible para la realización de estudios posteriores de evolución, anatomía comparada, distribución y ecología de cualquier grupo de organismos extintos o actuales; y 2) se caracterizan las faunas y localidades fosilíferas principales de las edades Santacrucense y “Friasense”, a base del agregado de Peltephilidae, Dasypodidae y Glyptodontidae. Asimismo, si bien no se pudieron establecer relaciones bioestratigráficas precisas entre localidades fosilíferas debido principalmente a la falta de datos litoestratigráficos de las colecciones (y de las localidades) y a las dificultades sistemáticas planteadas, se encontraron diferencias en la composición taxonómica de las diferentes faunas. La relación existente entre estas diferencias respecto de cambios climático-ambientales que influyeron en la evolución de los Cingulata durante el lapso Mioceno temprano-Mioceno medio no pudo demostrarse. Igualmente, estos resultados permiten contrastar estudios bioestratigráficos previos así como contribuir al conocimiento de la historia evolutiva de los mamíferos del Mioceno temprano-medio de Sudamérica.

## CAPÍTULO 8. BIBLIOGRAFÍA

- Abello, A. 2007. *Sistemática y bioestratigrafía de los Paucituberculata (Mammalia, Marsupialia) del Cenozoico de América del Sur*. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 381 pp. Tesis Doctoral inédita.
- Abrantes, E. A. L. y Berqvist, L. P. 2006. Proposta filogenética para os Dasypodidae (Mammalia: Cingulata). *Paleontología de Vertebrados: Grandes temas e Contribuições Científicas*: 216-274.
- Ameghino, C. 1890. Exploraciones geológicas en la Patagonia. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino* 11 (1): 3-46.
- Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de Patagonia austral y depositados en el Museo La Plata. *Boletín del Museo La Plata* 1: 1-26.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* 6 (32): 1-1027.
- Ameghino, 1891a. Caracteres diagnósticos de cincuenta especies nuevas de mamíferos fósiles argentinos. *Revista Argentina de Historia Natural* 1 (3): 129-167.
- Ameghino, F. 1891b. Mamíferos y aves fósiles argentinas. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1 (4): 240-259.
- Ameghino, F. 1891c. Nuevos restos de mamíferos fósiles descubiertos por Carlos Ameghino en el Eoceno inferior de la Patagonia austral. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1 (5): 289-328.
- Ameghino, F. 1891d. Observaciones críticas sobre los mamíferos eocenos de la Patagonia austral. *Revista Argentina de Historia Natural* 1 (5): 328-380.
- Ameghino, F. 1891e. Correspondencia, viajes y exploraciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1 (2): 119-121.

- Ameghino, F. 1894. Enumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* 13: 259-455.
- 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. Mammifères crétacés de l' Argentine. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino* 18 (4-6), (7-9): 406-429, 431-521.
- Ameghino, F. 1898. Sinópsis Geológico- Paleontológica. *Segundo Censo de la República Argentina* 1 (1) 3: 111-255.
- Ameghino, F. 1899. Sinopsis Geológico- Paleontológica. Suplemento (Adiciones y Correcciones). Imprenta La Libertad (La Plata) 1-13.
- Ameghino, F. 1900-1902. L'age des formations sédimentaires de Patagonie. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 50: 109-130,145-165, 207-229 (1900); 51: 20-39, 65-91(1901); 52: 189-197, 244-250 (1901); 54: 161-180, 220-240, 283-342 (1902).
- Ameghino, F. 1901. Notices préliminaires sur des ongulés nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boletín de Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 16: 1-80.
- Ameghino, F. 1902a. Notices préliminaires sur des mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba)* 17: 5-70.
- Ameghino, F. 1902b. Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à Colpodon. *Boletín de la Acadamia Nacional de Ciencias (Córdoba)* 17: 71-138.
- Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretaceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 57: 162-175; 327-341.

- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie, avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* (3) 8: 1-568.
- Ameghino, 1920. Sur les édentés fossiles de l' Argentine: Examen critique, révision et correction de l' ouvrage de R. LYDEKKER: "The extinct edentates of Argentina", etc. (Ouvrage à demi-inédite avec des notes additionnelles sur quelques ongulés et carnassiers). *Obras Completas y Correspondencia Científica* 11: 447-909.
- Aragón, E. y Mazzoni, M. M. 1997. Geología y estratigrafía del complejo volcánico piroclástico del río Chubut medio (Eoceno), Chubut, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 52 (3): 243-256.
- Aragón, E., Aguilera, Y. E., Consoli, V. C., Cavarozzi, C. E. y Ribot, A. 2004. Las Andesitas Estrechura del Complejo Volcánico Piroclástico del Río Chubut Medio (Paleoceno-Eoceno Medio). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 59 (4): 619-633.
- Bengtson, P. 1988. Open nomenclature. *Paleontology* 31 (1): 223-227.
- Bergqvist, L. P., Abrantes, E. A. L. y Avilla L. S. 2004. The Xenarthra (Mammalia) of Sao José de Itaboraí Basin (upper Palaeocene, Itaboraian) Rio de Janeiro, Brazil. *Geodiversitas* 26 (2): 323-337.
- Bonarelli, G. y Nágera, J. J. 1921. Observaciones geológicas en las inmediaciones del Lago San Martín (Territorio de Santa Cruz). *Dirección General de Minas, Geología e Hidrología, Boletín (Serie B, Geología)* 27: 1-39.
- Bond, M. 1993. Comentarios sobre los Ungulados de la Edad Friasense de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 30 (3): 350.
- Bondesio, P., Rabassa, J., Pascual, R., Vucetich, M. G. y Scillato-Yané, G. J. 1980. La Formación Collón-Curá de Pilcaniyeu viejo y sus alrededores (Río Negro, República Argentina). Su antigüedad y las condiciones ambientales según su distribución de litogénesis y sus vertebrados. *II Congreso Argentino de Paleontología y*

- Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología* (Buenos Aires, 1978).  
Actas 3: 85-99.
- Bondasio, P., Laza, J. H., Scillato-Yané, G. J., Tonni, E. P. y Vucetich, M. G 1980. Estado actual del conocimiento de los Vertebrados de La Formación Arroyo Chasicó (Plioceno temprano) de La Provincia de Buenos Aires. *II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología* (Buenos Aires, 1978).  
Actas 3: 101-127.
- Bordas, A. F. 1936. Los Peltateloidea de la colección Ameghino. Peltephiloda. (Infraorden de los Xenarthra). *Physis* 12 (41): 1-18.
- Bordas, A. F. 1938. Sobre un nuevo Peltephiloda del Trelewense. *Physis* 12 (44): 267-277.
- Bordas, A. F. 1939. Diagnósis sobre algunos mamíferos de las capas con Colpodon del Valle del Río Chubut (República Argentina). *Physis* 14 (46): 413-433.
- Bordas, A. F. 1941. Restos fósiles del Rincón del Buque (Santa Cruz). *Physis* 19 (51): 55-61.
- Bordas, A. F. 1944. Dos notas referentes a Toxodonta. *Physis* 19 (54): 447-450.
- Bown, T. M. y Larriestra C. N. 1990. Sedimentary paleoenvironments of fossil platyrrhine localities, Miocene Pinturas Formation, Santa Cruz Province, Argentina. *Journal of Human Evolution* 19: 87-119.
- Bown, T. M. y Fleagle, J. G. 1993. Systematics, Biostratigraphy, and Dental Evolution of the Palaeothentidae, Later Oligocene to Early- Middle Miocene (Deseadan- santacrucian) Caenolestoid Marsupials of South America. *Journal of Paleontology* 67 (2): 1-76.
- Bown, T. M., Larriestra C. N., Powers, D. W., Naeser, C. W. y Tabbut, K. 1988. New information on age, correlation, and paleoenvironments of fossil Platyrrhine sites in Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*. Supplement: 9A.
- Burmeister, C. V. 1879. Description physique de la République Argentine. Buenos Aires et Paris. 556 pp.

- Burmeister, C. V. 1891. Breves datos sobre una excursión a Patagonia. *Revista del Museo de La Plata* 2: 275-287.
- Brinkman, P. 2003. Bartholomew James Sullivan's discovery of fossil vertebrates in the Tertiary beds of Patagonia. *Archives of natural history* 30 (1): 56-74.
- Brown, B. 1903. A new Species of fossil Edentate from the Santa Cruz Formation of Patagonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 19: 453-457.
- Cabrera, A. 1939. Un nuevo representante santacrucense de la Familia Megatheriidae. *Notas del Museo de La Plata* 4 (20): 475-483.
- Carlini, A. A., Scillato-Yané, G. J. y Vizcaíno, S. F. 1989a. Los Cingulata (Mammalia, Edentata) del Mioceno de Colombia: un singular conjunto. *Ameghiniana* 26(3-4): 242R.
- Carlini, A. A., Vizcaíno S. F. y Scillato-Yané G. J. 1989b. Novedosos Cingulata (Mammalia, Edentata) del Mioceno de Ecuador. *VI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados* (San Juan). Resúmenes: 23-24.
- Carlini, A. A., Scillato-Yané, G. J. y Vizcaino, S. F. 1993. Un Myrmecophagidae (Vermilingua) del Mioceno de Cerro Boleadoras (Santa Cruz, Argentina). *Ameghiniana* 30 (1): 102.
- Carlini, A. A., Madden, R., Lopez, G., Kay, R., Vucetich, G. M., Bond, M. y Jordan, T. 1996. Nuevos mamíferos de la Formación Chinchas (Mioceno) de la cordillera frontal de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 33 (4): 461R.
- Carlini, A. A., Vizcaíno, S. F. y Scillato-Yané, G. J. 1997. Armored Xenarthrans: A unique taxonomic and Ecologic Assemblage. pp. 213-226 en: R. Kay, R. H. Madden, R. L. Cofelli y J. J. Flynn (eds) *Vertebrate paleontology in the neotropics. The Miocene fauna of La Venta* Washington y London.
- Carlini, A. A., Scillato-Yané, G. J. Goin F. J. y Pradeiro F. 2002a. Los Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Eoceno. 1) El registro en Paso del Sapo. NO de Chubut (Argentina): exclusivamente Astegotheriini. *Primer Congreso Latinoamericano de*

*Paleontología de Vertebrados* (Santiago, Chile). Resúmenes: 23.

- Carlini, A. A., Scillato-Yané, G. J., Madden, R. H., Soibelzon, E. y Ciancio, M. 2002b. Los Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Eoceno. 2) El conjunto de especies del Casamayorensis de Cañadón Vaca, SE de Chubut (Argentina) y su relación con los que le suceden. *Primer Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados* (Santiago, Chile). Resúmenes: 24.
- Carlini, A. A., y Scillato-Yané, G. J., Madden, R. H., Ciancio, M. y Soibelzon, E. 2002c. Los Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Eoceno. 3) Las especies del Casamayorensis de la Barranca Sur del lago Colhué Huapi, S. de Chubut (Argentina): el establecimiento de los Euphractinae. *Primer Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados* (Santiago, Chile). Resúmenes: 24-25.
- Carlini, A. A., Ciancio, M. y Scillato-Yané, G.J. 2004a. La transición Eoceno-Oligoceno y su manifestación en la diversidad de los Cingulata (Mammalia, Xenarthra). Implicancias paleoecológicas. *Ameghiniana* 41 (4): 23-24R.
- Carlini, A. A., Ciancio, M. y Scillato-Yané, G. J. 2004b. La tribu Stegotheriini (Xenarthra, Dasypodidae), 20 Ma más de registro paleógeno. *Ameghiniana* 41 (4): 39R.
- Carlini, A. A., Ciancio, M. y Scillato-Yané, G.J. 2005a. Los Xenarthra de Gran Barranca: Más de 20 Ma de Historia. *XVI Congreso geológico argentino* (La Plata). Actas: 419-242.
- Carlini, A. A., Madden, R.H., Vucetich, M.G., Bond, M., López, G., Reguero, M. y Scarano, A. 2005b. Mammalian Biostratigraphy and Biochronology at Gran Barranca: The standard reference section for the continental middle cenozoic of south américa. *XVI Congreso geológico argentino* (La Plata). Actas: 425-426.
- Carlini, A. A., Zurita, A. E. y Aguilera Coro, O. A. 2008a. North American Glyptodontines (Xenarthra, Mammalia) in the Upper Pleistocene of northern South America. *Paläontologische Zeitschrift* 82 (2): 125-138.

- Carlini, A. A., Zurita, A. E., Scillato-Yané, G. J., Sánchez, R. y Aguilera Coro, O. A. 2008b. New Glyptodont from the Codore Formation (Pliocene), Falcón State, Venezuela, its relationship with the *Asterostemma* problem, and the paleobiogeography of the Glyptodontinae. *Paläontologische Zeitschrift* 82 (2): 139-152.
- Cartelle Guerra, C. y Bohorquez Mahecha, G. A. 1985. *Pampatherium paulacoutoi*, uma nova especie de tatu gigante da Bahia, Brasil (Edentata, Dasypodidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 2 (4): 229-254.
- Casamiquela, R. M. 1963. Sobre un par de anuros del Mioceno de Río Negro (Patagonia) *Wawelia gerholdi* n. gen. et sp. (CERATOPHRYDAE) y *Gigantobatrachus parodii* (LEPTODACTYLIDAE). *Ameghiniana* 3 (5): 141-160.
- Castellanos, A. 1925. Breves notas sobre Evolución de la coraza y del extremo caudal en los Loricata (Hicanodonta). *Revista de "El Círculo" (Rosario). Número extraordinario: 93-96.*
- Castellanos, A. 1926. Sobre un nuevo gliptodóntido chapadmalense, *Urotherium simplex* n. gen. et n. sp. y las formas afines. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural Bernardino Rivadavia* 34 (60): 263-278.
- Castellanos, A. 1931. La librería del Glyptodon. *Cultura (Órgano de la Biblioteca popular Bernardino Rivadavia)* 3 (23): 4-9.
- Castellanos, A. 1937. Ameghino y la Antigüedad del Hombre Sudamericano (conferencia ilustrada con proyecciones luminosas). Homenaje a Florentino Ameghino. *Asociación Cultural de Conferencias de Rosario. Ciclo de Carácter General* 2 (5): 47-163.
- Cazau, L. B. 1980. Cuenca de Ñirihuau-Ñorquinco-Cushamen. Segundo Simposio de Geología Regional Argentina. *Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 2: 1149-1171.

- Charrier, R., Linares, E., Niemeyer, H. y Skarmeta, J. 1979. K-Ar ages of basalt flows of the Meseta Buenos Aires in southern Chile and their relation to the southeast Pacific triple junction. *Geology* 7: 436-439.
- Chimento, N. R., Carlini, A. A., Zurita, A. E. y Krmpotic, C. 2009. Morfología comparada de osteodermos en Glyptodontidae (Xenarthra, Cingulata). *Reunión anual de comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina y Conferencias: "Darwin, Lamarck y la Teoría de la Evolución de las Especies"*. Resúmenes: 29-30.
- Ciancio, M. R. y Carlini, A.A. 2008. Identificación de ejemplares tipo de Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Paleógeno de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*. Nueva serie 10 (2): 221-237.
- Ciancio, M. R., Carlini, A. A. y Scillato-Yané, G. J. 2005. Los primeros Cingulata (Mammalia, Xenarthra) paleógenos de Perú. *Ameghiniana* 42 (4): 65-66R.
- Ciancio, M. R., Krmpotic, C. M., Soibelzon, E. y Urrutia J.J. 2006. Los Dasypodoidea (Mammalia, Xenarthra) de la Formación Lomas de Las Tapias, San Juan, Argentina. Implicancias paleobiogeográficas. *Ameghiniana* 43 (4): 30R.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1995. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico superior de la Región Pampeana. Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el mediterraneo occidental. pp. 49-74 en: M. T. Alberdi, Tonni, E.P, Leone, G. (eds). Museo nacional de ciencias naturales. CSIC. *Monografías*. Madrid.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1996. Inchasi, a Chapadmalalan (Pliocene) locality in Bolivia. Comments on the Pliocene-Pleistocene continental scale of southern South America. *Journal of South American Earth Sciences* 9: 221-236.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *XVI Congreso Geológico Argentino* (La Plata). Relatorio: 183-200.

- Código Argentino de Estratigrafía (1992). Asociación Geológica Argentina, Serie B (Didáctica y complementaria) 20: 1-64.
- 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. y Wyss, A. R. 2004. Notoungulata and Litopterna of the early Miocene Chucal Fauna, northern Chile. *Fieldiana. Geology. New Series* 50: 1-52.
- Croft, D. A., Flynn, J. J. y Wyss, A. R. 2007. A new basal Glyptodontoid and other Xenarthra of the early Miocene Chucal Fauna, Northern Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27 (4): 781-797.
- Croft, D. A., Anaya, F., Auerbach, D., Garziona, C. y MacFadden, B. J. 2009. New Data on Miocene Neotropical Provinciality from Cerdas, Bolivia. *Journal of Mammal Evolution* 16: 175-198.
- Dal Molin, C. N. y Franchi, M. 1996. Reinterpretación estratigráfica de las sedimentitas terciarias del suroeste de Chubut. *13 Congreso Geológico Argentino y 3 Congreso de Exploración de Hidrocarburos* (Buenos Aires). Actas I: 473-478.
- Dal Molin, C. N. y Colombo, F. 2003. Sedimentación neógena en la Cuenca del Río Zeballos y del Río Jeinemeni (47° de Latitud Sur). Antepaís patagónico, Argentina. *Geogaceta* 34: 139-142.
- Darwin, C. 1846. *Geological observations on South America*. Smith, Elder y Co. London. 279 pp.
- De Barrio, R. E., Scillato-Yané, G. J. y Bond, M. 1984. La Formación Santa Cruz en el borde occidental del macizo del Deseado (Provincia de Santa Cruz) y su contenido paleontológico. *IX Congreso Geológico Argentino* (S.C. de Bariloche). Actas 4: 539-556.

- De Iulis, G., Brandoni, D. y Scillato-Yané, G. J. 2008. New remains of *Megathericulus patagonicus* Ameghino, 1904 (Xenarthra, Megatheriidae): Information on primitive features of megatheriines. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28 (1): 181-196.
- De Jong, W. W., Zweers, A., Joysey, K. A., Gleaves, J. T. y Boulteer, D. 1985. Protein sequence analysis applied to Xenarthran and Pholidote phylogeny. pp. 65-76 en: G. G. Montgomery (ed). *The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilinguas*. Smithsonian Institution, Washington y London.
- De Porta, J. 1962. Edentata Xenarthra del mioceno de La Venta (Colombia). I Dasypodoidea y Glyptodontoidea. *Boletín de Geología* 10: 5-19.
- 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 living xenarthrans and the impact of character and taxon sampling on the placental tree rooting. *Molecular Biology and Evolution* 19: 1656-1671.
- Delsuc, F., Stanhope, M. J. y Douzery, J. P. 2003. Molecular systematics of armadillos (Xenarthra, Dasypodidae): contribution of maximum likelihood and Bayesian analyses of mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28: 261-275.
- Downing, K. F. y White, R. S. 1995. The Cingulates (Xenarthra) of the Leisey Shell Pit Local Fauna (Irvingtonian), Hillsborough County, Florida. *Bulletin of Florida Museum of Natural History* 37 (2) 12: 375-396.
- Duarte, G. R. 1997. Gliptodontes del Pleistoceno tardío de Agua de las Palomas, Campo del Pucará, Catamarca, Argentina. Variaciones morfológicas del caparazón de *Glyptodon reticulatus* Owen, 1845. *Ameghiniana* 34 (3): 345-355.

- Dumont, E. R., Strait, S. G. y Friscia, A. R. 2000. Abderitid marsupials from the Miocene of Patagonia: an assessment of form, function and evolution. *Journal of Paleontology* 74 (6): 1161-1172.
- Engelmann, G. F. 1985. The Phylogeny of the Xenarthra. pp 51-64 en: G. G. Montgomery (ed). *Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*. Smithsonian Institution, Washington y London.
- Escosteguy, L., Dal Molín, M. F., Geuna, S. y Lapido, O. 2003. Hoja Geológica 4772-II. Lago Buenos Aires. Provincia de Santa Cruz. Servicio Geológico Minero Argentino Boletín N° 339: 1-80.
- Esteban, G. I. y Nasif, N. L. 1996. Nuevos Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno tardío del valle del Cajón, Catamarca, Argentina. *Ameghiniana* 33 (3): 327-334.
- Esteban, G. I. y Nasif, N. L. 1999. Mamíferos fósiles de la Formación Chiquimil (Mioceno tardío), provincia de Catamarca, Argentina. Bioestratigrafía. *Ameghiniana* 36: 11R.
- Esteban, G. I., Nasif, N. L. y Montalvo, C. I. 2001. Nuevos registros de Dasypodidae (Xenarthra) del Mioceno tardío de la provincia de La Pampa, Argentina. *Revista Española de Paleontología* 16 (1): 77-87.
- Evernden, J. F., Savage, D. E., Curtis, G. H. y James, G. T. 1964. Potassium-Argon dates and the Cenozoic Mammalian Chronology of North America. *American Journal of Science* 262: 145-198.
- Fariña, A. R. 1981. Anatomía comparada de los tubos caudales de Plohophorini (Mammalia, Glyptodontida), del Montehermosense del Uruguay. *II Congreso Latino-Americano Paleontología* (Porto Alegre). Anais: 779-793.
- Fernicola, J. C. 2008. Nuevos aportes para la sistemática de los Glyptodontia Ameghino 1889 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). *Ameghiniana* 45 (3): 553-574.
- Fernicola, J. C. y Vizcaíno, S. F. 2008. Revisión del género *Stegotherium* Ameghino, 1887 (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae). *Ameghiniana* 45 (2): 321-332.

- Fernicola, J. C., Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S. 2009. Primer registro de *Vetelia puncta* Ameghino (Xenarthra, Cingulata) en la Formación Santa Cruz (Mioceno temprano) de la costa atlántica de la provincia de Santa Cruz, Argentina. *Reunión anual de comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina y Conferencias: "Darwin, Lamarck y la Teoría de la evolución de las especies"*.(Ciudad Autónoma de Buenos Aires). Resúmenes: 43.
- Feruglio, E. 1932. Informe preliminar sobre los resultados científicos de la expedición A. de Agostini al lago Argentino (Patagonia). *Anales de la Sociedad Argentina de estudios Geográficos. Sección Geología y Morfología de la Patagonia* 4 (1): 116-131.
- Feruglio, E. 1938. Relaciones Estratigráficas entre el Patagoniano y el Santacruciano en la Patagonia austral. *Revista del Museo de La Plata (nueva serie) Sección Paleontología* 1: 129-159.
- Feruglio, E. 1944. Estudios geológicos y glaciológicos en la región del Lago Argentino (Patagonia). *Boletín de Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 37 (1): 3-255.
- Feruglio, E. 1949. Descripción Geológica de La Patagonia. Ministerio de Industria y Comercio de La Nación. *Dirección general de Yacimientos Petrolíferos Fiscales* 2: 1-349.
- Fleagle, J. G. 1990. New Fossil Platyrrhine from the Pinturas Formation, southern Argentina. *Journal of Human Evolution* 19: 61-85.
- Fleagle, J. G. y Tejedor, M. F. 2002. Early platyrrhines of southern South America. pp. 161-174 en: Hartwig, W. C. (ed). *The Primate Fossil Record*.Cambridge University Press.
- Fleagle, J. G., Bown, T. M., Swisher, C.y Buckley, G. 1995. Age of Pinturas and Santa Cruz Formations. *VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Trelew). Actas : 129-135.
- Fleagle, J. G., Powers, D. W., Conroy, G. C., y Watters, J. P. 1987. New fossil Platyrrhines from Santa Cruz Province, Argentina. *Folia primatologica* 48: 65-77.

- Flower, W. H. 1873. On a newly discovered extinct mammal from Patagonia  
*(Homalodotherium cunninghami)*. *Proceedings of the Royal Society of London* 21:  
383.
- Flower, W. H. 1874. On a newly discovered extinct ungulate mammal from Patagonia,  
*Homalodotherium Cunninghami*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of  
London* 164: 173-182.
- Flynn, J. J. y Swisher III C. C. 1995. Cenozoic South American Land Mammal Ages:  
Correlation to Global Geochronologies. *Geochronology Time Scales and Global  
Stratigraphic Correlations, SEMP Special Publication* 54: 317-333.
- Flynn, J. J. y Wyss, A. R. 1998. Recent advances in South American mammalian  
paleontology. *Trends in Ecology and Evolution* 13 (11): 449-454.
- Flynn, J. J., Marshall, L. G. y Guerrero, J. 1989a. Constraints of the Age of "Friasian"  
(Miocene) Faunas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9 (3): 20A.
- Flynn, J. J., Marshall, L. G., Guerrero, J. y Salinas, P. 1989b. Geochronology of middle  
Miocene ("Friasian" Land Mammal Age) faunas from Chile and Colombia. *Geological  
Society of America. Abstracts with Programs* 21: A133.
- Flynn, J. J., Croft, D. A., Charrier, R., Hérail, G. y Wyss, A. R. 2002a. The first Cenozoic  
Mammal Fauna from the Chilean Altiplano. *Journal of Vertebrate Paleontology. Rapid  
Communication* 22 (1): 200-206.
- Flynn, J. J., Novecek, M. J., Dason, H. E., Frassinetti, D., McKenna M. C., Norell, M. A.,  
Sears, K. E., Swisher III, C. C. y Wyss, A. R. 2002b. A new fossil mammal assemblage  
from the southern Chilean Andes: implications for geology, geochronology, and  
tectonics. *Journal of South American Earth Sciences* 15 (3): 285-302.
- Flynn, J. J., Wyss, A. R., Croft, D.A. y Charrier, R. 2003. The Tinguiririca Fauna, Chile:  
biochronology, paleoecology, biogeography, and a new earliest Oligocene South

- American Land Mammal "Age". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195: 229-259.
- Flynn, J. J., Charrier, R., Croft, D. A., Gans, P. B., Trystan, M. H., Wetherim, J. A. y Wyss, A. R. 2008. Chronologic implications of new Miocene mammals from the Cura-Mallín and Trapa Trapa formations, Laguna del Laja area, south central Chile. *Journal of South American Earth Sciences* 26: 412-423.
- Forasiepi, A. M., Martinelli, A. G., Zurita, A. E. y Ponce, H. 2009. Primer registro de *Glyptodon* Owen (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) para el Pleistoceno de la Provincia de Mendoza (Argentina). *Mastozoología Neotropical* 16 (1): 217-222.
- Frailey, C. D. 1988. The miocene vertebrates of Quebrada Honda, Bolivia. Part II (Edentata). *Occasional papers of the Museum of Natural History* 123: 1-13.
- Freguelli, J. 1930. Nomenclatura estratigráfica patagónica. *Anales de la Sociedad Científica de Santa Fe* 3: 1-117.
- Freguelli, J. 1941. Viaje a los territorios patagónicos del Neuquén y del Chubut. *Revista del Museo de la Plata. Nueva Serie*: 80-91.
- Furque, G. 1973. Descripción Geológica de la Hoja 58b, Lago Argentino. Provincia de Santa Cruz. Servicio Nacional Minero Geológico Boletín N° 140: 1-49.
- Furque, G. y Camacho, H. H. 1972. El Cretácico superior y Terciario de la región austral del lago Argentino (provincia de Santa Cruz). *IV Jornadas de Geología Argentina* (Buenos Aires). Actas 3: 61-75.
- Gaudin, T. J. 1995. The ear region of edentates and the phylogeny of the Tardigrada (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 15 (3): 672-705.
- Gaudin, T. J. 1999. The Morphology of Xenarthrous Vertebrae (Mammalia: Xenarthra). *Fieldiana. Geology. New Series* 41: 1-38.

- Gaudin, T. J. 2004. Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140 (2): 255-305.
- Gaudin, T. J. y McDonald, H. G. 2008. Morphology-based investigations of the phylogenetic relationships among extant and fossil xenarthras. pp: 24-36 en: S. F. Vizcaíno, Loughry, W. L. (eds). *The biology of Xenarthra*. University Press of Florida.
- Gaudin, T. J. y Wible, J. R. 2006. The Phylogeny of Living and Extinct Armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): A Craniodental Analysis. pp: 153-198 en: M. T. Carrano, Gaudin, R.J., Blob, W.R., Wible, J.R. (eds). *Amniote Paleobiology. Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles*. Chicago and London, The University of Chicago Press.
- Gaudin, T. J., Wible, J. R., Hopson J. A. y Turnbull, W. D. 1996. Reexamination of the morphological evidence for the Cohort Epitheria (Mammalia, Eutheria). *Journal of Mammalian Evolution* 3(1): 31-79.
- Gelfo, J. N., Goin, F. J., Woodburne, M. O. y De Muizon, C. 2009. Biochronological relationships of the earliest south american paleogene mammalian faunas. *Palaeontology* 52 (1): 251-269.
- Georgieff, S. M., Herbst, R., Esteban, G. I. y Nasif, N. 2004. Análisis paleoambiental y registro paleontológico de la Formación Desencuentro (Mioceno Superior), Alto de San Nicolás, La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 41 (1): 45-56.
- Giacosa, R. y Franchi, M. 2001. Hoja geológica 4772-III y 4772-IV, Lago Belgrano y Lago Posadas. Servicio Geológico Minero Argentino Boletín N° 256: 1-61.
- Gillette, D. D. y Ray, C. E. 1981. Glyptodonts of North America. *Smithsonian contributions to Paleobiology* 40: 1-255.

- González, L. R. y Scillato-Yané, G. J. 2007. El género *Vetelia* Ameghino (Xenarthra, Dasypodidae). Distribución cronológica y geográfica durante el Mioceno de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 44 (4): 21R.
- González, L. R. y 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, L. R., Scillato-Yané, G. J. y Tejedor, M. F. 2005. Diversidad de Cingulata (Mammalia, Xenarthra) en dos nuevas localidades santacruzenses (Mioceno) del oeste de la Provincia de Santa Cruz. *Ameghiniana* 42 (4): 31R.
- González, L. R., Tejedor, M. F. y Scillato-Yané, G. J. 2006. Los Dasypodidae de la Formación Pinturas (Mioceno inferior) Provincia de Santa Cruz. *Ameghiniana* 43 (4): 40 R.
- González, R. 1967. Geología de la Región de Lago Blanco y Paso río Mayo (Chubut). *Acta Geológica Lilloana* 9: 45-65.
- González, R. 1978. Descripción Geológica de las Hojas 49a, Lago Blanco y 49b, Paso Río Mayo. *Servicio Geológico Nacional Boletín* 154-155: 1-45.
- González Díaz, E. F., Ostera, H. A., Riggi, J. C. y Fauque, L. 1990. Una propuesta temporal acerca del Miembro Limay Chico (Ex "Rionegrense) de la Formación Caleufú, en el valle del río Collón Curá y adyacencias (SE. del Neuquén). *XI Congreso Geológico Argentino* (San Juan). Actas 2: 243-246.
- González Ruiz, L. R. y Scillato-Yané, G. J. 2009. A new Stegotheriini (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae) from the "Notohippidian" (early Miocene) of Patagonia. *Neuen Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaontologie* 252 (1): 81-90.
- González Ruiz, L. R., Zurita, A. E., Scillato-Yané, G. J. y Zamorano, M. (enviado). A new Glyptodontidae Gray, 1869 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the middle Miocene of central Patagonia, Argentina.

- Gregis Pitana, V. y Ribeiro, A. M. 2007. Novos materiais de *Propaopus* Ameghino 1881 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) do Pleistoceno final, Rio Grande do Sul, Brasil. *Anales de la Sociedad Argentina de Estudios Geográficos* 3 (2): 60-67.
- Groeber, P. 1927. Origen de los valles transversales de la cordillera patagónica. *Anales de la Sociedad Argentina de Estudios Geográficos* 2 (3): 438-450.
- Groeber, P. 1929. Líneas fundamentales de la geología del Neuquén, sur de Mendoza y regiones adyacentes. *Dirección General de Minas, Geología e Hidrología Publicación* 58: 1-110.
- Gutiérrez, M. A. y 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 (1): 53-68.
- Hatcher, J. B. 1897. On the Geology of Southern Patagonia. *The American Journal of Science* 4 (23) 37: 327-354.
- Hatcher, J. B. 1900. Sedimentary Rocks of Southern Patagonia. *The American Journal of Science* 9 (50) 8: 85-108.
- Hatcher, J. B. 1903. Narrative of the Expeditions Geography of Southern Patagonia. Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia 1896-1899. pp. 1-314 en W. B. Scott (ed). Princeton University, E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Nägele), Stuttgart, Volume I.
- Hill, R. V. 2006. Comparative anatomy and histology of xenarthran osteoderms. *Journal of Morphology* 267: 1441-1460.
- Hoffstetter, R. 1958. Xenarthra. Pp. 535-647 en: *Traité de Paléontologie*. P. J. Paris, Masson et Cie, Paris.
- Hoffstetter, R. 1968. Un gisement de Mammifères déséadiens (Oligocène inférieur) en Bolivie. *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences. Série D* 267: 1095-1097.

- Hoffstetter, R., Martinez, C. y Tomasi, P. 1972. Nouveaux gisements de Mamifères néogènes dans les couches rouges de l'Altiplano bolivien. *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences. Série D* 275: 739-274.
- International Code of Zoological Nomenclature (1999). International Commission on Zoological Nomenclature. International Trust for Zoological Nomenclature, London, 1-306.
- International Stratigraphic Chart. 2009. International Commission on Stratigraphy.
- Kay, F. R., Madden R. H., Vucetich, M. G., Carlini, A. A., Mazzoni, M. M, Re, G. H., Heizler, M., Sandeman, H. y Cifelli, R. L. 1999. Revised age of the Casamayoran South American Land Mammal Age: Climatic and biotic implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96 (23): 13235-13240.
- Kay, R. F., Vizcaíno, S. F., Bargo, S. M., Perry, J. M. G., Prevosti, F. J., Fernicola, J. C. 2008. Two new fossil vertebrate localities in the Santa Cruz Formation (late-early middle Miocene, Argentina), ~51° South latitude. *Journal of South American Earth Sciences* 25: 187-195.
- Kraglievich, L. 1930. La Formación Friaseana del río Frias, río Fénix, Laguna Blanca, etc., y su fauna de mamíferos. *Physis* 10 (35): 127-161.
- 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. *El siglo Ilustrado* 1- 136.
- Kramarz, A. G. 2001. Un nuevo roedor Adelphomyinae (Hystricognathi, Echimyidae) del Mioceno medio-inferior de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 38 (2): 163-168.
- Kramarz, A. G. 2002. Roedores chinchilloideos (Hystricognathi) de la Formación Pinturas, Mioceno temprano-medio de la provincia de Santa Cruz, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales. Nueva Serie* 4 (2): 167-180.

- Kramarz, A. G. 2004. Octodontoids and erithizontoids (Rodentia, Hystricognathi) from the Pinturas Formation, Early-Middle Miocene of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 41 (2): 199-216.
- Kramarz, A. G. 2006. *Neoreomys* and *Scleromys* (Rodentia, Hystricognathi) from the Pinturas Formation, late Early Miocene of Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales. Nueva Serie* 81 (1): 53-62.
- Kramarz, A. G. 2009. Adiciones al conocimiento de *Astrapothericulus* (Mammalia, Astrapotheria): anatomía cráneo-dentaria, diversidad y distribución. *Revista Brasileira de Paleontología* 12 (1): 55-66.
- Kramarz, A. G. y Bellosi, E. S. 2005. Hystricognathi rodents from the Pinturas Formation, Early-Middle Miocene of Patagonia, biostratigraphic and paleoenvironmental implications. *Journal of South American Earth Sciences* 18: 199-212.
- Kramarz, A. G. y Bond, M. 2005. Los Litopterna (Mammalia) de la Formación Pinturas, Mioceno Temprano-Medio de Patagonia. *Ameghiniana* 42(3): 611-625.
- Krapovickas, J. M., Tauber, A. A. y Rodríguez, P. 2008. Nuevo registro de *Protypotherium australe* Ameghino, 1887: implicancias bioestratigráficas en la Formación Santa Cruz. *XVII Congreso Geológico Argentino* (Jujuy). Actas 3:1020-1021.
- Krmpotic, C. M., Carlini, A. A. y Scillato-Yané, G. J. 2009a. The species of *Eutatus* (Mammalia, Xenarthra): Assessment, morphology and climate. *Quaternary International* 210: 66-75.
- Krmpotic, C., Ciancio, M. R., Barbeito, C., Mario, R. C. y Carlini, A. A. 2009b. Osteoderm morphology in recent and fossil euphractine xenarthrans. *Acta Zoológica* 90: 339-351.
- Lage, J. 1982. Descripción geológica de la Hoja 43 c, Gualjaina. Provincia del Chubut. *Servicio Geológico Nacional* 189: 1-72.
- Lahille, F. 1895. Contributions a l'étude des édentés a bandes mobiles de la république Argentine. *Anales del Museo de La Plata. Sección Zoológica* 2: 1-32.

- López, G. M., Vucetich, M. G., Carlini, A. A., Bond, M., Ciancio, M. R., Pérez, M. E, Arnal, M. y Olivares, A. I. Nuevos restos de mamíferos para la Formación Chinchas (Mioceno Temprano) en Las Hornillas, Cordillera Frontal de San Juan, Argentina. *Reunión anual de comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina y Conferencias: "Darwin, Lamarck y la Teoría de la evolución de las especies"*. (Ciudad Autónoma de Buenos Aires). Resúmenes: 55-56.
- Lydekker, R. 1894. Contribution to a knowledge of the fossil Vertebrates of Argentina. 2. The extinct Edentates of Argentina. *Anales del Museo de La Plata. Paleontología* 3: 1-118.
- Madden, R. H., Guerrero J., Kay R. F., Flynn, J. J., Swisher III C. C. y Walton A. H. 1997. The Laventan Stage and Age. pp. 499-519 en: M. R. H. Kay F. R., Cifelli R. L. y Flynn J. J. (eds). *Vertebrate Paleontology in the neotropics. The miocen fauna of La Venta*. Washington and London, Smithsonian institution Press.
- Madden, R. H., Carlini, A. A., Vucetich, M. G. y Kay, R. 2005. The paleontology of Gran Barranca: Evolution and environmental change through the middle cenozoic of patagonia. *XVI Congreso Geológico Argentino* (La Plata). Actas: 409-410.
- Marshall, L. G. 1976. Fossil Localities for Santacrucian (Early Miocene) Mammals, Santa Cruz Province, Southern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology* 50 (6): 1129-1142.
- Marshall, L. G. 1980. Systematics of the South American Marsupials Family Caenolestidae. *Fieldeana. Geology. New Series* 5: 1-145.
- Marshall, L. G. 1982. Calibration of the Age of Mammals in South America. *Geobios mémoire spécial* 6: 427-437.
- Marshall, L. G. 1982. Systematics of the South American Marsupial Family Microbiotheriidae. *Fieldeana. Geology. New Series* 10: 1-75.

- Marshall, L. G. 1985. Geochronology and Land-Mammal Biochronology of the Transamerican Faunal Interchange. pp. 49-85 en: F. G. a. W. Stehli, S. D. (eds). The Great American Biotic Interchange. New York and London, Plenum Press.
- Marshall, L. G. 1990. Fossil Marsupialia from the type friasian land mammal age (Miocene), alto río Cisnes, Chile. *Revista Geológica de Chile* 17 (1): 19-55.
- Marshall, L. G. y Pascual, R. 1977. Nuevos marsupiales Caenolestidae del "Piso Notohipidense" (SW de Santa Cruz, Patagonia) de Ameghino. Sus aportaciones a la cronología y evolución de las comunidades de mamíferos sudamericanos. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia"* 2 (4): 91-122.
- Marshall, L. G. y Pascual, R. 1978. Una escala temporal radiométrica preliminar de las edades-mamífero del cenozoico medio y tardío sudamericano. *Obra del Centenario del Museo de La Plata. Paleontología* 5: 11-28.
- Marshall, L. G. y Salinas, P. 1990. Stratigraphy of the Rio Frias Formation (Miocene), along the Alto Río Cisnes, Aisen, Chile. *Revista Geológica de Chile* 17 (1): 57-87.
- Marshall, L. G., Pascual, R., Curtis, G. H. y Drake, R. E. 1977. South American Geochronology: Radiometric Time Scale for Middle to Late Tertiary Mammal-Bearing Horizons in Patagonia. *Science* 195 (4284): 1325-1328.
- Marshall, L. G., Hoffstetter, R. y Pascual, R. 1983. Mammals and Stratigraphy: Geochronology of the continental mammal-bearing tertiary of South America. *Palaeovertebrata* 1-93.
- Marshall, L. G., Berta, A. Hoffstetter, R., Pascual, R., Reig, O., Bombin, M., Mones, A. 1984. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mamal-bearing Quaternary of South America. *Palaeovertebrata*: 1-76.

- Marshall, L. G., Drake, R. E., Curtis, G. H., Butler, R. F., Flanagan K. M. y Naeser C. W. 1986. Geochronology of type satacrucian (middle tertiary) land mammal age, Patagonia, Argentina. *The Journal of Geology* 94 (4): 449-457.
- Martin, G. M. y Tejedor, M. F. 2007. Nueva especie de *Pseudonotictis* Ameghino (Metatheria, Sparassodonta, Hathliacynidae) del Mioceno Medio de Chubut noroccidental, Argentina. *Ameghiniana* 44 (4): 747-750.
- Matthew, S. C. 1973. Notes on open nomenclature and synonymy lists. *Paleontology* 16 (4): 713-719.
- Mayr, E. 1969. Principles of systematic zoology. McGraw-Hill, New York. 429 pp.
- Mayr, E. 1971. Methods and strategies in taxonomic research. *Systematic Zoology* 20 (4): 426-433.
- Mazzoni, M. M. 1993. Sedimentación Colloncurensis en las provincias de Río Negro y Neuquén. *Ameghiniana* 30 (3): 351.
- Mazzoni, M. M. y Benvenuto, A. 1990. Radiometric ages of tertiary ignimbrites and the Collon Cura Formation, northwestern Patagonia. *XI Congreso Geológico Argentino* (San Juan). Actas I: 87-90.
- Mazzoni, M. M. y Stura, S. 1990. El Miembro Ignimbrítico Pilcaniyeu, Formación Collón-Curá (Mioceno), provincias de Río Negro y Neuquén. *III Reunión Argentina de Sedimentología* (San Juan). Actas: 187-192.
- McDonald, H. G. 2003. Xenarthran skeletal anatomy: primitive or derived? (Mammalia, Xenarthra). Morphological studies in fossil and extant Xenarthra (Mammalia). *Senckenbergiana biologica* 83 (1): 5-17.
- McKenna, M. C. y Bell, S.K. 1997. Classification of Mammals Above the Species Level. New York, Columbia University Press. 631 pp.

- Mercerat, A. 1891. Datos sobre restos de Mamíferos fósiles pertenecientes a los Bruta conservados en el Museo de La Plata y procedentes de los terrenos eocenos de patagonia. *Revista del Museo de La Plata* 2: 5-46.
- Mercerat, A. 1893. Contribución a la Geología de la Patagonia. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 36 (2-3): 5-103.
- Mercerat, A. 1896. Essai de Classification des Terrains Sédimentaires du Versant Oriental de la Patagonie Australe. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 5 (2) 2: 105-130.
- Mercerat, A. 1897. Coupes Géologiques de la Patagonie Australe. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 5 (2) 2: 309-319.
- Mones, A. 1986. Paleovertebrata Sudamericana. Catálogo sistemático de los vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I. Lista preliminar y bibliografía. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 82: 1-625.
- Mones, A. 1987. Sobre tres especies de Gliptodontes del Uruguay (Mammalia: Cingulata: Glyptodontidae). *IV Congreso Latinoamericano de Paleontología* (Bolivia) *Memoria* 1: 500-515.
- Mones, A. 1989. Nomen dubium vs. nomen vanum. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9 (2): 233-234.
- Moreno, F. P. 1882. Patagonia resto de un continente hoy sumergido. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 14: 97-131.
- Moreno, F. P. 1879. Viaje a la Patagonia Austral emprendido bajo los auspicios del Gobierno Nacional (1867-1877). Imprenta de La Nación. Buenos Aires. 460 pp.
- Moreno, F. P. y Mercerat, A. 1891. Notas sobre algunas especies de un género aberrante de los Dasypoda (eoceno de Patagonia) conservadas en el Museo de La Plata. *Revista del Museo de La Plata* 2 (1): 57-63.
- Moyano, C. M. 1887. Exploración de los ríos Gallegos, Coile, Santa Cruz y Canales del Pacífico. *Publicación oficial*: 1-114.

- Murphy, W. J., Eizirik, E., O'Brien, S. J., Madsen, O., Scally, M., Douady, C. J., Teeling, E., Ryder, O. A., *et al.* 2001. Resolution of the Early Placental Mammal Radiation Using Bayesian Phylogenetics. *Science* 294 (5550): 2348-2351.
- Oiso, Y. 1991. New Land Mammal Locality of Middle Miocene (Colloncuran) Age from Nazareno, Southern Bolivia. Santa Cruz Bolivia. *Revista técnica de YPF* 1 (12) 3-4: 653-672.
- Oliveira, E. V. y Berqvist., L. P. 1998. A new Paleocene Armadillo (Mammalia, Dasypodoidea) from the Itaboraí Basin, Brazil. 35-40 pp. en: *Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial 5. Paleógeno de América del Sur y de la Provincia Antártica.*
- Ortiz-Jaureguizar, E. 1986. Evolución de las comunidades de mamíferos cenozoicos sudamericanos; un estudio basado en técnicas de análisis multivariado. *IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Mendoza). Actas 2: 191-218.
- Ortiz-Jaureguizar, E. y Cladera, G. A. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid environments* 66: 498-532.
- Owen, R. 1846. Notices of some Fossil Mammalia of South America. *Report of the Sixteenth meeting of the British Association for the Advancement of science. Transactions of the sections*: 65-67.
- Owen, R. 1853a. Description of some species of the extinct genus *Nesodon*. *Annals and Magazine of Natural History* 2 (11) 64: 318-319.
- Owen, R. 1853b. Description of some species of the extinct genus *Nesodon*, with remarks on the primary group (Toxodontia) of hoofed quadrupeds, to which that genus is referable. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 143: 291 - 310.
- Pardiñas, U. 1991. Primer registro de primates y otros vertebrados para la Formación Collón Curá (Mioceno medio) del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 28 (1-2): 197-199.

- Pascual, R. 1970. Evolución de comunidades, cambios faunísticos e integraciones biocenóticas de los vertebrados cenozoicos de Argentina. *IV Congreso Latinoamericano de Zoología* (Caracas, Venezuela). Actas 2: 991-1088.
- Pascual, R. 1984. La sucesión de las Edades-Mamífero, de los climas y del diastrofismo sudamericanos durante el Cenozoico: fenómenos concurrentes. *Anales de la Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 36: 15-37.
- Pascual, R. 1986. Evolución de los vertebrados Cenozoicos: Sumario de los principales hitos. *IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Mendoza). Actas 2: 209-218.
- Pascual, R. 1961. Un nuevo *Cardiomyinae* (Rodentia, Caviidae) de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno inferior) de la Provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 2 (4): 61-71.
- Pascual, R. 2006. Evolution and Geography: The Biogeographic History of South American Land Mammals. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93 (2): 209-230.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, O. E. 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados del terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 7 (3-4): 372-412.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, O. 1973. Las unidades estratigráficas del terciario portadoras de mamíferos. Su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastróficos. *V Congreso Geológico Argentino* (Carlos Paz, Córdoba). Actas 3: 293-338.
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar, E. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23-60.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E. J., Gondar, D. y Tonni, E. 1965. Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. *Anales de la comisión de Investigación científica* 6: 165-193.

- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E. J., Gondar, D. G. y Tonni E. P. 1966. Vertebrata. pp. 1-202 en: A. V. Borrello (ed), *Paleontografía Bonaerense. Vertebrata I*. Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires. Buenos Aires.
- Pascual, R., Bondesio, P., Scillato-Yané, G. J., Vucetich, M. G. y Gasparini Z. B. 1978. Vertebrados. *VII Congreso Geológico Argentino* (Neuquén). Relatorio: 177-184.
- Pascual, R., Bondesio, P., Vucetich, M. G., Scillato-Yané, G. J. Bond, M. y Tonni, E. P. 1984. Vertebrados fósiles Cenozoicos. *IX Congreso Geológico Argentino* (S. C. de Bariloche). Relatorio 2 (9): 439-461.
- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E. y Prado, J. L. 1996. Land Mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. *Munchner Geowiss* 30: 265-319.
- Pascual, R., Carlini, A. A., Bond, M. y Goin, F. J. 2002. Mamíferos Cenozoicos. pp. 533-544 en: M. J. Haller (ed). Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. *XV Congreso Geológico Argentino* (El Calafate). Relatorio II-11.
- Patterson, B., Turnbull, W. D. y Segall, W. 1989. The ear region in Xenarthrans (= Edentata: Mammalia). Part I (Cingulates). *Fieldiana. Geology*. New Series 18: 1-46.
- Paula Couto, J. C. 1979. Tratado de Paleomastozoología. *Academia Brasileira de Ciencias*. Río de Janeiro. 590 pp.
- Perea, D. 2005. *Pseudoplohohorus absolutus* n. sp. (Xenarthra, Glyptodontidae), variabilidad en Sclerocalyptinae y redefinición de una biozona del Mioceno Superior de Uruguay. *Ameghiniana* 42 (1): 175-190.
- Perea, D. y Scillato-Yané, G. J. 1995. *Proeuphractus limpidus* Ameghino, 1886 (Xenarthra, Dasypodidae, Euphractini): Osteología comparada del cráneo y elementos de la coraza asociados (Neógeno de Uruguay). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Geológica* 90 (1-4): 125-130.
- Petersen, C. S. 1946. Estudios geológicos en la región del Río Chubut Medio. *Dirección General de Minas y Geología Boletín* 59: 1-137.

- Plosziewcz, J. V. y Ramos, A. V. 1977. Estratigrafía y tectónica de la Sierra de Payaniyeu (Chubut). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 32 (3): 209-226.
- Porpino, K. d. O., Fernicola, J. C. y Bergqvist, L. P. 2009. A new Cingulate (Mammalia, Xenarthra), *Pachyarmatherium brasiliense* sp. nov., from the late Pleistocene of Northeastern Brazil. *Journal of Vertebrate paleontology* 29 (3): 881-893.
- Rabassa, J. 1978. Estratigrafía de la región Pilcaniyeu. Comallo, Provincia de Río Negro. *VII Congreso Geológico Argentino* (Buenos Aires). Actas I: 731-746.
- Rae, T. C., Bown, T. M. y Fleagle, J. G. 1996. New Palaeothentid Marsupials (Caenolestoidea) from Early Miocene of Patagonian Argentina. *American Museum Novitates* 3165: 1-10.
- Ramos, V. A. 1976. Estratigrafía de los lagos La Plata y Fontana. Provincia del Chubut. República Argentina. *I Congreso Geológico Chileno* (Santiago). Actas: 43-64.
- Ramos, V. A. 1981. Descripción geológica de la Hoja 47ab-Lago Fontana, Provincia del Chubut. Servicio Geológico Nacional. Boletín 183: 1-135.
- Redford, K.H. y Eisenberg, J. F. 1992. Mammals of the Neotropics. The Southern Cone. University of Chicago, Chicago. 430 pp.
- Riccardi, A. C. y Rolleri, E. O. 1980. Cordillera Patagónica Austral. pp. 1173-1306 en: Geología Regional Argentina. *Academia Nacional de Ciencias* (Córdoba) Tomo II.
- Riggi, J. C. 1958. Resumen geológico de la zona de los lagos Pueyrredón y Posadas, provincia de Santa Cruz. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 12 (2): 65-97.
- Rose, K. D., Emry, R. J., Gaudin, T. J. y Storch, J. 2005. Xenarthra and Pholidota. pp 106–126 en: Rose, K. D. y Archibald, J. D. (eds). *The rise of placental mammals: origins and relationships of the major extant clades*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Roth, S. 1899. Apuntes sobre la geología y la paleontología de los territorios del Río Negro y Neuquén. *Revista del Museo de La Plata* 9: 141-172.

- Roth, S. 1908. Beitrag zur Gliederung der Sedimentablagerungen in Patagonien und der Pampasregion. *Neuen Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaontologie* 26: 92-150.
- Roth, S. 1920. Investigaciones geológicas en la Llanura Pampeana. *Revista del Museo de La Plata* 25 (1) 3: 135-342.
- Roth, S. 1925. Investigaciones geológicas en la región norte de la patagonia durante los años 1897 a 1899. IV La región al sudeste del río Corcovado hasta el lago Fontana. *Revista del Museo de La Plata* 28: 146-180.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 25: 1-247.
- Rusconi, C. 1946. Presencia de Mamíferos Terciarios en San Juan. *Publicaciones del Instituto de fisiografía y Geología (Rosario)* 25: 1-11.
- Saint-André, P. A. 1996. Deux nouveaux Édentés (Mammalia, Xenarthra) *Trachycalyptoides achirensis* nov. gen. et nov. sp. (Glyptodontidae, Sclerocalyptinae) et *Xyophorus villarroeli* nov. sp. (Megatheriidae, Nothrotheriinae) du Huayquérien (Miocène supérieur) de l'Altiplano bolivien. *Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle* 4 (18) 1: 79-106.
- Savage, D. E. 1962. Cenozoic Geochronology of the fossil mammals of the western hemisphere." *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigaciones de las Ciencias Naturales* 8 (4): 53-67.
- Schultz, P. H., Zárate, M., Hames, B., Koeberl, C., Bunch, T., Storzer, D., Renne, P. y Wittke, J. 2004. The Quaternary impact record from the Pampas, Argentina. *Earth and Planetary Science letters* 219: 221-228.
- Scillato-Yané, G. J. 1975a. Nuevo género de Dasypodidae (Edentata, Xenarthra) del Plioceno de Catamarca (Argentina). Algunas consideraciones filogenéticas y zoogeográficas

- sobre los Euphractini. *I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Tucumán). Actas 2: 449-461.
- Scillato-Yané, G. J. 1975b. Presencia de *Macroeuphractus retusus* (Xenarthra, Dasypodidae) en el Plioceno del Area Mesopotamia (Argentina). *Ameghiniana* 12 (4): 322-328.
- Scillato-Yané, G. J. 1976. Sobre un Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) de Edad Riochiquense (Paleoceno Superior) de Itaboraí, Brasil. *Anales de la Academia Brasileira de Ciências* 48 (3): 529-530.
- Scillato-Yané, G. J. 1977. Sur quelques Glyptodontidae nouveaux (Mammalia, Edentata) du Déséadien (Oligocène inférieur) de Patagonie (Argentine). *Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle* 3 (48) 64: 249-262.
- Scillato-Yané, G. J. 1979. Notas sobre los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno del territorio Argentino. I Los restos de Edad Chasiquense (Plioceno inferior) del sur de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 14 (1-4): 133-144.
- Scillato-Yané, G. J. 1980. Catálogo de los Dasypodidae fósiles (Mammalia, Edentata) de la República Argentina. *II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología* (Buenos Aires). Actas 3: 7-36.
- Scillato-Yané, G. J. 1981. Nuevos Tardigrada (Mammalia, Edentata) del "Notohipidense" (Edad Santacrucense, Mioceno temprano) de Patagonia (Argentina). Su importancia bioestratigráfica y paleoambiental. *VIII Congreso Geológico Argentino* (San Luis). Actas 4: 679-689.
- Scillato-Yané, G. J. 1982. *Los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno y Pleistoceno de Argentina*. Facultas de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 159 pp. Tesis Doctoral Inédita.
- Scillato-Yané, G. J. 1986. Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). *IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Mendoza). Actas 2: 151-155.

- Scillato-Yané, G. J. y Vucetich, M. G. 1982. Los Mamíferos del "Notohippidense" (Edad Santacrucense, Mioceno temprano) de Patagonia. Analisis Paleoambiental y Paleobiogeográfico. *III Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Corrientes). Resúmenes: 33.
- Scillato-Yané, G. J. y Carlini, A. A. 1998. Nuevos Xenarthra del Friasense (Mioceno medio) de Argentina. *Studia Geologica Salmanticensia* 34: 43-67.
- Scillato-Yané, G. J. y Carlini, A. A. 1999. Nuevos Xenarthra del Mioceno de Quebrada Honda, Bolivia. *Congreso Internacional. Evolución Neotropical del Cenozoico Programa y Resúmenes*: 39.
- Scillato-Yané, G. J., Carlini, A. A. y Vizcaíno, S. F. 1993. Los Xenarthra (Mammalia, Edentata) del Mioceno Medio de Argentina. *Ameghiniana* 30 (3): 352.
- Scillato-Yané, G. J., Vizcaíno, S. F. y Carlini, A. A. 1989. Cingulata (Mammalia, Edentata) del Mioceno de Río Cisnes (Chile). *Ameghiniana* 26 (3-4): 250 R.
- Scillato-Yané, G. J., Carlini, A. A., Tonni, E. P. y Noriega, J. I. 2005. Paleobiogeography of the late Pleistocene pampatheres of South America. *Journal of South American Earth Sciences* 20: 131-138.
- Scillato-Yané, G. J., Krmptotic, C. M. y Esteban, G. I. 2010. The species of genus *Chasicotatus* Scillato-Yané (Eutatini, Dasypodidae). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27 (1): 43-55.
- Scott, W. B. 1903. Mammalia of the Santa Cruz BEds Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899. pp. 1-106 (1. Dasypoda) y 107-277 (2. Glyptodonta) en: W. B. Scott (ed). Princeton University, E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Nägele), Stuttgart Volume V (Paleontology) Part I (Edentata).
- Scott, W. B. 1932. Mammalia of the Santa Cruz BEds Reports of the Princeton Expedition to Patagonia. 1896-1899. pp 157-192 (Nature and Origin of the Santa Cruz Fauna). With additional notes on the Entelonychia and Astrapotheria) en: W. B. Scott (ed) Princeton

- University, E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Nägele), Stuttgart Volume VII (Paleontology) Part III.
- Simpson, G. G. 1935. Early and Middle Tertiary Geology of the Gaiman Region, Chubut, Argentina. *American Museum Novitates* 775: 1-29.
- Simpson, G. G. 1940. Review of the Mammal-Bearing Tertiary of South America. *Proceedings of the American Philosophical Society* 83 (5): 649-709.
- Simpson, G. G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: 350.
- Simpson, G. G. 1947. A Miocene Glyptodont from Venezuela. *American Museum Novitates* 1368: 1-10.
- 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.
- Simpson, G. G. 1971. Clasificación, terminología y nomenclatura provinciales para el cenozoico mamalífero. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 26 (3): 281-297.
- Soibelzon, E., Carlini, A. A., Tonni, E. P. y Soibelzon, L. H. 2006. *Chaetophractus vellerosus* (Mammalia: Dasypodidae) in the Ensenadan (Early-Middle Pleistocene) of the southeastern Pampean region (Argentina). Paleozoogeographical and paleoclimatic aspects. *Neuen Jahrbuch fur Mineralogie, Geologie und Palaontologie* 12: 734-748.
- Soria, M. F. 1981. Los Litopterna del Colhuehuapense (Oligoceno tardío) de la Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigaciones de las Ciencias Naturales Zoológicas* 3 (1): 1-54.
- Soria, M. F. 2001. Los Protheroheriidae (Litopterna, Mammalia), sistemática, origen y filogenia. *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 1: 1-167.
- Tauber, A. A. 1991. Esquema bioestratigráfico preliminar de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior), entre las rías del Coyle y de Gallegos, Provincia de Santa Cruz. *Ameghiniana* 28 (3-4): 413.

- Tauber, A. A. 1994. *Estratigrafía y Vertebrados fósiles de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior) en la costa Atlántica entre las rías del Coyle y de Gallegos, Provincia de Santa Cruz, República Argentina*. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. 422 pp. Tesis Doctoral inédita.
- Tauber, A. A. 1996. Los representantes del género *Protypotherium* (Mammalia, Notoungulata, Interatheriidae) del Mioceno temprano del sudeste de la provincia de Santa Cruz, República Argentina. *Academia Nacional de Ciencias. Miscelanea* 95: 1-29.
- Tauber, A. A. 1997a. Bioestratigrafía de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior) en el extremo sudeste de la Patagonia. *Ameghiniana* 34 (4): 413-426.
- Tauber, A. A. 1997b. Paleoecología de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior) en el extremo sudeste de La Patagonia. *Ameghiniana* 34 (4): 517-529.
- Tauber, A. A. 1999. Los Vertebrados de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior-medio) en el extremo sureste de la Patagonia y su significado paleoecológico. *Revista Española de Paleontología* 14 (2): 173-182.
- Tauber, A. A., Kay, R. F. y Luna, C. 2004a. Killik Aike Norte, una localidad clásica de la Formación Santa Cruz (Mioceno Temprano-Medio), Patagonia Argentina. *Ameghiniana* 41 (4): 63R-64R.
- Tauber, A. A., Kay, R. F., Luna, C. y Palacios, M. E. 2004b. Aspectos paleoambientales de la Formación Santa Cruz (Mioceno Temprano-Medio) en Kilik Aike Norte, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 41 (4): 20R.
- Tauber, A. A., Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S., Kay, R. F. y Luna, C. 2004c. Aspectos bioestratigráficos de la Formación Santa Cruz (Mioceno Temprano-Medio) de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 41 (4): 64R.

- Tauber, A. A., Luna, C. A. y Palacios, M. E. 2005. El registro de *Necrolestes patagonensis* Ameghino, 1891 (Mammalia) en la Formación Santa Cruz (Mioceno), Patagonia Austral. *XVI Congreso Geológico Argentino* (La Plata). Actas 5: 157-164.
- Tejedor, M. F. 2002. Primate canines from the early Miocene Pinturas Formation, Southern Argentina. *Journal of Human Evolution* 43: 127-141.
- Tejedor, M. F. 2005a. New Fossil Platyrrhine from Argentina. *Folia Primatologica* 76: 146-150.
- Tejedor, M. F. 2005b. New specimens of *Soriacebus adrianae* Fleagle, 1990, with comments on pithecin primates from the Miocene of Patagonia. *Ameghiniana* 42 (1): 249-251.
- Tejedor, M. F. y Rosemberger, A. L. 2008. A neotype for *Homunculus patagonicus* Ameghino, 1891, and a New Interpretation of the Taxon. *PaleoAnthropology*: 67-81.
- Tejedor, M. F., Tauber, A. A., Rosenberger, A. L., Swisher III, C. C. y Palacio, M. E. 2006. New primate genus from the Miocene of Argentina. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103 (14): 5437-5441.
- Tejedor, M. F., Goin, F. J., Gelfo, J. N., López, G., Bond, M., Carlini, A. A., Scillato-Yané, G. J., Woodburne, M. O., *et al.* 2009. New early Eocene Mammalian Fauna from Western Patagonia, Argentina. *American Museum Novitates* 3638: 1-43.
- Tonni, E. P. y Quiroga, J. C. 1987. Esquema de estratigrafía mamiferiana para el Cenozoico de América del Sur. *X Congresso Brasileiro de Paleontología* (Río de Janeiro, Brasil). Anais 1: 215-220.
- Tournouër, M. A. 1903. Note Sur La Géologie et la Paléontologie de la Patagonie. *Bulletin de la Société Géologique de France* 4 (3) 1: 463-379.
- Trouessart, E. L. 1898. Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium. Nova editio (prima completa). 4: 665-998. Riedlander y Sohn. Berolini.
- Trouessart, E. L. 1905. Catalogus mammalium tan viventium quam fossilium. Quinquennale supplementum. 3-4: 547-929. Friedländer y Sohn, Berolini.

- Ugarte, F. R. E. 1956. El grupo de Río Zeballos en el flanco occidental de la meseta Buenos Aires (Provincia de Santa Cruz). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 11: 202-216.
- Vera Torres, J. A. 1994. *Estratigrafía. Principios y Métodos*. Editorial Rueda. 806 pp.
- Verzi, D. H., Montalvo, C. I. y Deschamps, C. M. 2008. Biostratigraphy and biochronology of the Late Miocene of central Argentina: Evidence from rodents and taphonomy. *Geobios* 41: 145-155.
- Villafañe, A. L., Ortiz-Jaureguizar, E. y Bond, M. 2006. Cambios en la riqueza taxonómica y en las tasas de primera y última aparición de los Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) durante el Cenozoico. *Estudios Geológicos* 62 (1): 155-166.
- Villafañe, A. L., Pérez, M. E., Abello, M. A., Bedaton, E. y Bond, M. 2008. Nueva localidad fosilífera del Mioceno medio en el noroeste de la provincia del Chubut. *III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados* (Neuquén). Actas. Resúmenes: 265.
- Villaroel, C. A. 1983. Descripción *Asterostemma? acostae*, nueva especie de propalaehoplophorino (Glyptodontidae, Mammalia) del Mioceno de La Venta, Colombia. *Geología Norandina* 7: 29-34.
- Vizcaíno, S. F. 1990. *Sistemática y evolución de los Dasypodinae Bonaparte, 1838 (Mammalia, Dasypodidae)*. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 300 pp. Tesis Doctoral Inédita.
- Vizcaíno, S. F. 1994. La identidad Taxonómica de *Stegotheriopsis gaimanensis* Bordas (Mammalia, Edentata) del Colhuehuapense (Oligoceno tardío-Mioceno temprano) de Chubut, Argentina. Implicancias biocronológicas. *Ameghiniana* 31 (4): 379-380.
- Vizcaíno, S. F. 1994. Mecánica masticatoria de *Stegotherium tessellatum* Ameghino (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno de Santa Cruz (Argentina). Algunos aspectos paleoecológicos relacionados. *Ameghiniana* 31: 283-290.

- Vizcaíno, S. F. 2009. The teeth of the "toothless": novelties and key innovations in the evolution of xenarthrans (Mammalia, Xenarthra). *Paleobiology* 35 (3): 343-366.
- Vizcaíno, S. F. y Bargo, M. S. 1993. Los armadillos (Mammalia, Dasypodidae) de La Toma (Partido de Coronel Pringles) y otros sitios arqueológicos de la provincia de Buenos Aires. Consideraciones paleoambientales. *Ameghiniana* 30 (4): 435-443.
- Vizcaíno, S. F. y Fariña, R. 1994. Caracterización trófica de los armadillos (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae) de Edad Santacruceña (Mioceno temprano) de Patagonia (Argentina). *Acta Geológica Leopoldensia* 17 (39/1): 191-200.
- Vizcaíno, S. F. y Fariña, R. 1997. Diet and locomotion of the armadillo *Peltephilus*: a new view. *Lethaia* 30: 79-88.
- Vizcaíno, S. F., Rinderknecht, A. y Czerwonogora, A. 2003. An enigmatic Cingulata (Mammalia: Xenarthra) from the late Miocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23 (4): 981-983.
- Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S., Kay R. F. y Milne, N. 2006. The armadillos (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae) of the Santa Cruz Formation (early-middle Miocene): An approach to their paleobiology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 237: 255-269.
- Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S., Kay, R. F., Fariña, R. A., Di Giacomo, M., Perry, J. M. G., Prevosti, F. J., Toledo, N., Cassini, G. H., Fernicola, J. C. 2010. A baseline paleoecological study for the Santa Cruz Formation (late-early Miocene) at the Atlantic coast of Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 292: 507-519.
- Volkheimer, W. 1964. Estratigrafía de la zona extraandina del departamento de Cushamen (Chubut). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 19 (2): 85-107.
- Volkheimer, W. y Lage, J. 1981. Descripción geológica de la Hoja 42c, Cerro Mirador. provincia del Chubut. *Servicio Geológico Nacional Boletín* 181: 1-71.

- Vucetich, M. G. 1994. La fauna de roedores de la formación cerro boleadoras (Mioceno inferior?) en la provincia de santa Cruz (Argentina). *Acta Geológica Leopoldensia* 17 (39/1): 365-374.
- Vucetich, M. G., Massoni, M. M. y Pardiñas, U. F. 1993. Los roedores de la Formación Collón Curá (Mioceno medio) y la Ignimbrita Pilcaniyeu, Cañadón del Tordillo, Neuquén. *Ameghiniana* 30 (4): 361-381.
- Vucetich, M. G., Vieytes, E.C., Kramarz, A. y Carlini, A.A. 2005. Los roedores Caviomorfos de gran barranca: aportes bioestratigráficos y paleoambientales. *XVI Congreso Geológico Argentino* (La Plata). Actas: 413-414.
- Wetzel, R. M. 1985. The Identification and Distribution of Recent Xenarthra (=Edentata). pp 5-21 en: G. G. Montgomery (ed). *Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*. Washington and London, Smithsonian Institution Press.
- Wetzel, R. M. 1982. Systematics, distribution, ecology, and conservation of South American Edentates. *Special publication Pymatuning Laboratory of Ecology* 6: 345-375.
- Wichmann, R. 1934. Contribución al conocimiento geológico de los territorios del Neuquén y del Río Negro. *Dirección de Minas y Geología Boletín* 39: 1-27.
- Winge, H. 1915. Hordfune og nulevende Gumlere (Edentata) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. Med Udsigt over Gumlernes indbyrdes Slaegtskab. *E. Museo Lundi* 3 (2): 1-321.
- Wood, A. E. y Patterson., B. 1959. The rodents of the Deseadan Oligocene of Patagonia and the Beginnings of South American rodent Evolution. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 120 (3): 1-428.
- Woodburne, M. O. 1977. Definition and characterization in mammalian chronostratigraphy. *Journal of Paleontology* 51 (2): 220-234.
- Yepes, J. 1928. Los «Edentata» Argentinos. Sistemática y Distribución. *Revista de la Universidad de Buenos Aires* 2 (5) 1: 1-55.

- Yrigoyen, M. R. 1969. Problemas estratigráficos del Terciario de Argentina. *Ameghiniana* 6 (4): 315-329.
- Zarate, M. A. 1993. El contexto geológico en la Paleontología. *Ameghiniana* 30 (3): 354-355.
- Zarate, M. A., Schultz, P. H., Blasi, A., Heil, C., King, J. y Hames, W. 2007. Geology and geochronology of type Chasicuan (late Miocene) mammal-bearing deposits of Buenos Aires. *Journal of South American Earth Sciences* 23 81-90.
- Zurita, A. E. 2002. Nuevo gliptodonte (Mammalia, Glyptodontoidea) del Cuaternario de la provincia de Chaco (Argentina). *Ameghiniana* 39 (2): 175-182.
- Zurita, A. E. 2007. *Sistemática y evolución de los Hoplophorini (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae. Mioceno tardío-Holoceno temprano). Importancia bioestratigráfica, paleobiogeográfica y paleoambiental*. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 363 pp. Tesis Doctoral inédita.
- Zurita, A. E. y Tomassini R. 2006. Revisión de un Hoplophorini poco conocido, "*Sclerocalyptus*" *lineatus* Ameghino (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae) de edad Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano) de la Argentina. *Studia Geologica Salmanticensia* 42: 11-20.
- Zurita, A. E. y Ferrero, B. S. 2009. Una nueva especie de *Neuryurus* Ameghino (Mammalia, Glyptodontidae) en el Pleistoceno tardío de la Mesopotamia de Argentina. *Geobios* 42 662-673.
- Zurita, A. E., Scillato-Yané, G. J., Carlini, A. A. 2005. Paleozoogeographic, biostratigraphic, and systematic aspects of the Genus *Sclerocalyptus* Ameghino, 1981 (Xenarthra, Glyptodontidae) of Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 20: 121-129.
- Zurita, A. E., Soibelzon, E. y Carlini, A. A. 2006. *Neuryurus* (Xenarthra, Glyptodontidae) in the Lujanian (late Pleistocene - early Holocene) of the Pampean region. *Neuen Jahrbuch fur Mineralogie, Geologie und Palaontologie* 2: 77-88.

- Zurita, A. E., Carlini, A. A., Scillato-Yané, G. J. 2008. A new species of *Neosclerocalyptus* Paula Couto, 1957 (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae) from the middle Pleistocene of the Pampean region, Argentina. *Geodiversitas* 30 (4): 779-791.
- Zurita, A. E., Miño-Boilini, A. R., Soibelzon, E., Carlini, A. A. y Paredes Ríos, F. 2009a. The diversity of Glyptodontidae (Xenarthra, Cingulata) in the Tarija Valley (Bolivia): systematic, biostratigraphic and paleobiogeographic aspects of a particular assemblage. *Neuen Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaontologie* 25 (1/2): 225-237.
- Zurita, A. E., Soibelzon, E., Scillato-Yané, G. J. y Cenizo, M. 2009b. The earliest record of *Neuryurus* Ameghino (Mammalia, Glyptodontidae, Hoplophorinae). *Alcheringa* 33: 49-57.

## CAPÍTULO 9. LÁMINAS

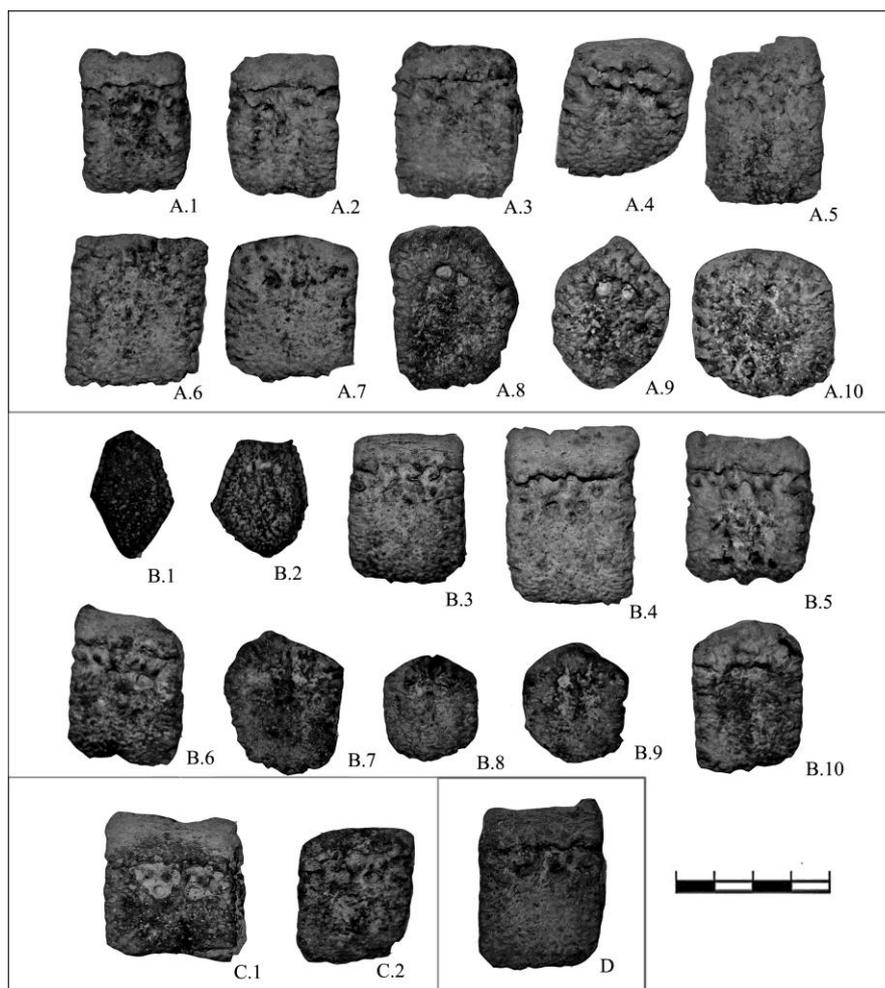
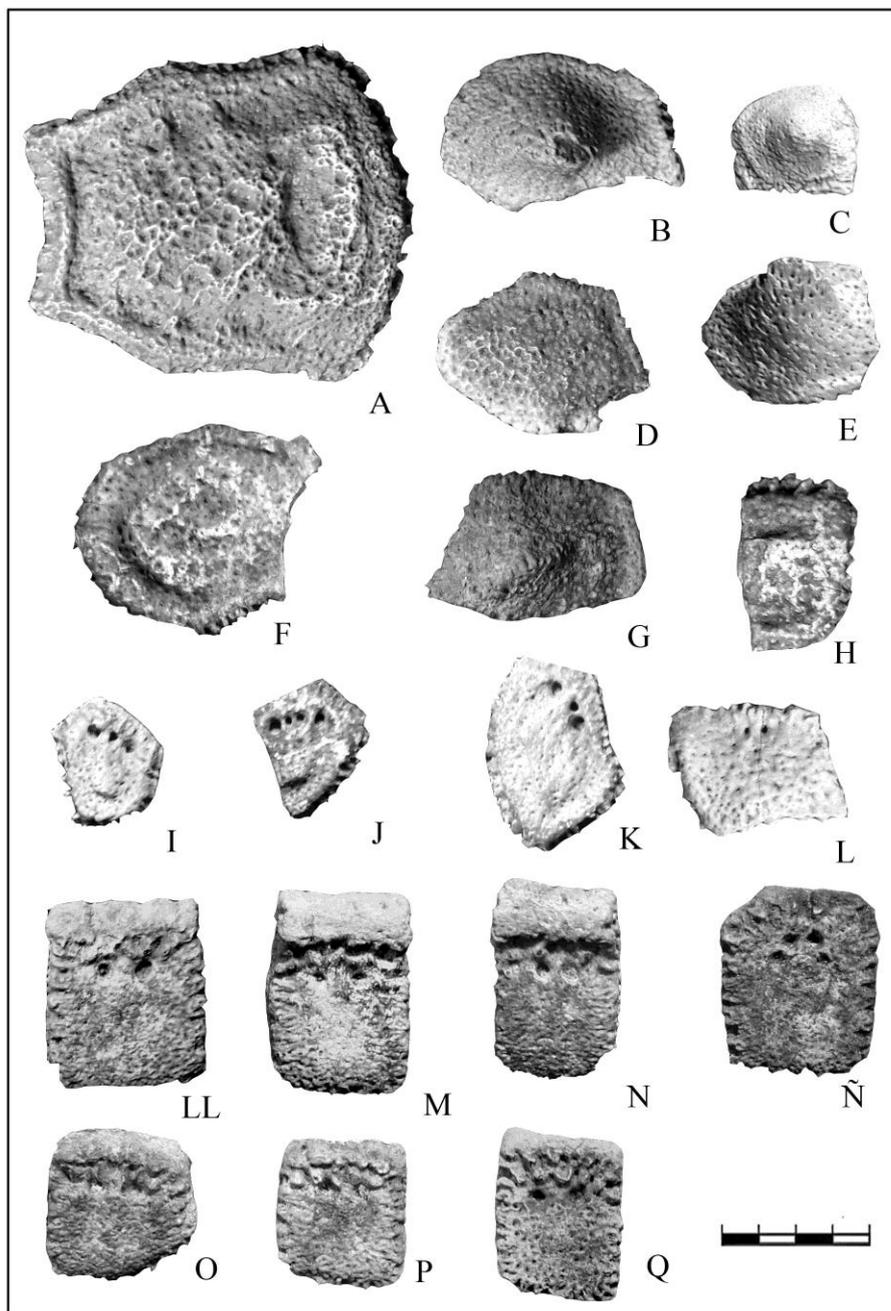


Lámina 1. *Peltephilus strepens* [parte del sintipo (?), MLP 55-XII-13-132, MLP 69-IX-9-18 y MLP 67-VIII-13-12]. Fig. A (MLP 55-XII-13-132), A.1-A.10, osteoderms de la coraza dorsal. Fig. B (MLP 69-IX-9-18), B.1-B.2, osteoderms cefálicos laterales; B.3-B.10, osteoderms de la coraza dorsal. Fig. C (MLP 67-VIII-13-12), C.1-C.3, osteoderms de la coraza dorsal. Fig. D (MLP 69-VIII-22-7), osteodermo e la coraza dorsal. Escala 2 cm.



**Lámina 2. *Peltephilus strepens* (MACN A 771). Fig. A, osteodermo cefálico central; B-L, osteoderms cefálicos laterales; LL-Q, osteoderms de la coraza dorsal. Escala 2 cm.**

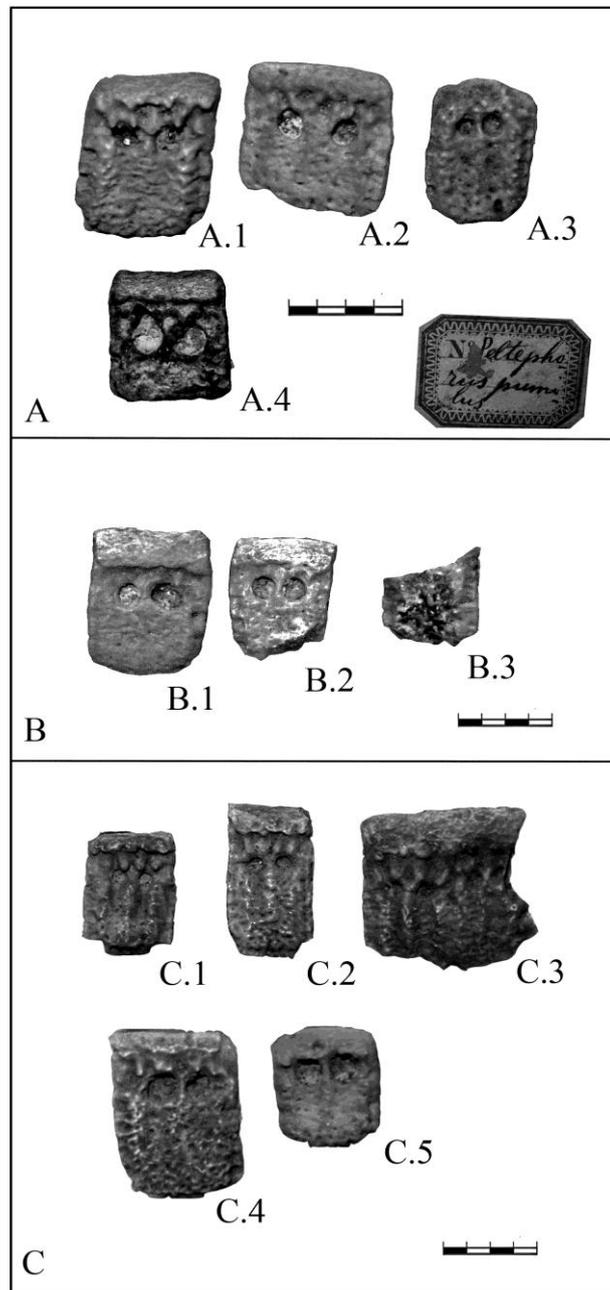
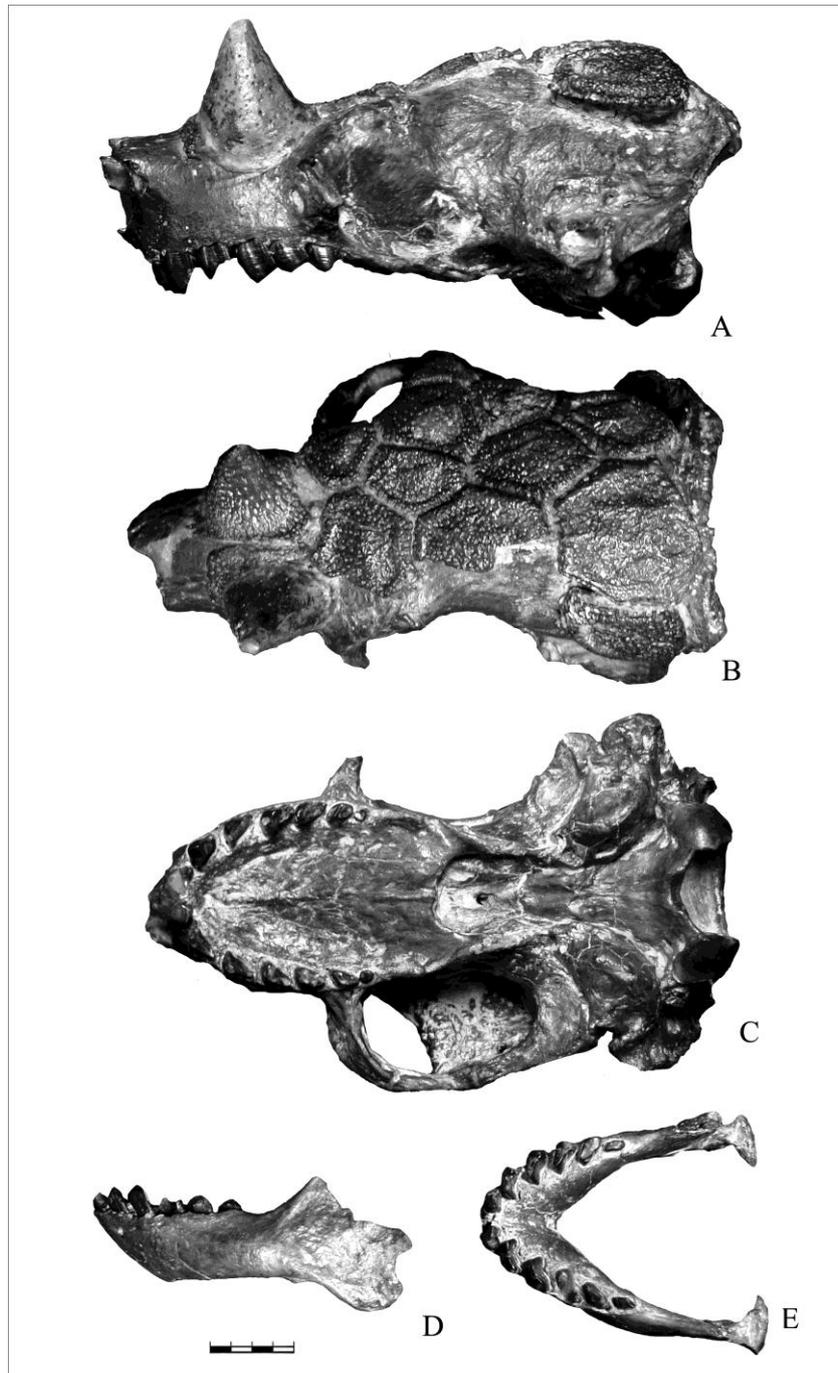
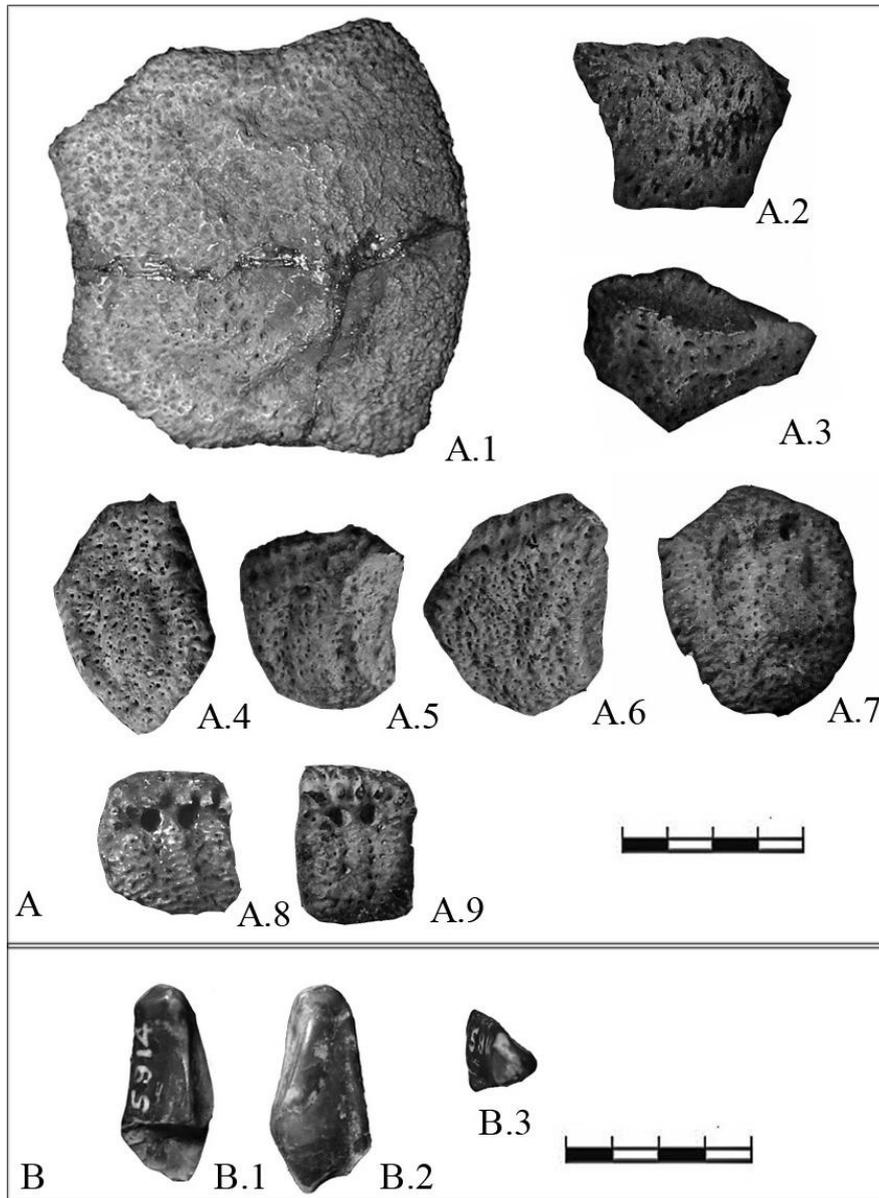


Lámina 3. *Peltephilus pumilus* [posible sintipo (?), MLP 67-XI-13-1 a 3 y MLP 67-VIII-12-1c]. Fig. A (MLP 67-XI-13-1 a 3), A.1-A.4, osteoderms de la coraza dorsal. Fig. B (MLP 67-VIII-12-1c), B.1-B.3, osteoderms de la coraza dorsal. Fig. C (MACN A 866-870), C1-C5, osteoderms de la coraza dorsal. Escala 1 cm.



**Lámina 4. *Peltephilus* sp. (MACN A 7784-7798). Fig. A, cráneo vista lateral; B, vista dorsal; C, vista palatal; D, hemimandíbula izq. vista labial; E, mandíbula vista oclusal. Escala 2 cm.**



**Lámina 5. *Peltephilus giganteus* (sintipo, MACN A 4891-4900 y MACN A 5914). Fig. A (MACN A 4891-4900), A.1, osteodermo cefálico central; A.2-A-7, osteoderms cefálicos laterales; A.8-A-9, osteoderms de la coraza dorsal. Fig. B (MACN A4891-4900), B.1, incisiforme vista lingual; B.2, vista labial; B.3, vista oclusal. Escala 2 cm.**

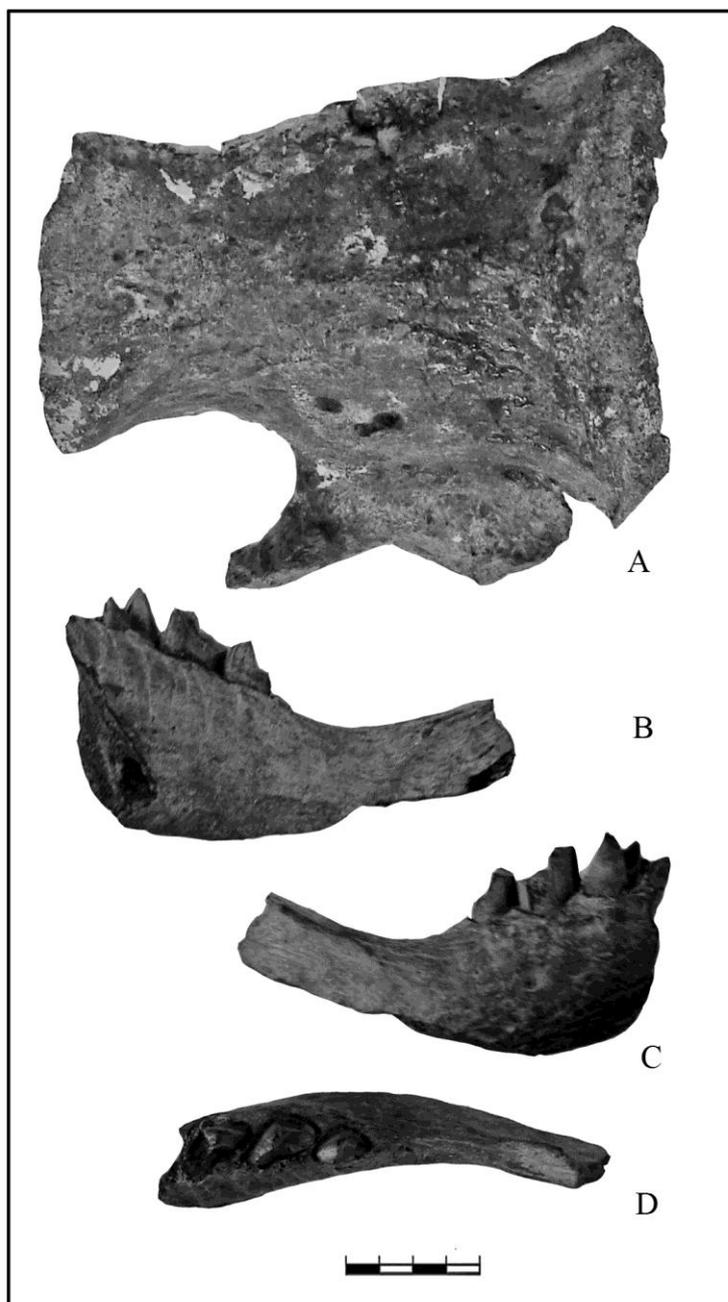


Lámina 6. *Epipeltephilus recurvus* (holotipo, MACN A 11641). Fig. A, cráneo vista dorsal; B, hemimandíbula izq. vista labial; C, vista lingual; D, vista oclusal. Escala 2 cm

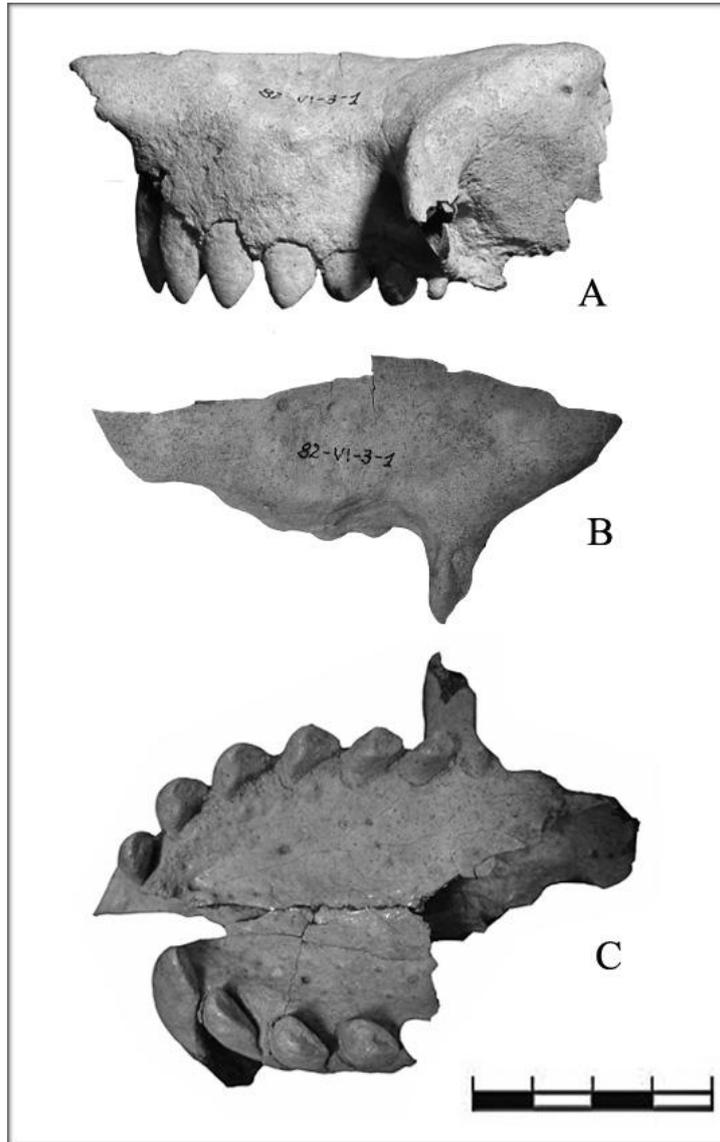
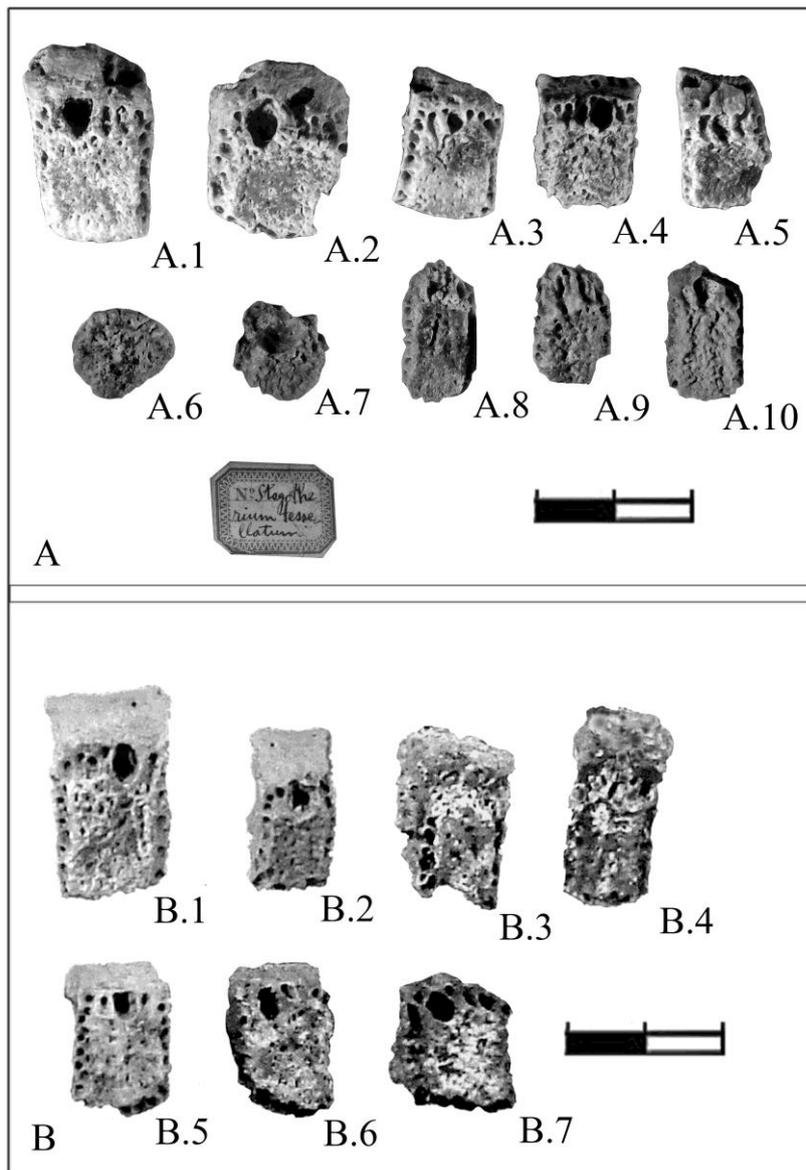


Lámina 7. Peltephilidae sp. nov. (?)(MLP 82-VI-3-1). Fig. A, cráneo vista lateral; Fig. B, cráneo vista dorsal; Fig. C, cráneo vista palatal. Escala 5 cm.



**Lámina 8. *Stegotherium tessellatum*. Fig. A (MLP 68-VI-25-438), A.1-A.5 y A.8-A.10; osteoderms de la coraza dorsal; A.6 y A.7, osteoderms cefálicos. Fig. B (MACN A 781-785), B.1 (Lectotipo), osteodermo de la coraza dorsal; B.2 y B.5-B.7 (paralectotipo), osteoderms de la coraza dorsal; B.3 y B.4, osteoderms de la coraza dorsal. Escala 1 cm**



Lámina 9. *Stegotherium tauberi* (holotipo, YMP PU 15565). Fig. A, cráneo vista lateral; B, vista dorsal; C, vista palatal; D, hemimandíbula der. vista lingual; E, vista labial; E, vista oclusal. Escala 5 cm.

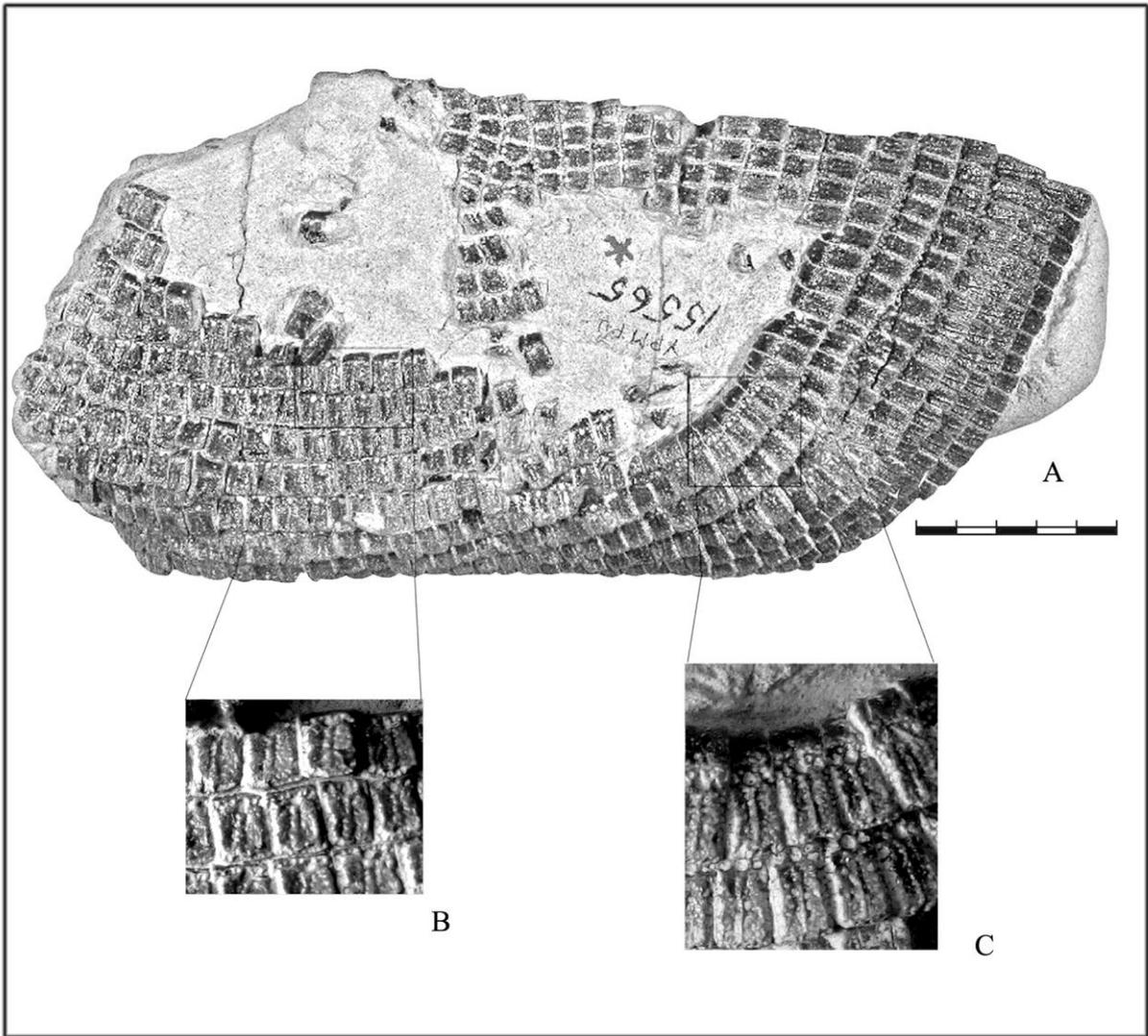


Lámina 10. *Stegotherium tauberi* (holotipo, YMP PU 15565). Fig. A, coraza dorsal; B, detalle de osteodermos de la región anterior; C, detalle de osteodermos de la región media. Escala 5 cm.

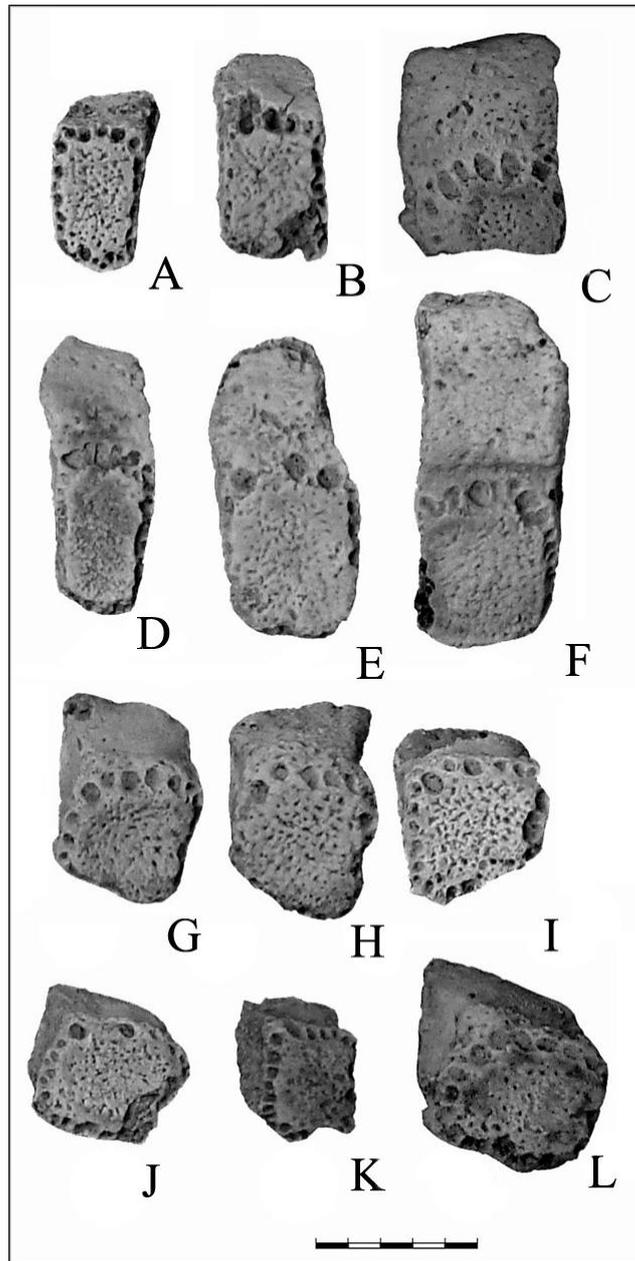


Lámina 11. *Stegotherium notohippidensis* (parte del holotipo, MLP 84-III-5-101). Figs. A-C, osteoderms de la región anterior de la coraza dorsal; D-F, región media; G-L, región posterior. Escala 1 cm.

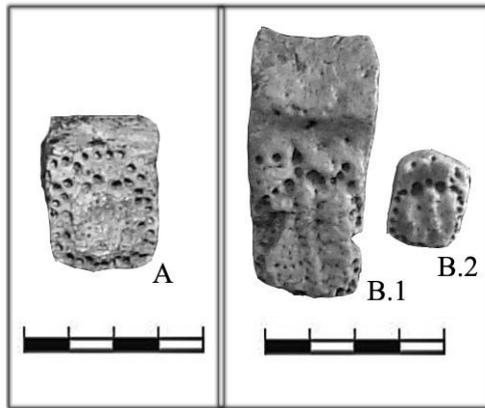


Lámina 12. Fig. A, *Stegotherium* sp. 1 (MLP 91-IV-1-66), osteodermo de la coraza dorsal.  
 Fig. B, *Stegotherium* sp. 2 (MPM-PV-MAN-009), osteodermos de la coraza dorsal. Escala  
 1 cm.

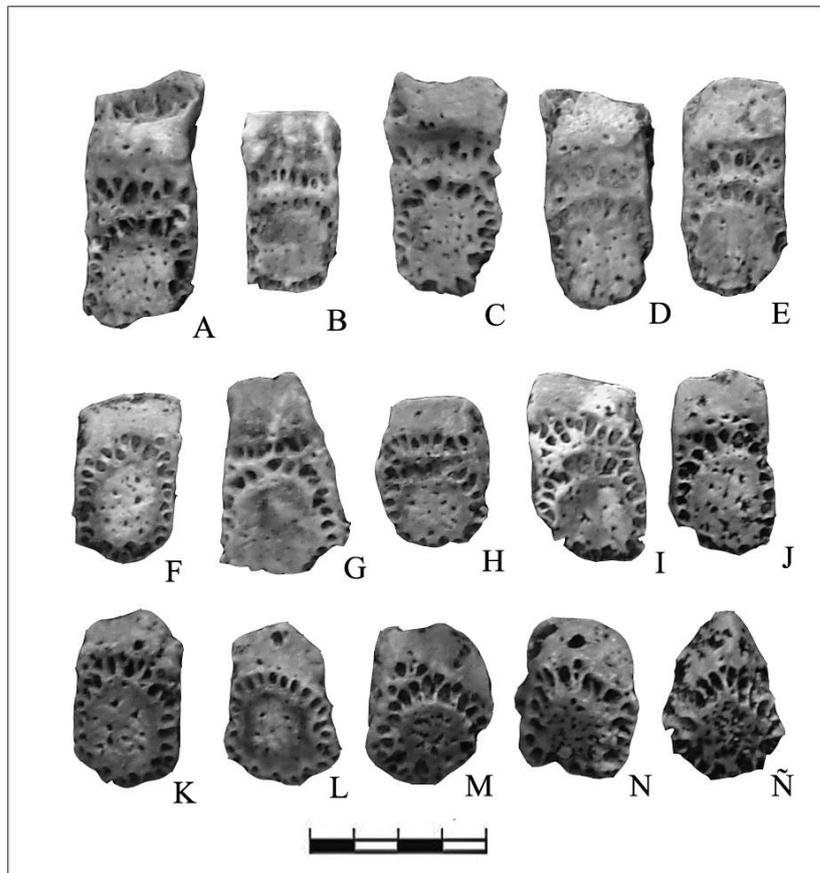


Lámina 13. *Stegotherium* sp. nov. (parte del sintipo, MPM-PV-PINT- O33). Fig.  
 A-Ñ, osteodermos de la coraza dorsal. Escala 1 cm.

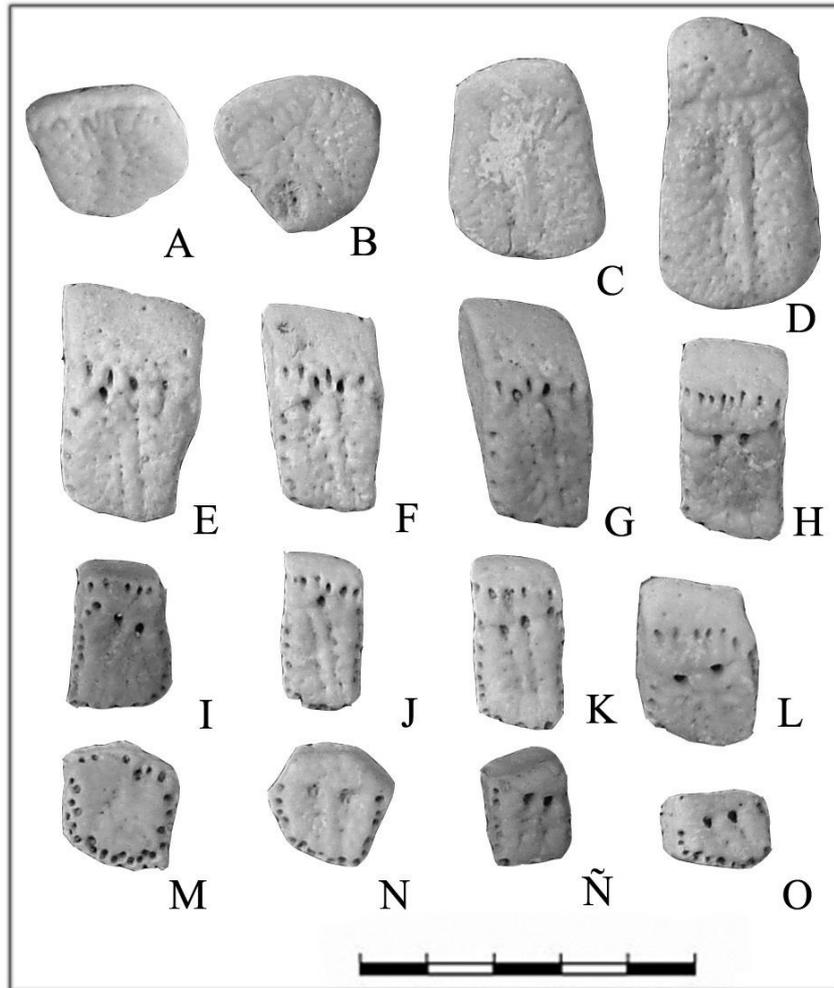


Lámina 14. *Stegotherium variegatum* (parte del sintipo, MACN A16280). Figs. A-O, osteoderms de la coraza dorsal. Escala 2 cm.

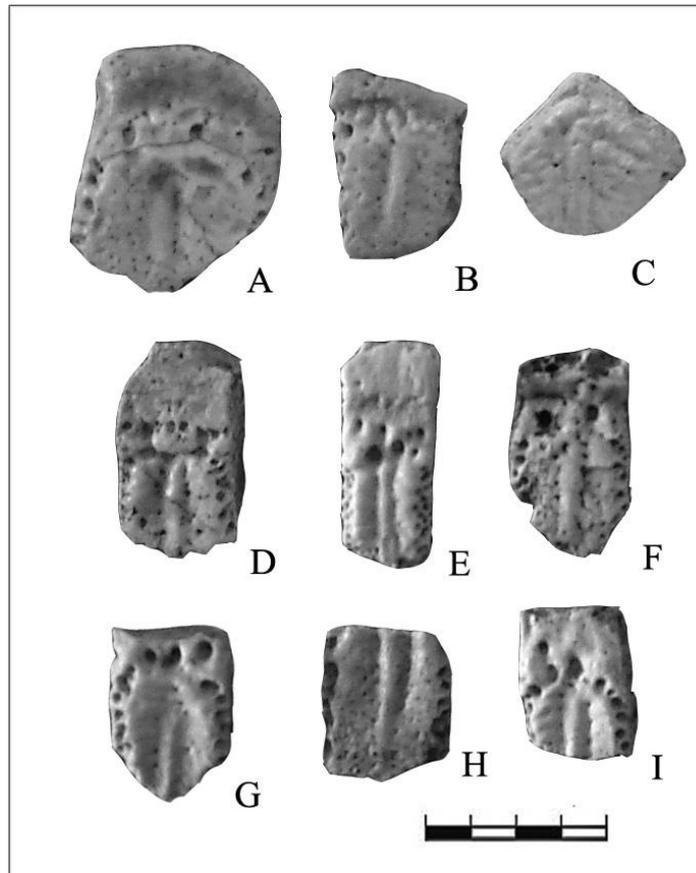


Lámina 15. *Stegotherium variegatum*. Fig. A-I, osteodermos de la coraza dorsal (MPM-PV-PINT-024). Escala 1 cm.

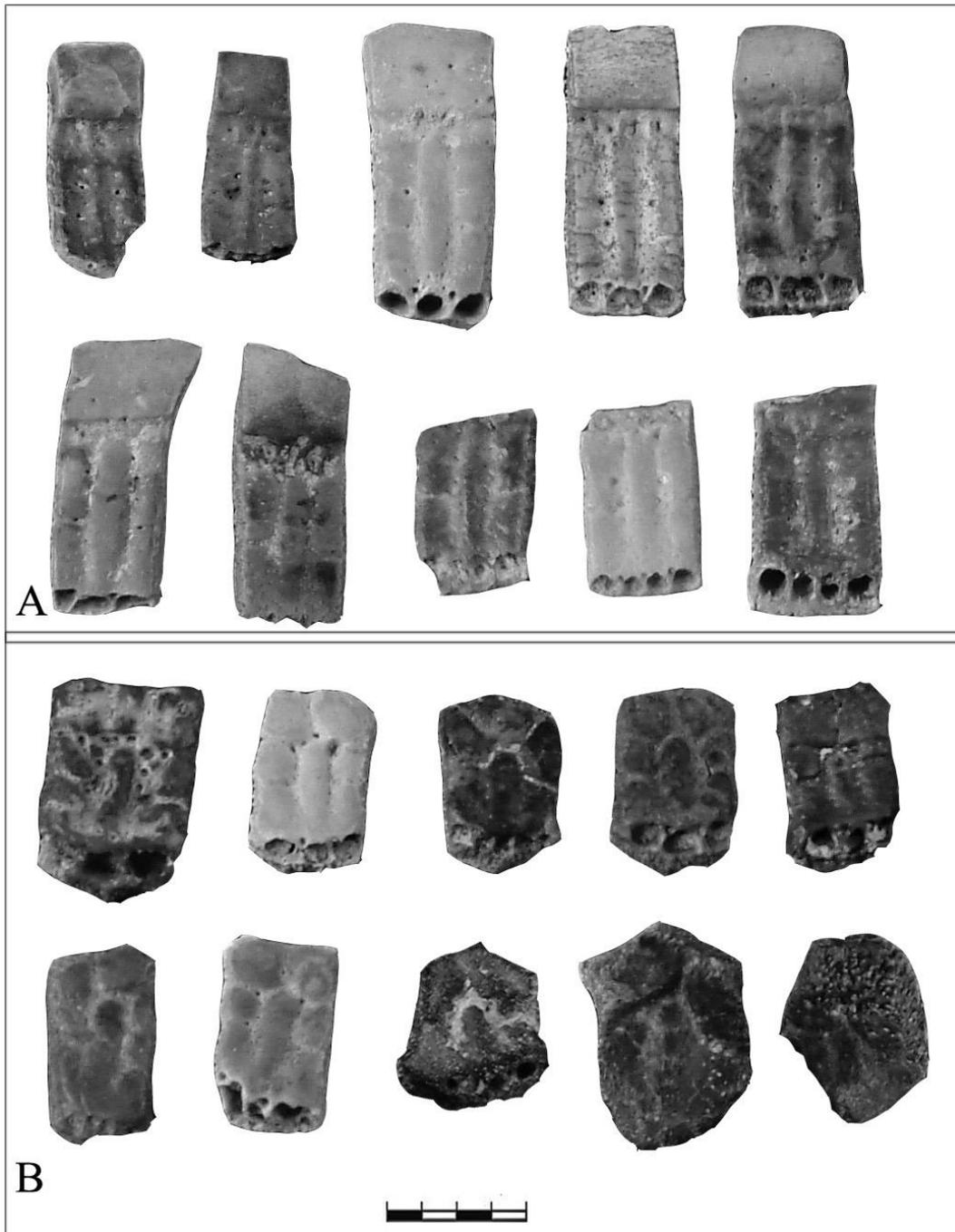


Lámina 16. *Stenotatus patagonicus* (parte del posible sintipo, MLP 67-VIII-12-1a). Fig.

A, osteoderms móviles de la coraza dorsal; B, osteoderms fijos de la coraza dorsal.

Escala 1 cm.

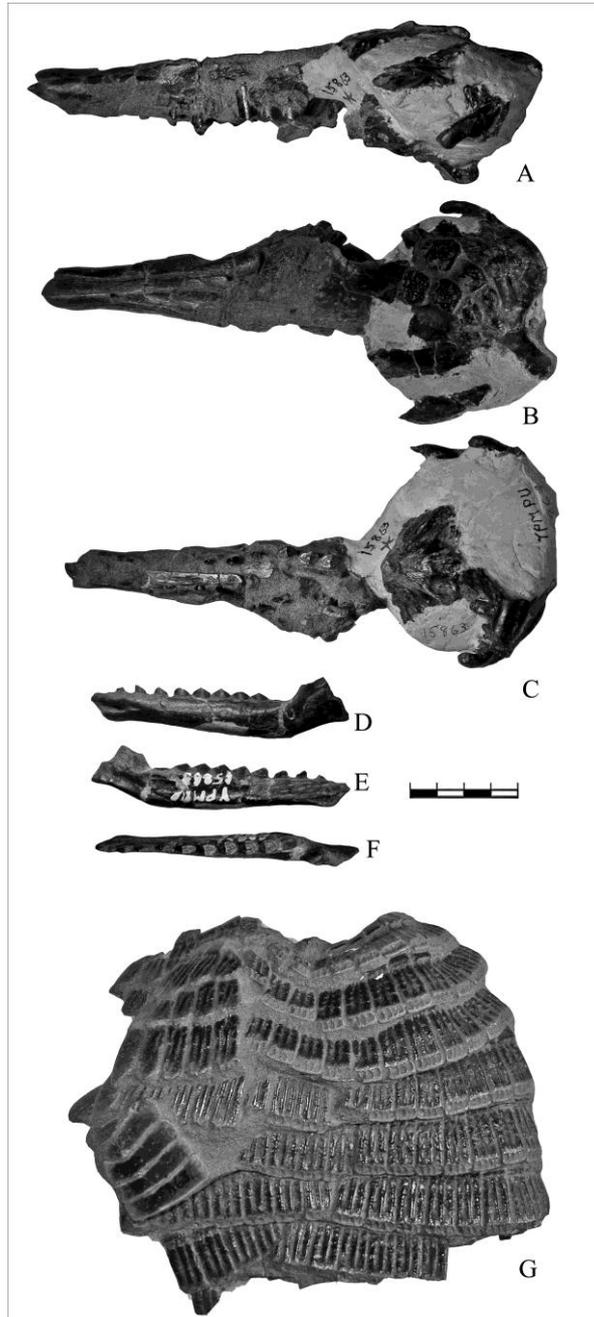


Lámina 17. *Stenotatus patagonicus*. YPM PU 15863. Fig. A, cráneo vista lateral; B, vista dorsal; C, vista ventral; D, hemimandíbula izq. vista labial; E, vista lingual; F, vista oclusal; G, porción de coraza dorsal. Escala 2 cm.

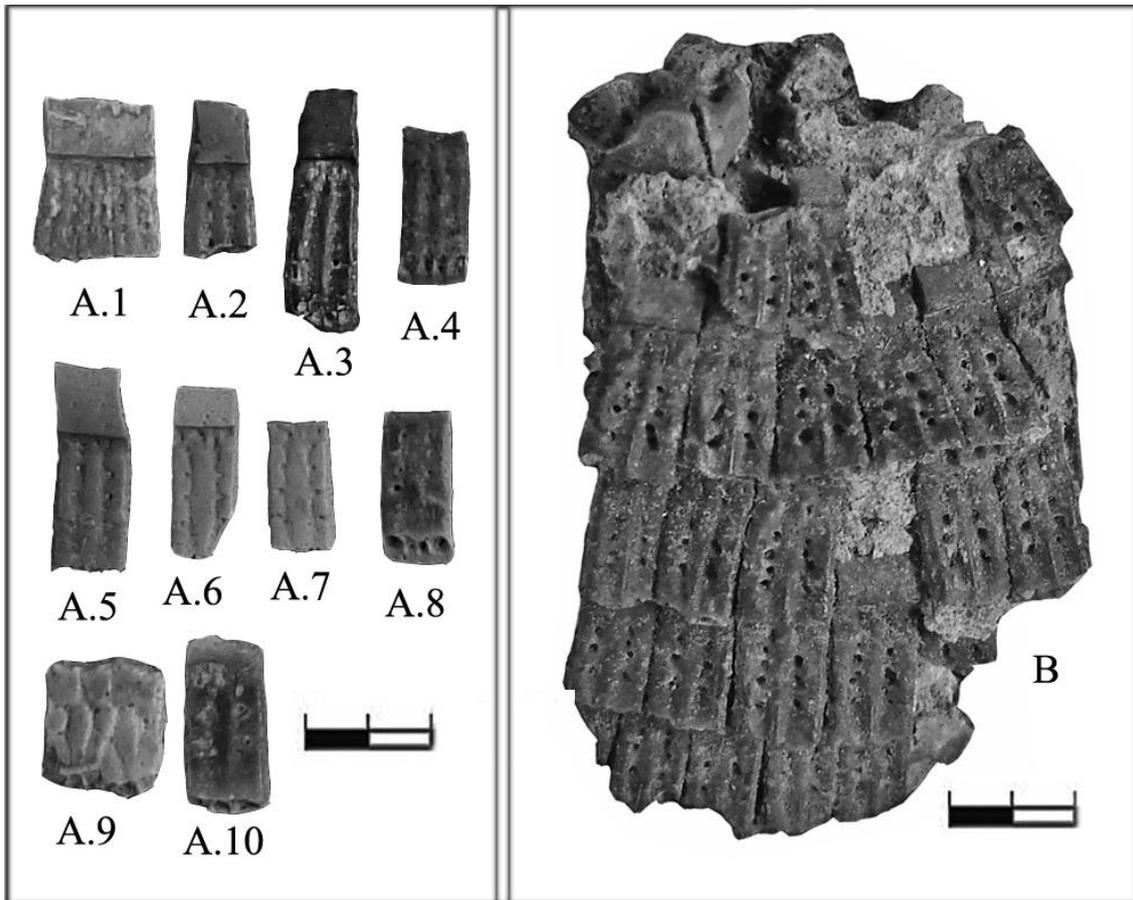


Lámina 18. *Stenotatus hesternus*. Fig. A (sintipo, MACN A871-878), A.1-A-8, osteoderms móviles de la coraza; A.9-A.10, osteoderms fijos de la coraza. Fig. B (MACN 4873), región de coraza con osteoderms móviles. Escala 1 cm.

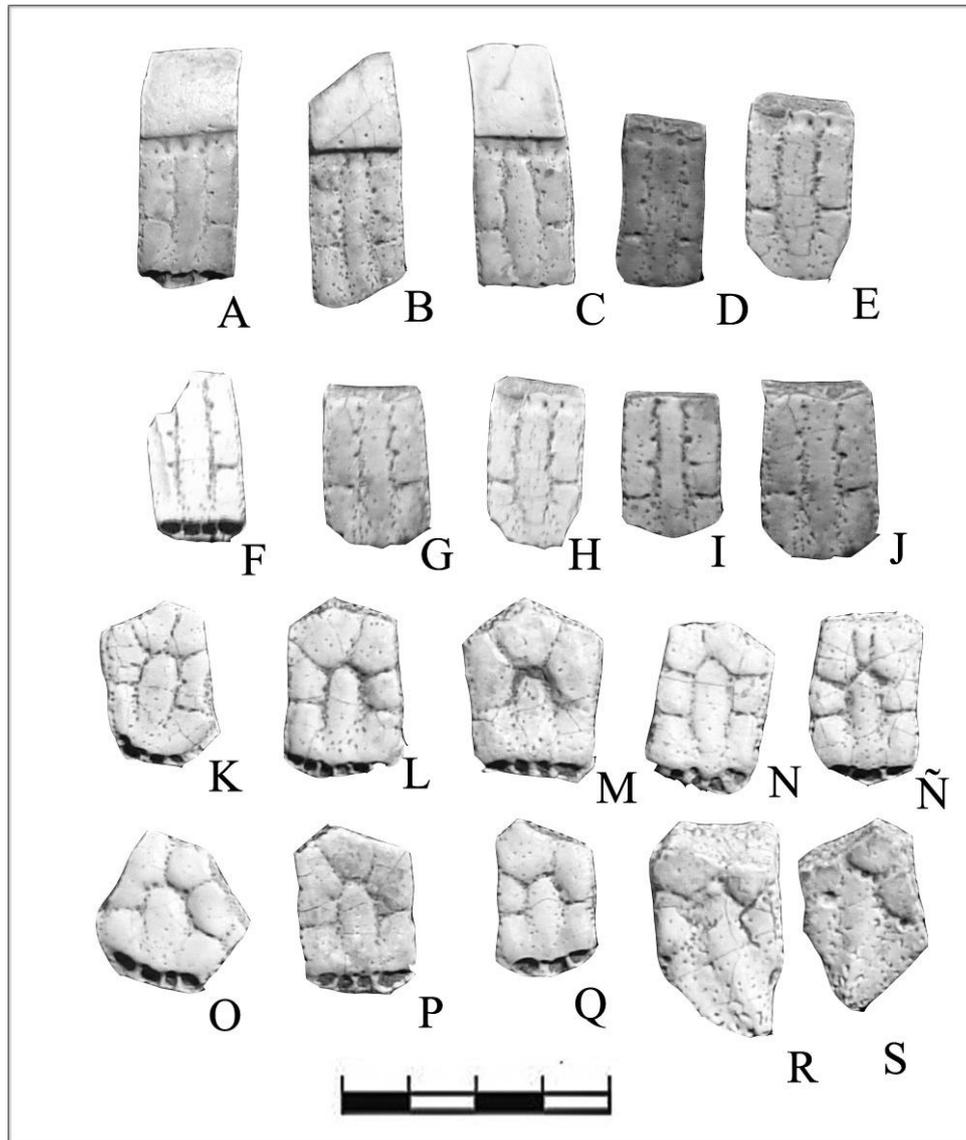
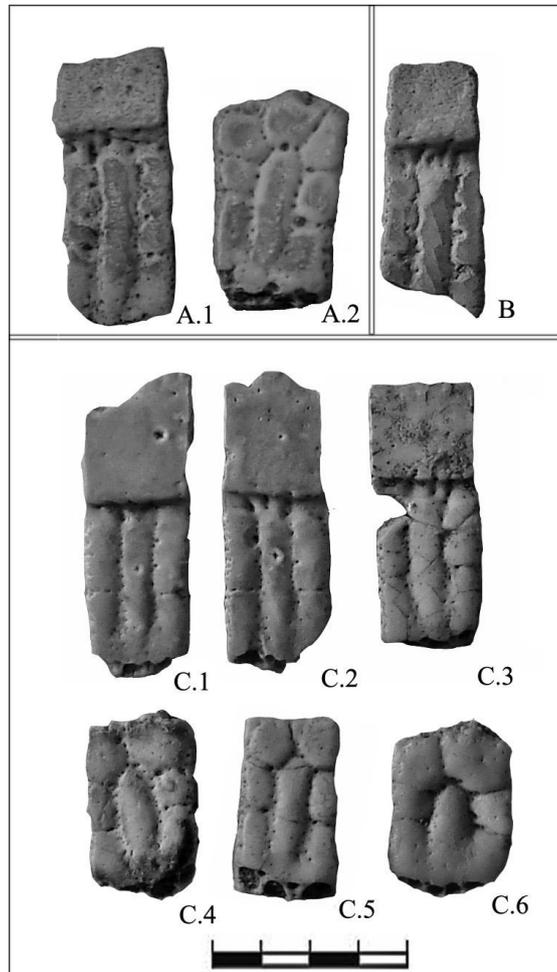


Lámina 19. *Stenotatus planus* (holotipo, MLP 91-I-10-54). Figs. A-J, osteodermos móviles de la coraza dorsal; K-Q, osteodermos del escudo pélvico; R-S, osteodermos marginales del escudo pélvico. Escala 2 cm.



**Lámina 20. *Stenotatus planus*. Fig. A (MPM-PV-MAN-013), A.1, osteodermo móvil de la coraza dorsal; A.2, osteodermo del escudo pélvico. Fig. B (MPM-PV-MAN-012), osteodermo móvil. Fig. C (MPM-PV-MAN-017), C.1-C.3, osteodermos móviles; C.4-C.6, osteodermos fijos. Escala 2 cm.**

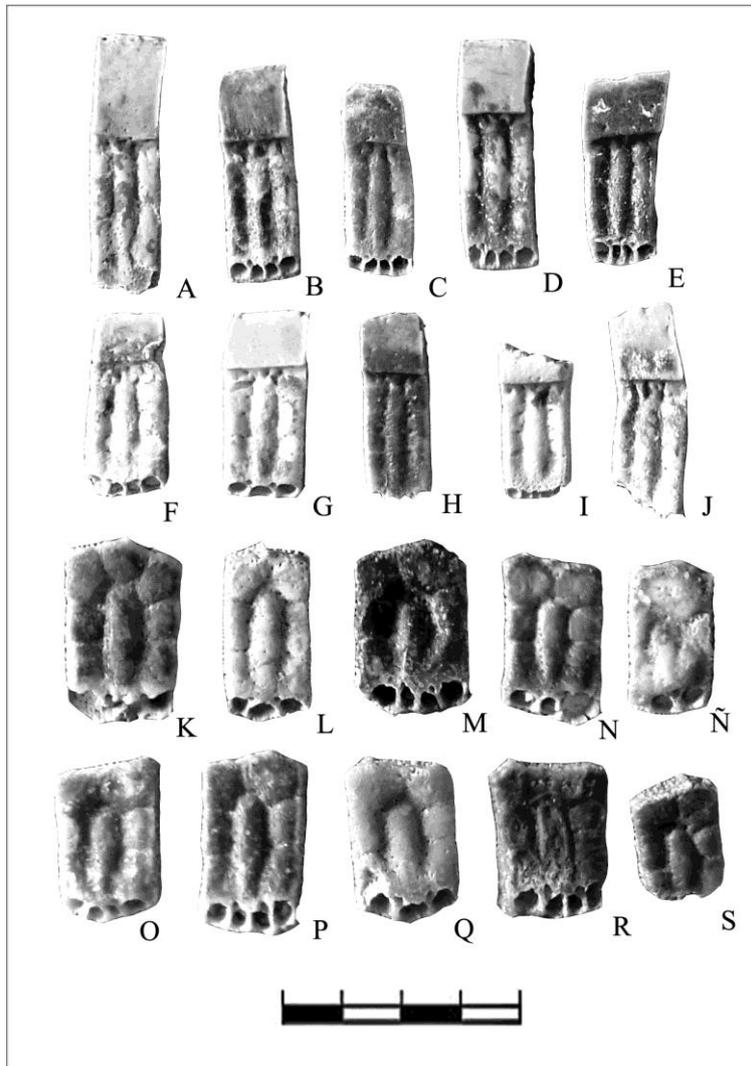


Lámina 21. *Stenotatus* sp. nov. (sintipo, MPM-PV-PV-6025). Figs. A-J, osteoderms móviles de la coraza dorsal; K-S, osteoderms fijos del escudo pélvico. Sintipo. Escala 2 cm.

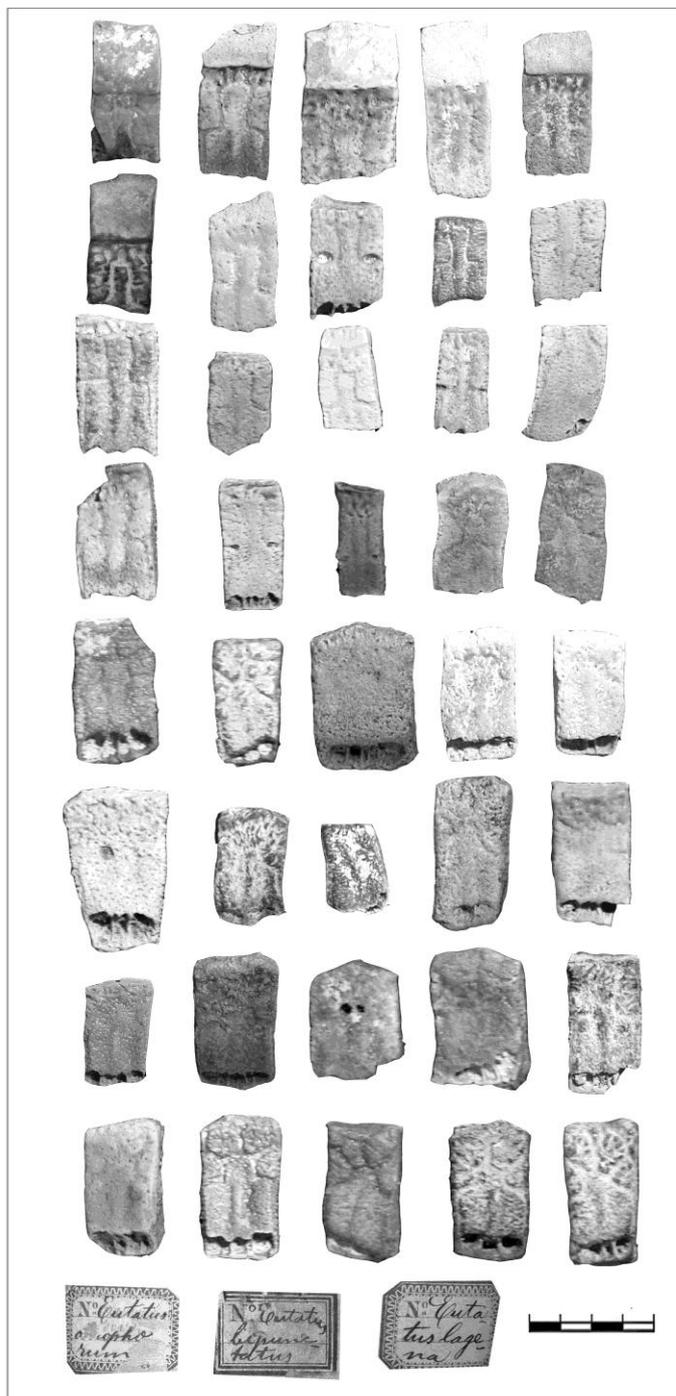
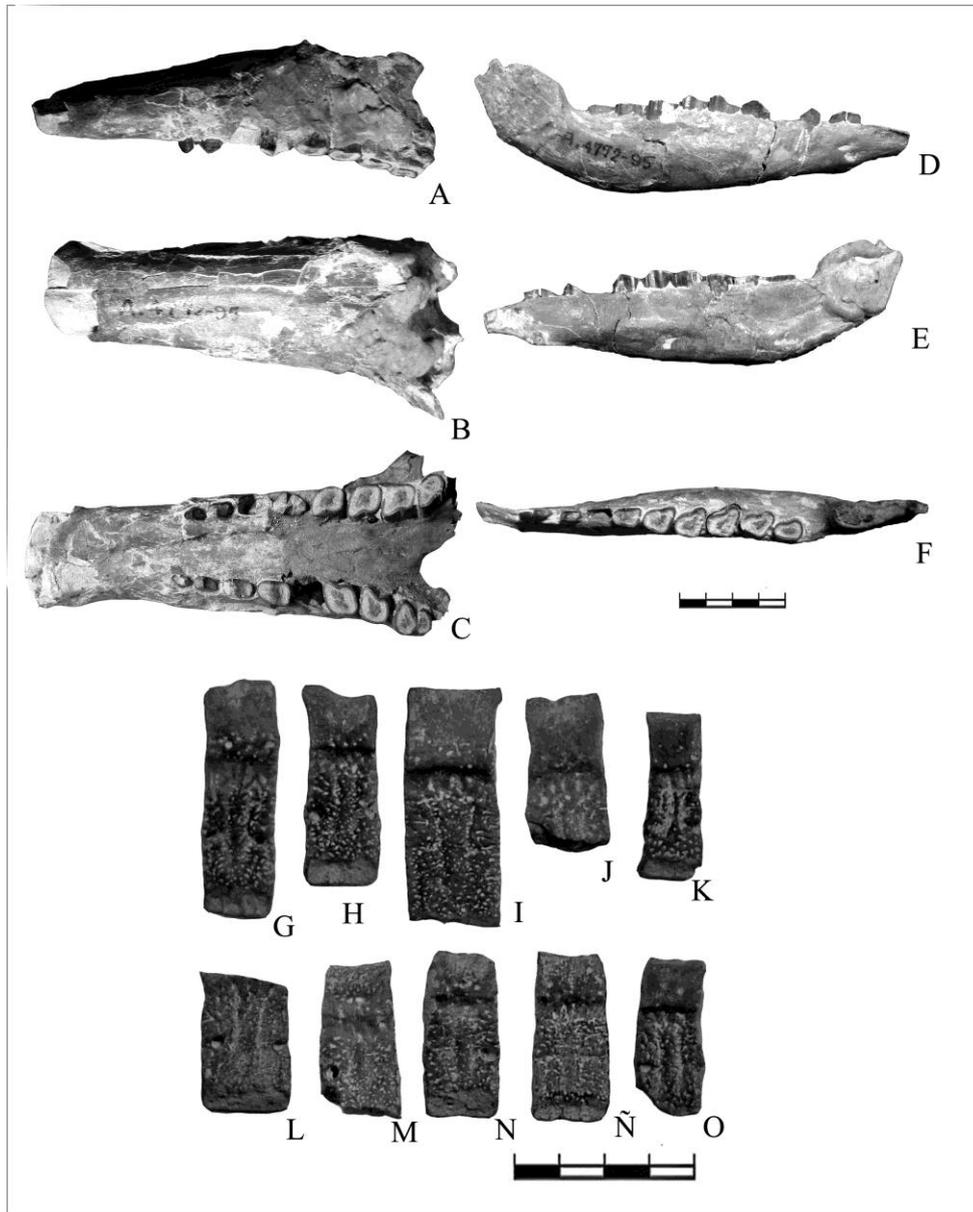


Lámina 22. *Proeutatus oenophorum*, *Proeutatus bipunctatus* y *Proeutatus lagena* (posibles sintipos mezclados, MLP 67-X-30-1). Osteodermos móviles y fijos de la coraza dorsal  
Escala 2 cm.



**Lámina 23.** *Proeutatus oenophorum* (MACN A 4772-4795). Figs. A-C, cráneo; A, vista lateral; B, vista dorsal; C, vista palatal. Figs. D-F, hemimandíbula der. D, vista labial; E, vista lingual; F, vista oclusal. Figs. G-O, osteodermos móviles de la coraza dorsal. Escala 2 cm.

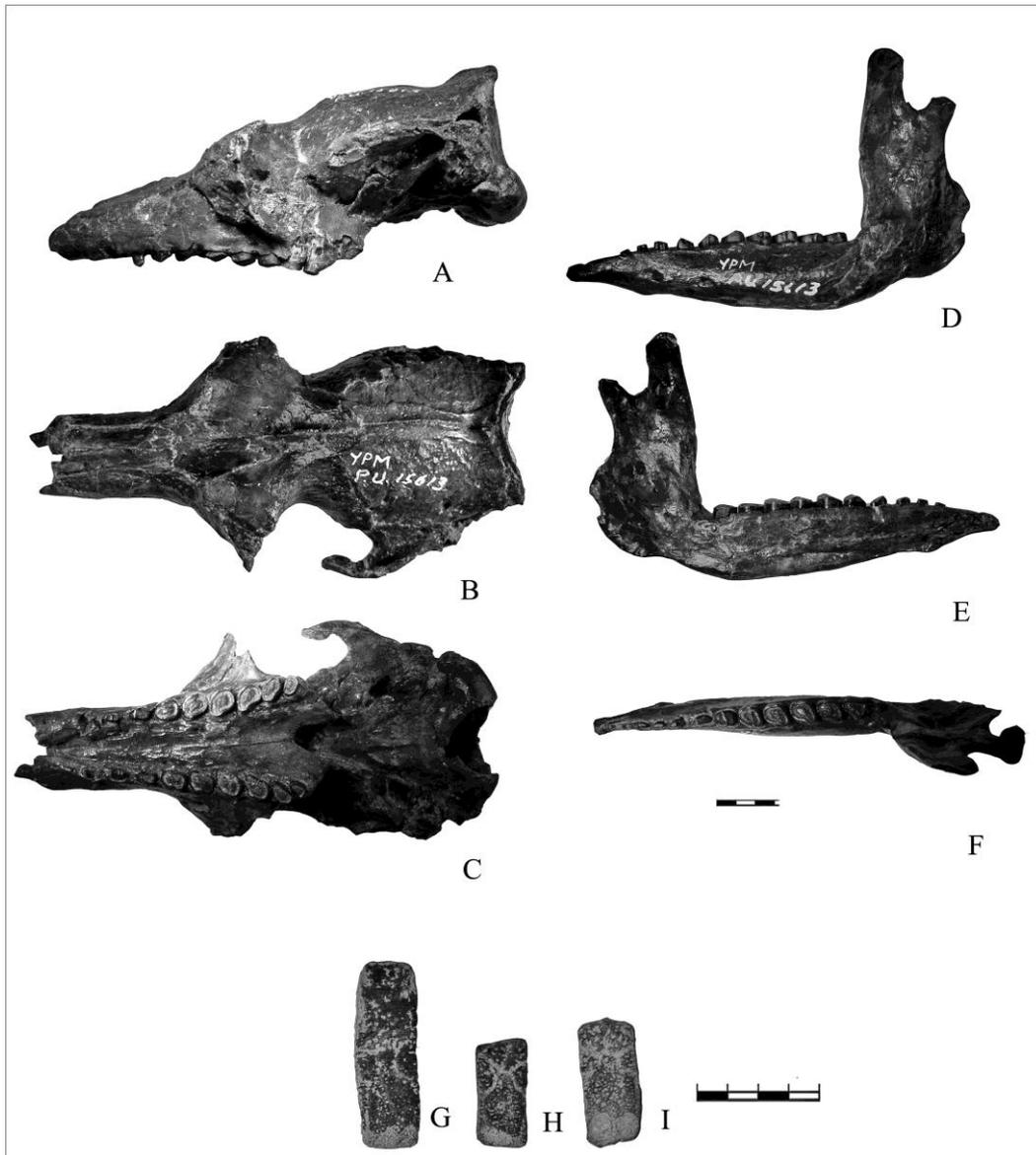


Lámina 24. *Proeutatus lagena* (YPM PU 15613). Figs. A-C, cráneo; A, vista lateral; B, vista dorsal; C, vista palatal. Figs. D-E, hemimandíbula izq.; D, vista labial; E, vista lingual; F, vista oclusal. Figs. G-I, osteodermos de la coraza dorsal; G, osteodermo móvil; H-I, osteodermos fijos del escudo pélvico. Escala 2 cm.

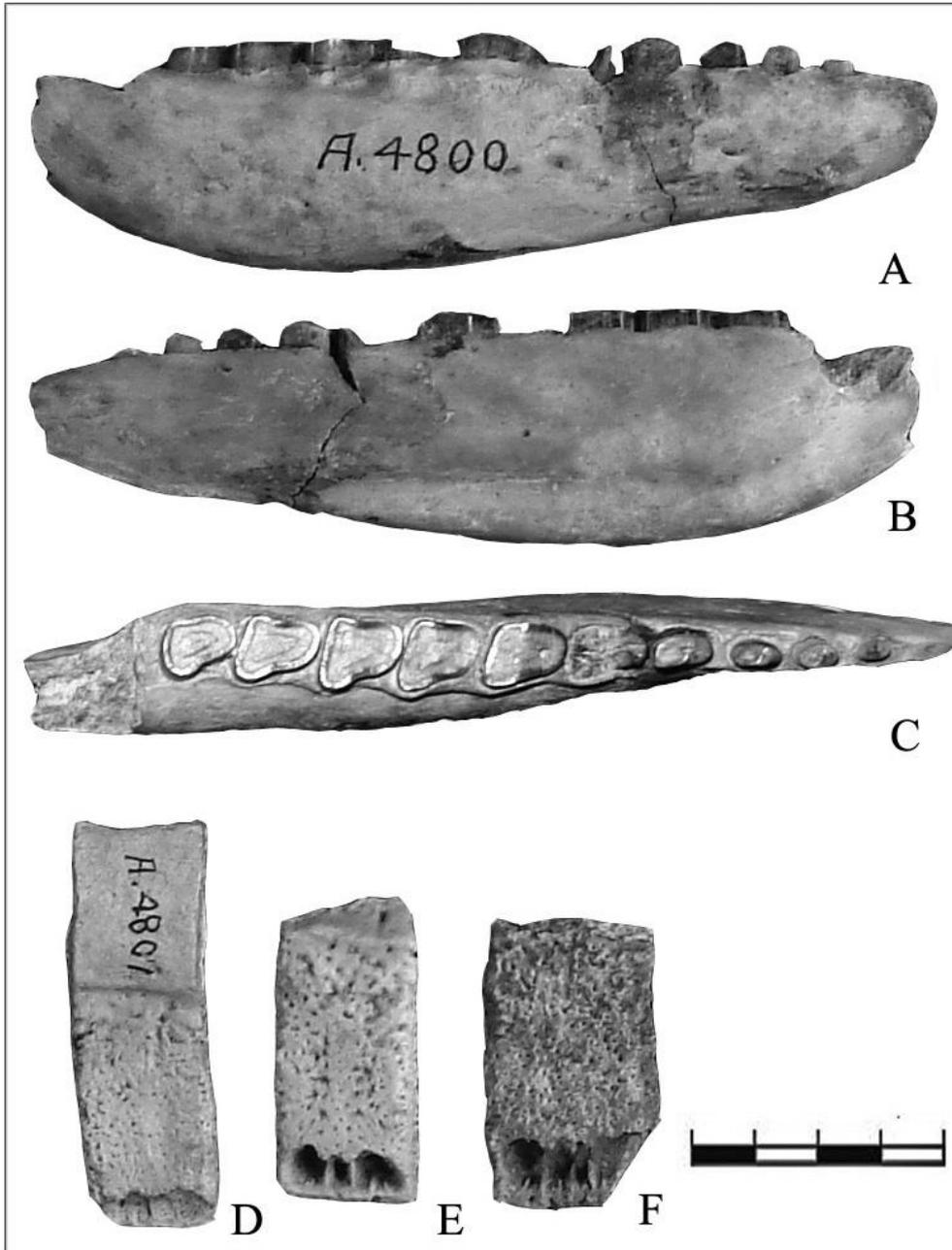


Lámina 25. *Proeutatus deleo* (sintipo, MACN A 4800-4802). Figs. A-C, hemimandíbula der.; A, vista labial; B, vista lingual; C, vista oclusal. Figs. D-E, osteoderms móviles de la coraza dorsal. Escala 2 cm.



Lámina 26. *Proeutatus carinatus* (sintipo, MACN A 561). Figs. A-C, osteoderms móviles de la coraza dorsal Escala 2 cm.

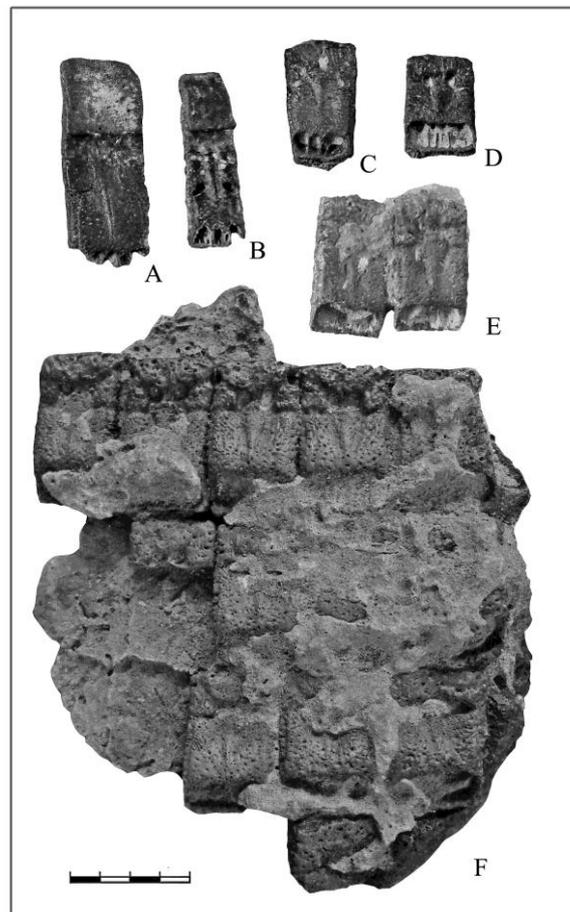


Lámina 27. *Proeutatus carinatus* (MACN A 8041-8042). Figs. A-B, osteoderms móviles de la coraza dorsal; C-F, osteoderms fijos del escudo pélvico. Escala 2 cm.

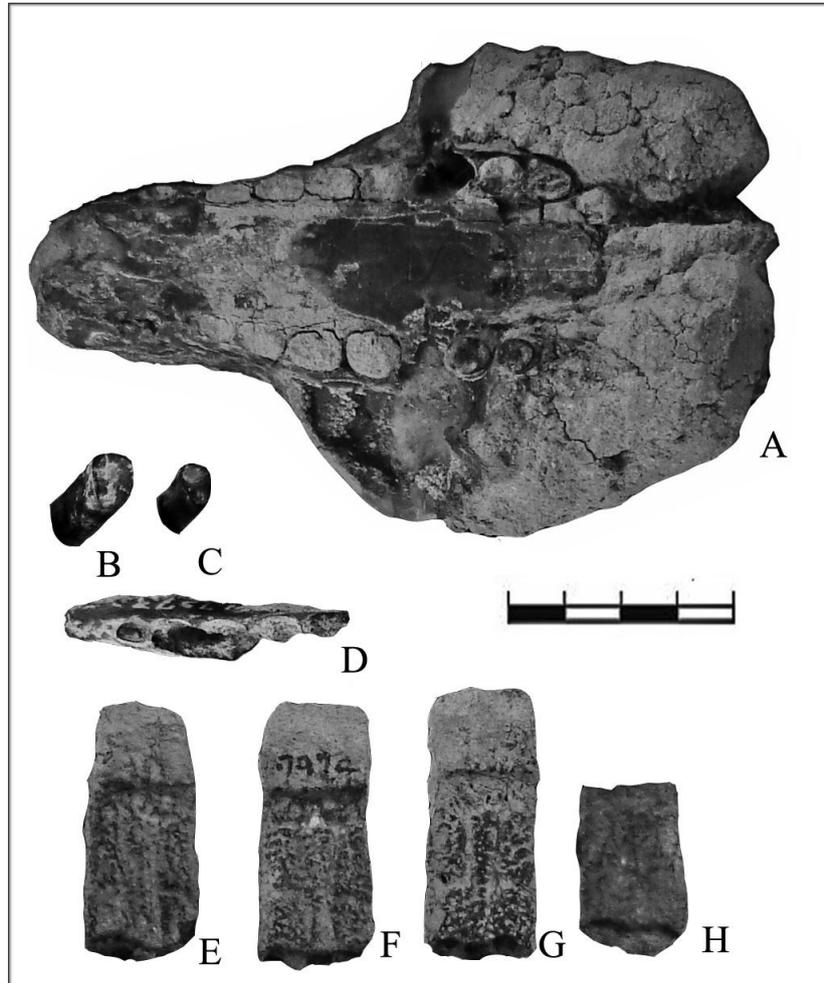


Lámina 28. *Paraeutatus distans* (sintipo, MACN A 7972-7974). Fig. A, cráneo vista palatal; Figs. B y C, molariformes superiores; D, porción de hemimandíbula izq. vista oclusal; Figs. E-H, osteodermos móviles de la coraza dorsal. Escala 2 cm.

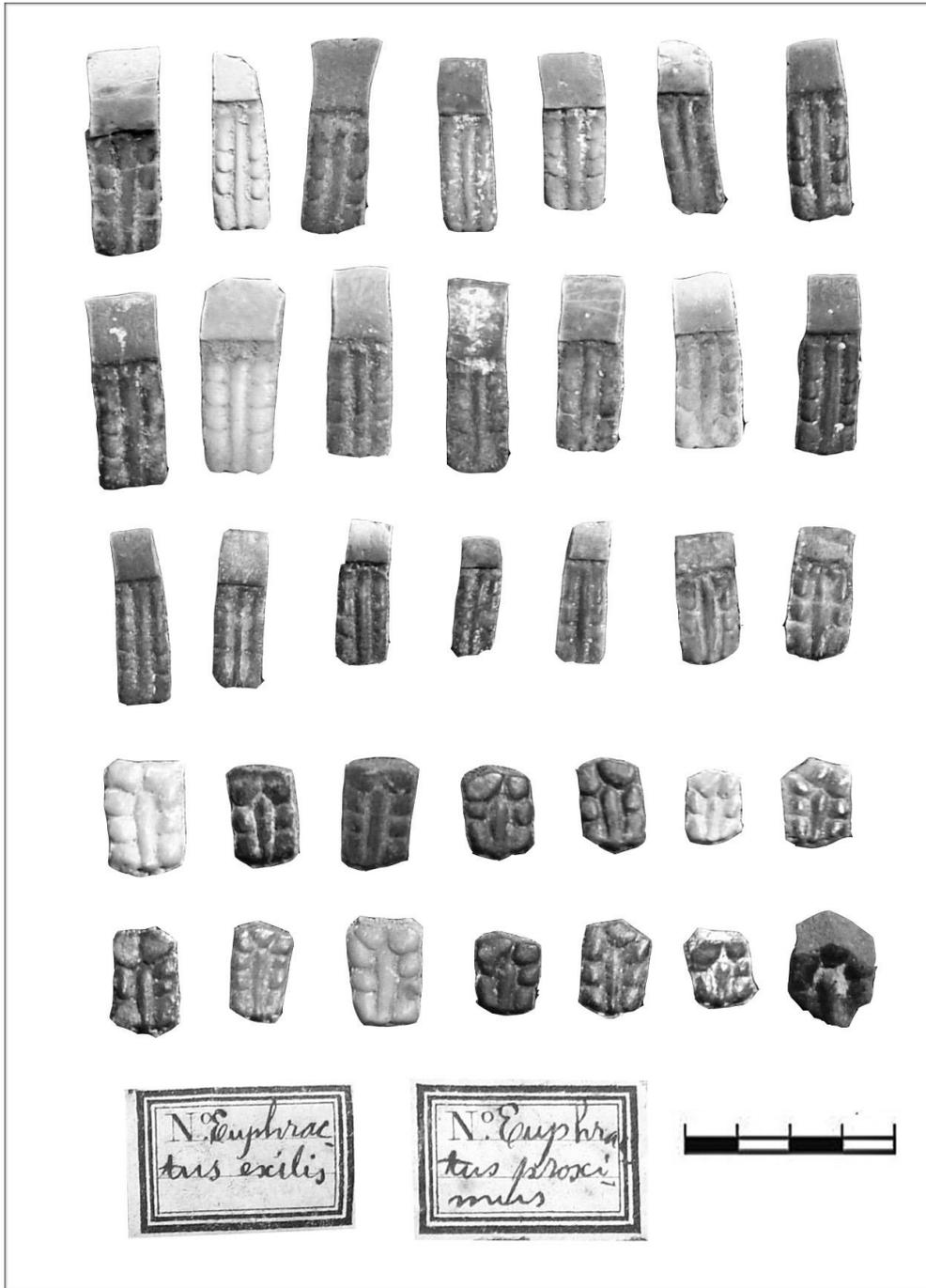


Lámina 29. *Prozaedyus proximus* y *Prozaedyus exilis* (posibles sintipos mezclados, MLP 67-VIII-12-1). Osteodermos de la coraza dorsal Escala 2 cm.

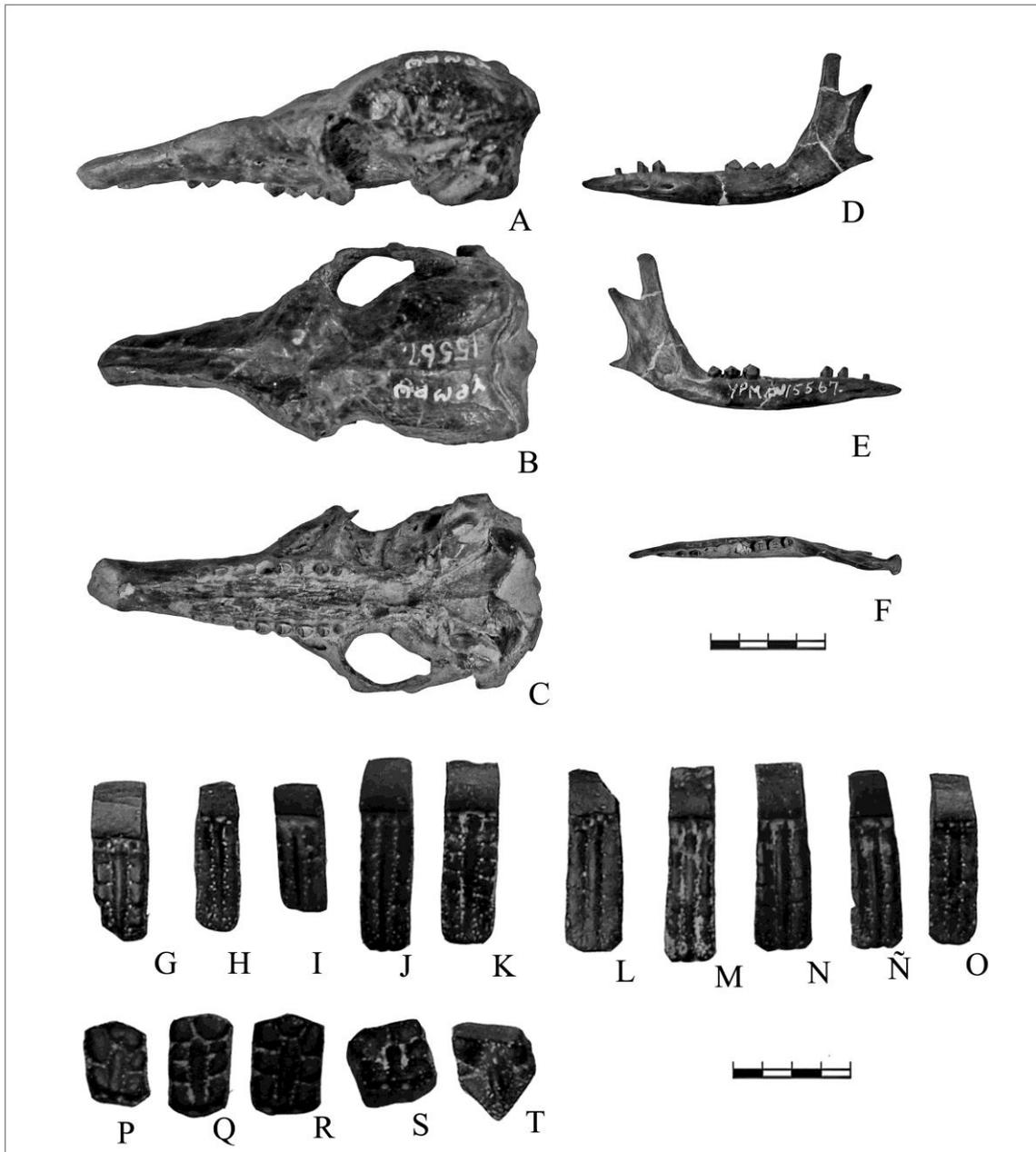
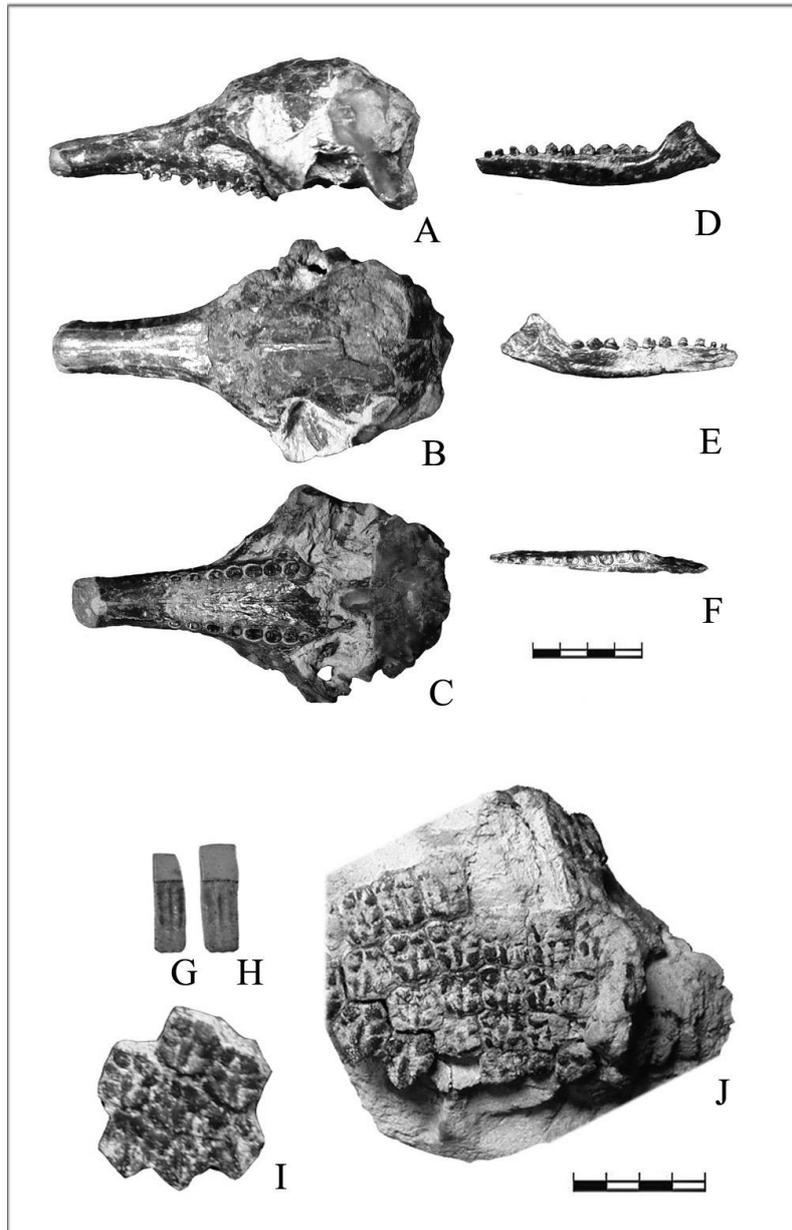


Lámina 30. *Prozaedyus proximus* (YMP PU 15567). Figs. A-C, cráneo; A, vista lateral; B, vista dorsal; C, vista palatal. Figs. D-F, hemimandíbula izq.; D, vista labial; E, vista lingual; F, vista oclusal. Figs. G-T, osteodermos de la coraza dorsal; G-O, osteodermos móviles; P-T, osteodermos fijos. Escala 2 cm.



**Lámina 31. *Prozaedyus exilis* (MACN A 7835-7880). Figs. A-C, cráneo; A, vista lateral; B, vista dorsal; C, vista palatal. Figs. D-F, hemimandíbula izq.; D, vista labial; E, vista lingual; F, vista oclusal. Figs. G-J, osteodermos de la coraza dorsal; G-H, osteodermos móviles; I-J, osteodermos del escudo pélvico. Escala 2 cm.**

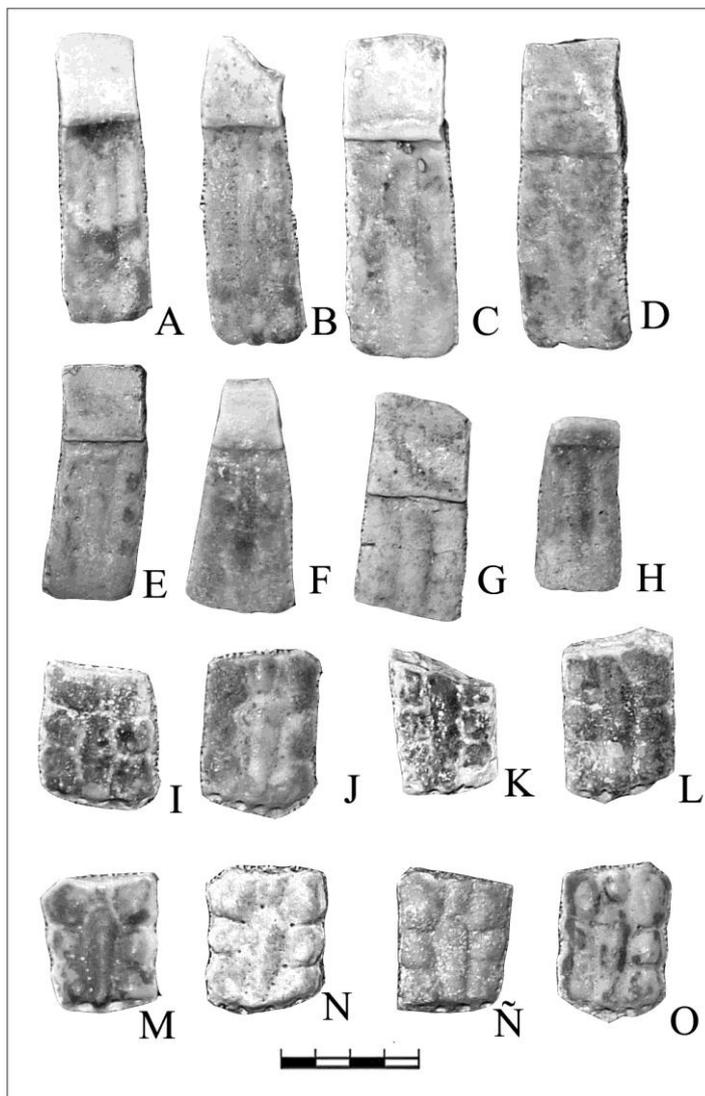


Lámina 32. *Prozaedyus* sp. nov. (parte del sintipo, LIEB PV-6029). Figs. A-O, osteoderms de la coraza dorsal; A-H, osteoderms móviles; I-O, osteoderms del escudo pélvico. Escala 1 cm.

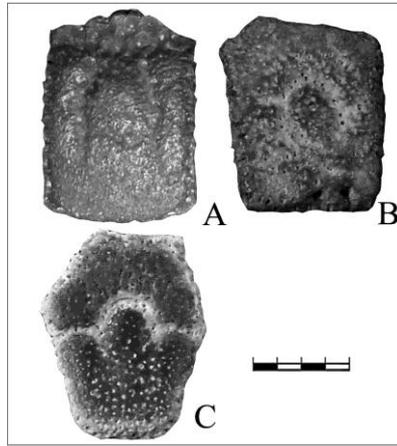


Lámina 33. *Vetelia puncta* (sintipo, MACN A 2139). Figs. A-C, osteoderms de la coraza dorsal. A, osteodermo móvil; B-C, osteoderms del escudo pélvico Escala 1 cm.

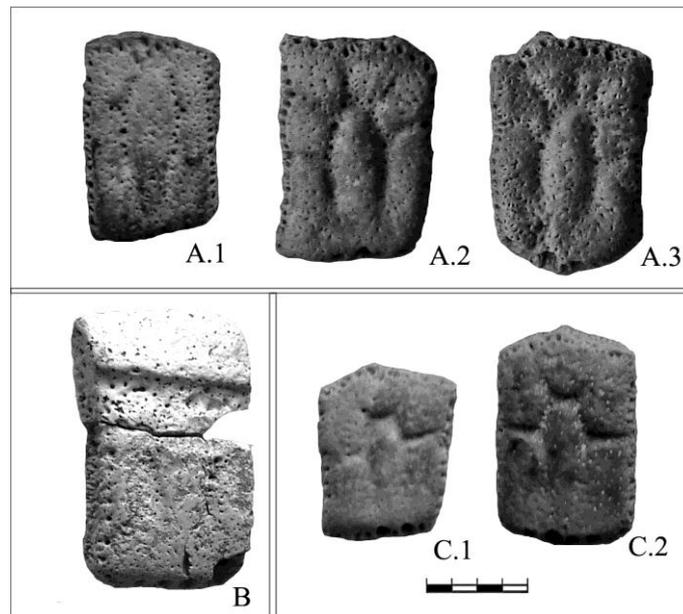
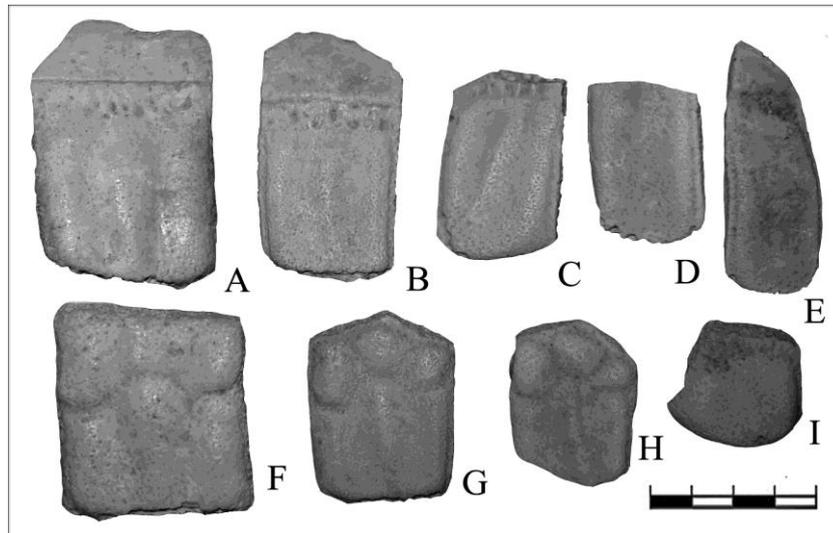
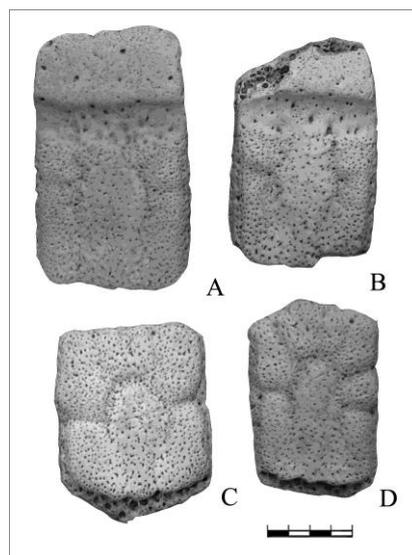


Lámina 34. *Vetelia puncta*. Fig. A (MPM-PV-MAN-018); A.1, osteodermo móvil; A.2-A.3, osteoderms del escudo pélvico. Fig. B (MPM-PV-PINT-023), osteodermo móvil. Fig. C (MPM-PV-PINT-011); C1-C2, osteoderms del escudo pélvico. Escala 1 cm.



**Lámina 35.** *Vetelia perforata* (holotipo, MLP 28-X-11-45). Figs. A-I, osteoderms de la coraza dorsal; A-E, osteoderms móviles; F-I, osteoderms del escudo pélvico. Escala 1 cm.



**Lámina 36.** *Vetelia perforata* (MLP 91-IX-7-21). Figs. A-D, osteoderms de la coraza dorsal; A-B, osteoderms móviles; C-D, osteoderms del escudo pélvico. Escala 1 cm.

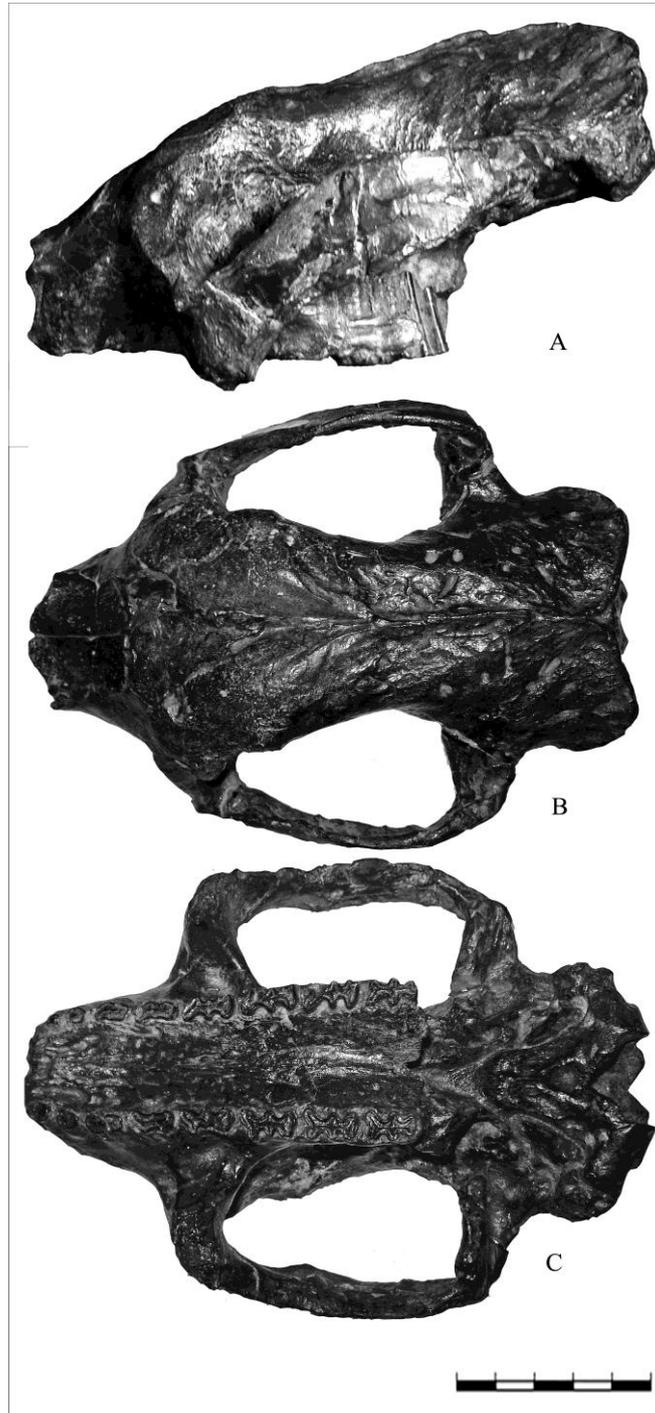
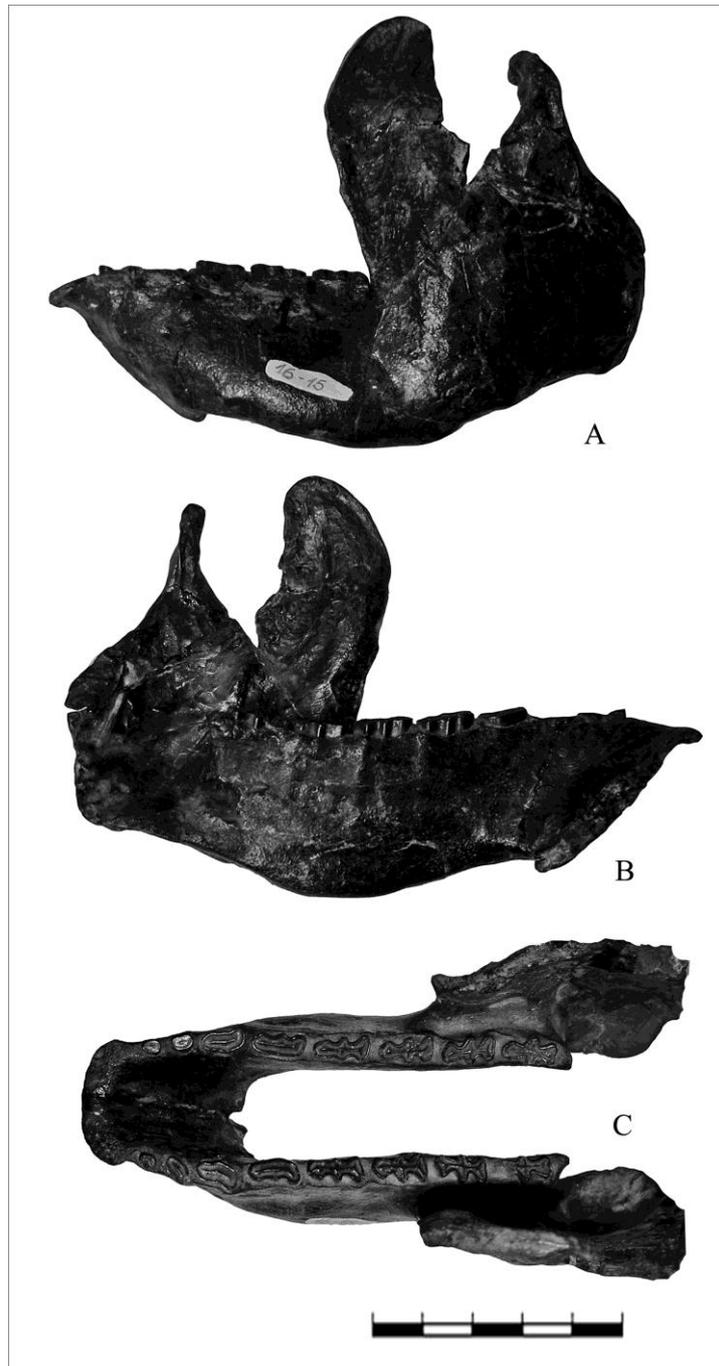


Lámina 37. *Propalaeohoplophorus australis* (MLP 16-15). Figs. A-C, cráneo; A, vista lateral; B, vista dorsal; C, vista palatal. Escala 5 cm.



**Lámina 38. *Propalaehoplophorus australis* (MLP 16-15). Figs. A-B, hemimandíbula izq., A, vista labial; B, vista lingual. Fig. C, mandíbula vista oclusal. Escala 5 cm.**

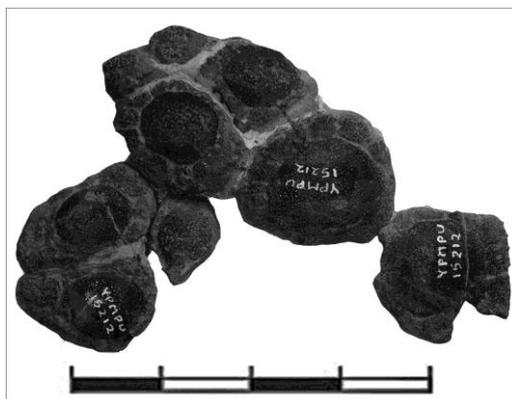


Lámina 39. *Propalaeohoplophorus australis* (YMP PU 15212). Escudo cefálico. Escala 10 cm.

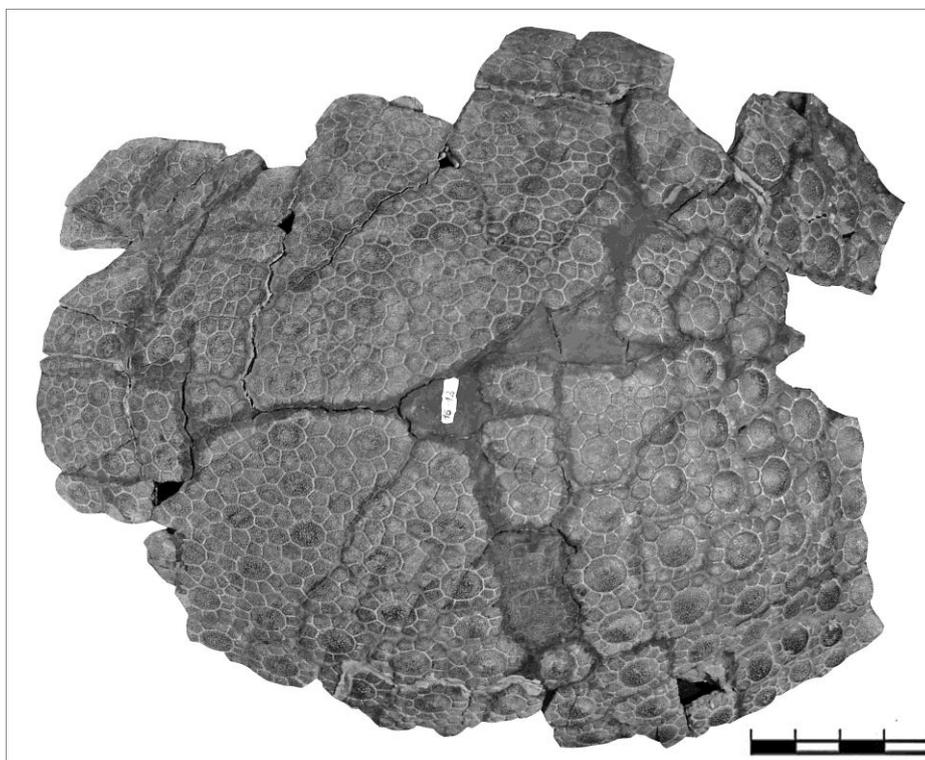
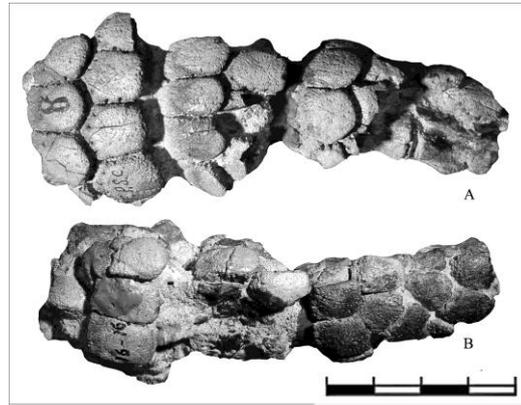


Lámina 40. *Propalaeohoplophorus australis* (MLP 16-13). Coraza dorsal. Escala 10 cm.



**Lámina 41. *Propalaeohoplophorus australis* (MLP 16-16). Porción terminal de coraza caudal (anillos caudales y tubo caudal). Escala 2 cm.**

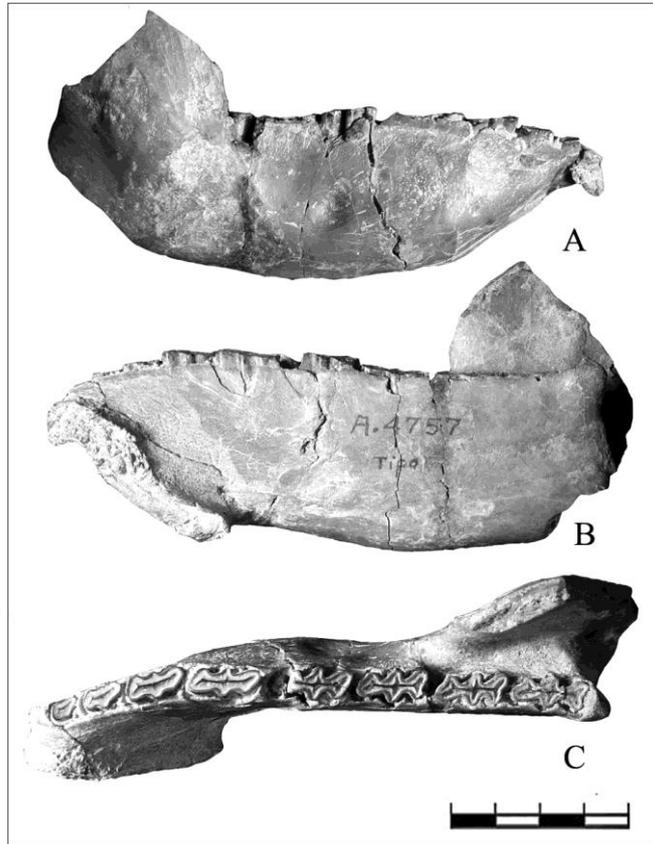


Lámina 42. *Propalaeohoplophorus minus* (holotipo, MACN A 4757). Figs. A-C, hemimandíbula derecha; A, vista labial; B, vista lingual; C, vista oclusal. Escala 2 cm.

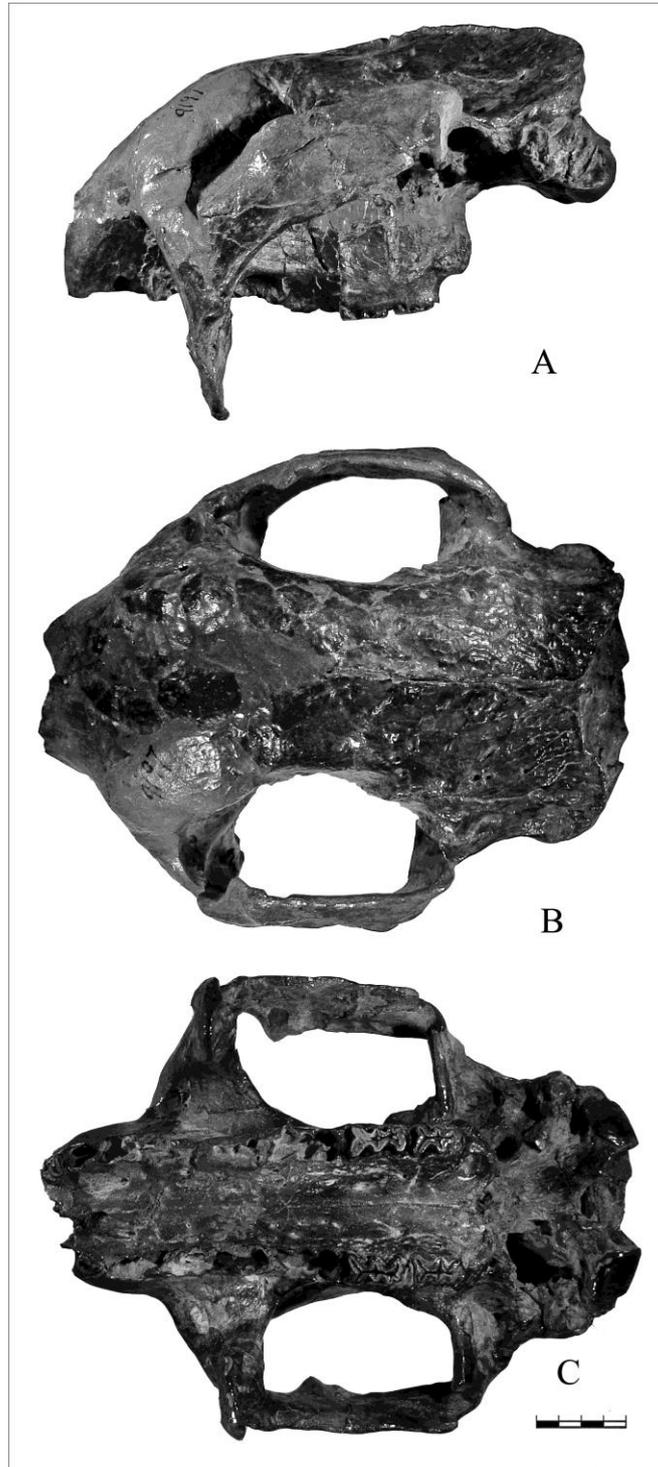
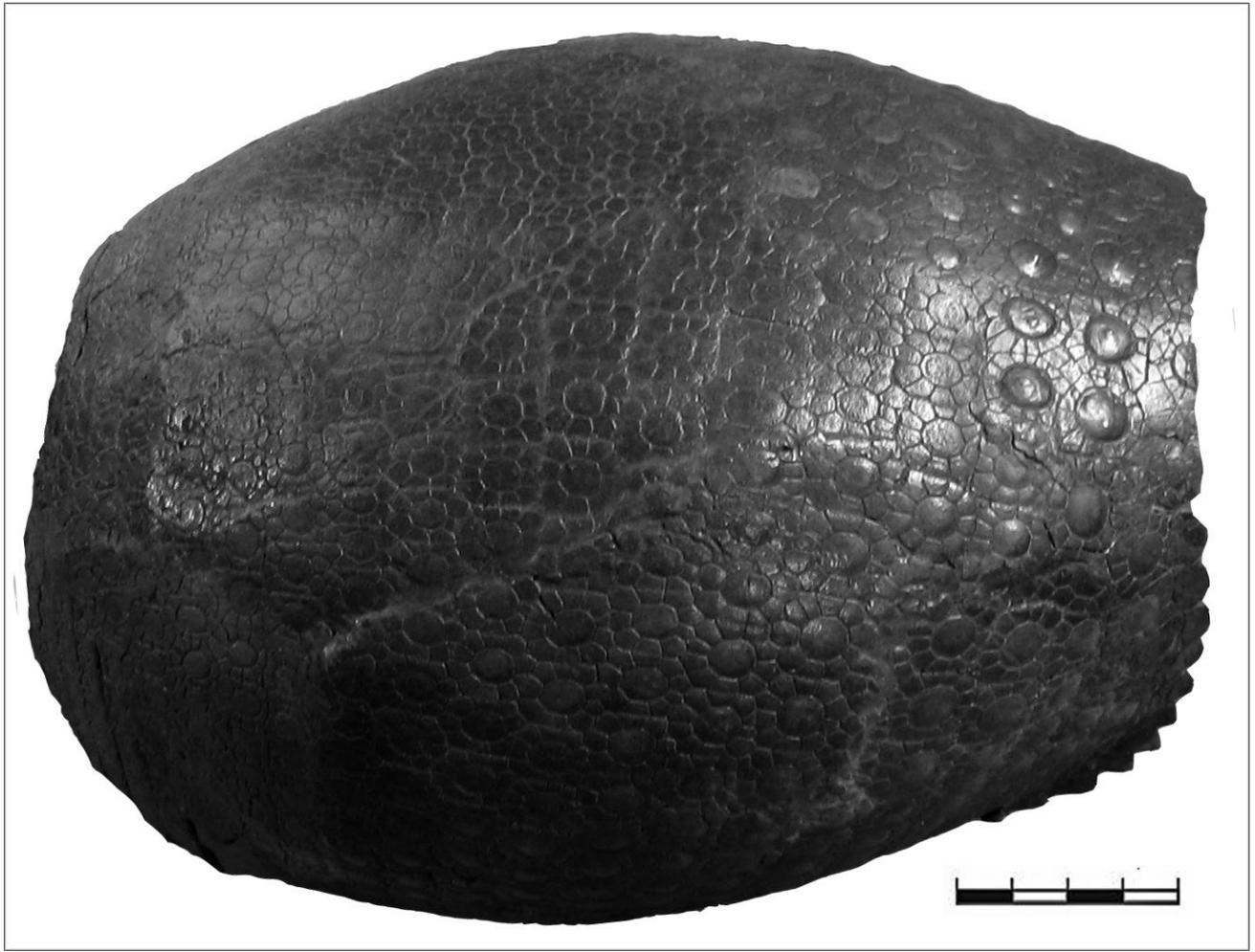


Lámina 43. *Propalaehoplophorus minus* (AMNH 9197). Figs. A-C, cráneo; A, vista lateral; B, vista dorsal; C, vista palatal. Escala 2 cm.



**Lámina 44. *Propalaeohoplophorus minus* (AMNH 9197). Coraza dorsal. Escala 10 cm.**

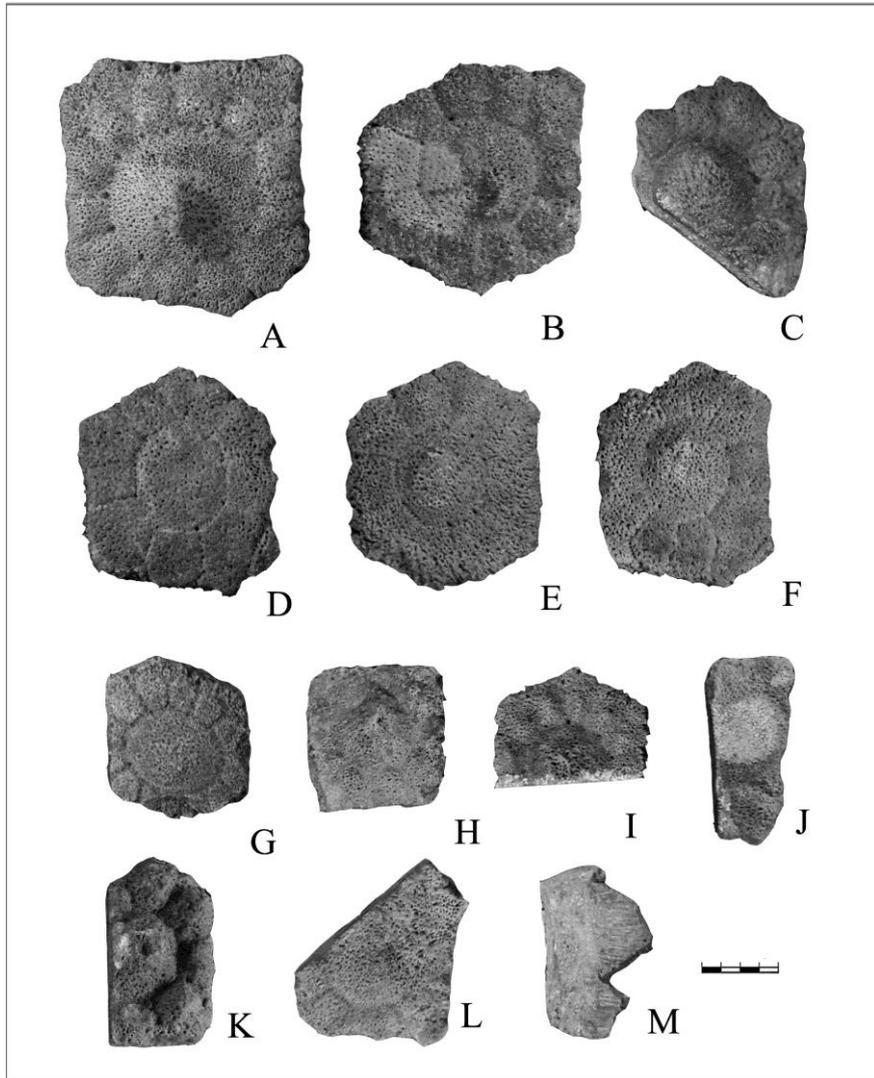


Lámina 45. *Cochlops muricatus* (probable sintipo, MACN A 1036-1039). Figs. A-M, osteoderms de la coraza dorsal. Escala 2 cm.

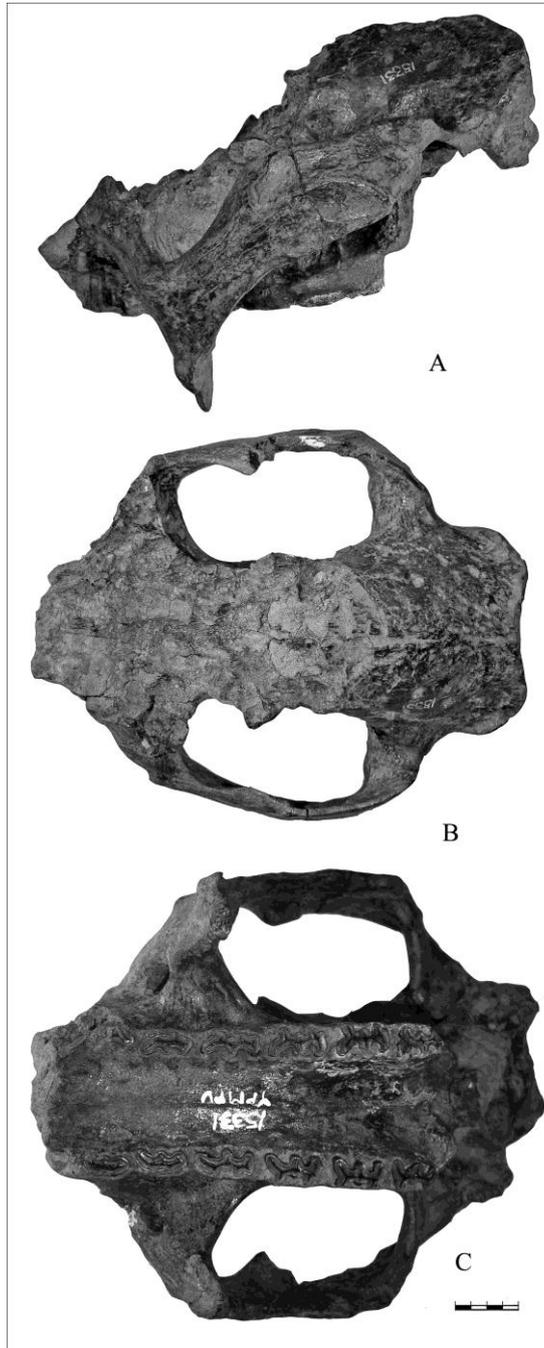
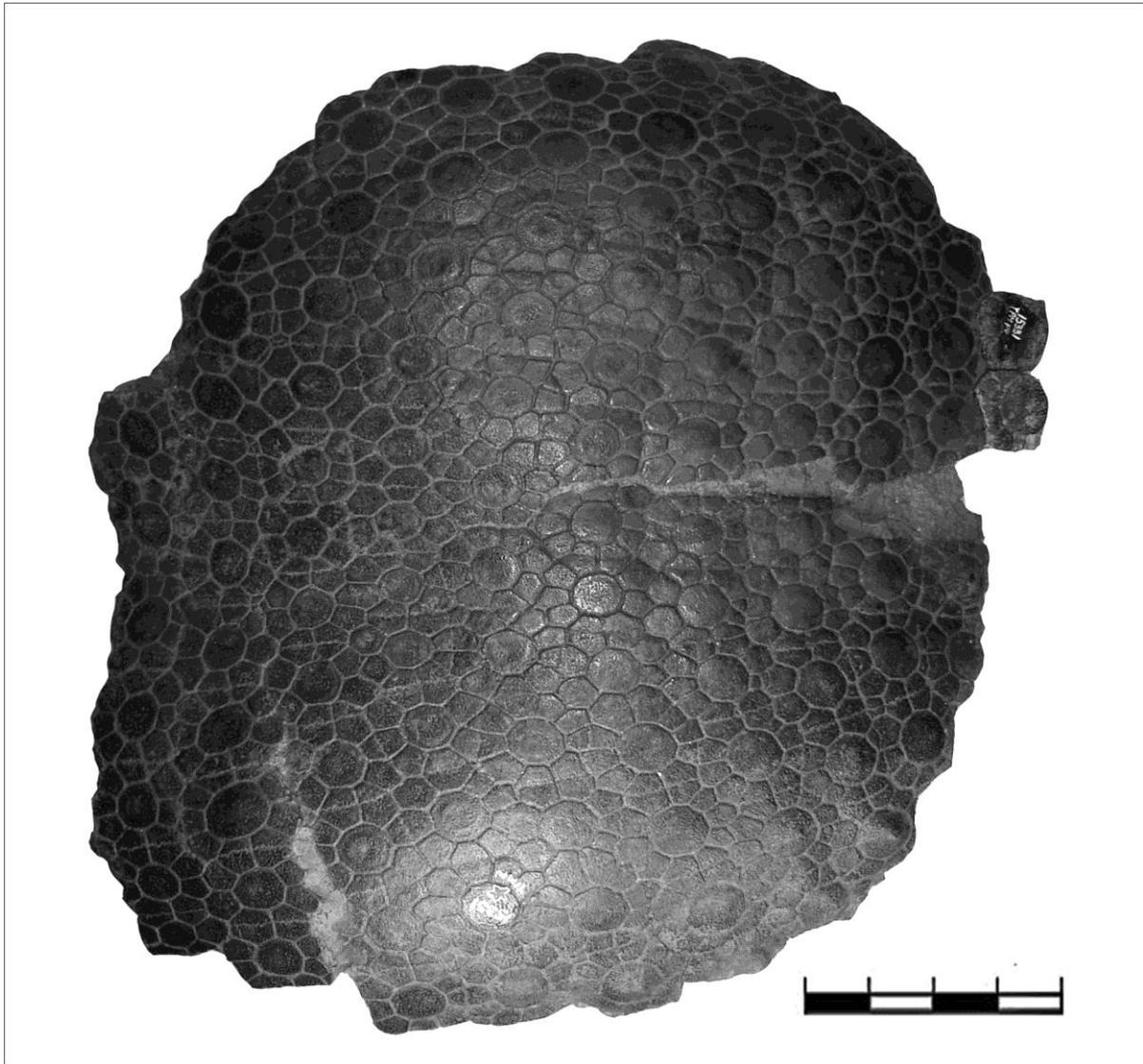
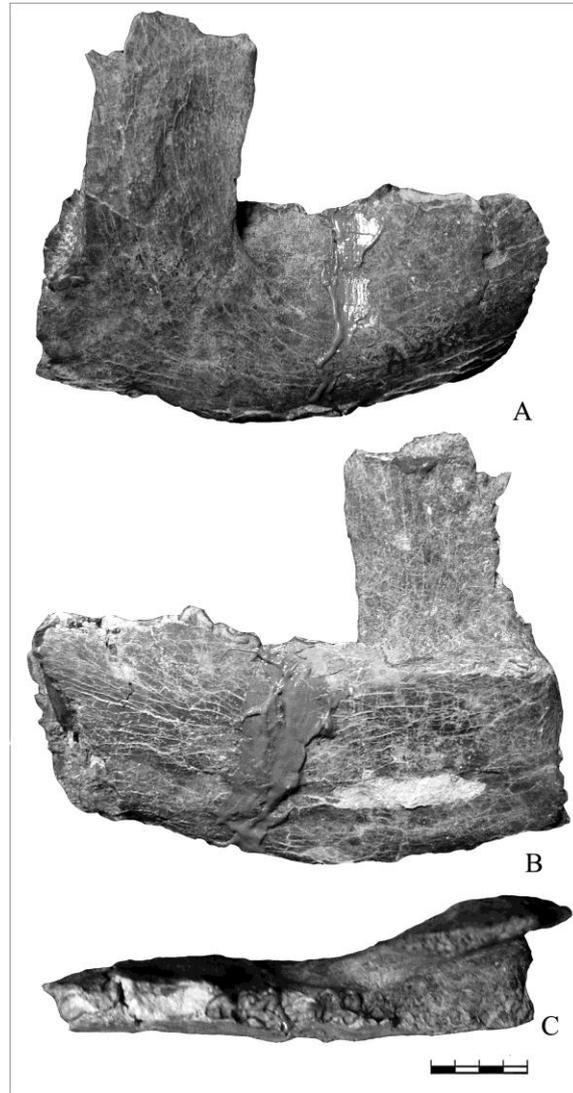


Lámina 46. *Cochlops muricatus* (YMP PU 15331). Figs. A-C, cráneo; A, vista lateral; B, vista dorsal; C, vista palatal. Escala 2 cm.



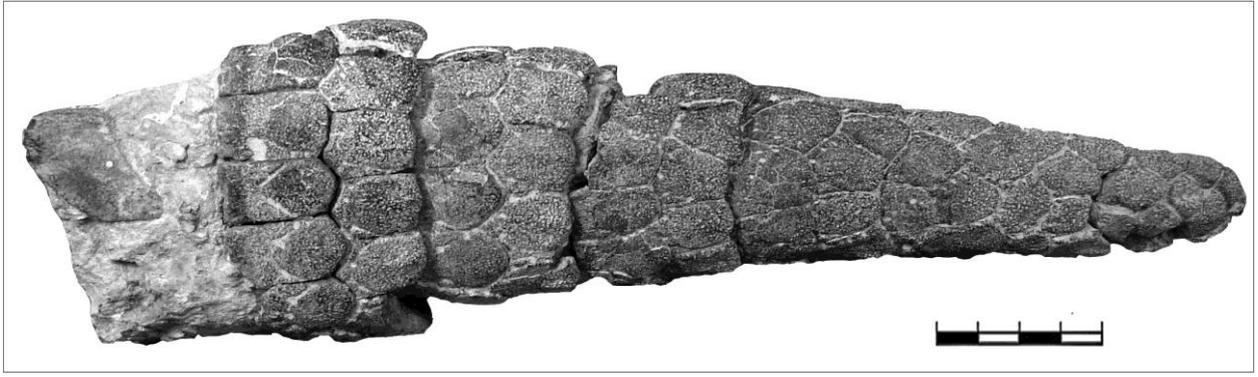
**Lámina 47. *Cochlops muricatus* (YMP PU 15331). Coraza dorsal. Escala 10 cm.**



**Lámina 48. *Cochlops muricatus* (MACN A 2121). Figs. A-C, hemimandíbula izq.; A, vista labial; B, vista lingual; C, vista oclusal. Escala 2 cm.**



**Lámina 49. *Cochlops muricatus* (MACN A 2121). Coraza dorsal. Escala 10 cm.**



**Lámina 50. *Cochlops muricatus* (MACN A 2113). Coraza caudal (anillos caudales y tubo caudal). Escala 5 cm.**

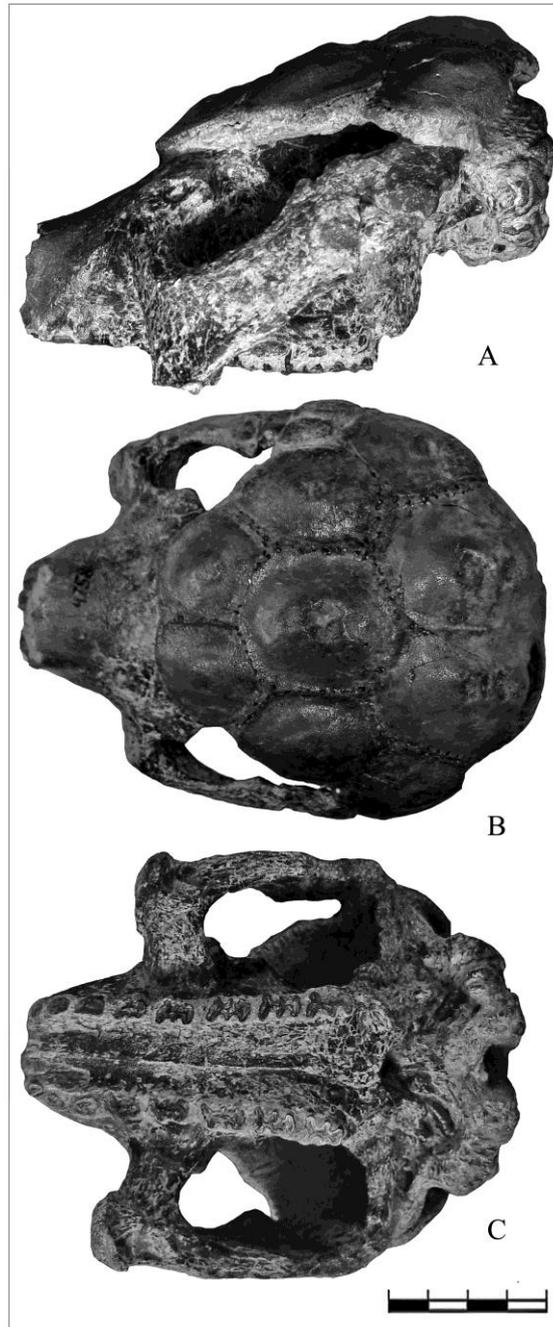


Lámina 51. *Eucinepeltus petesatus* (sintipo, MACN A 4758). Figs. A-C, cráneo; A, vista lateral; B, vista dorsal; C, vista palatal. Escala 5 cm.

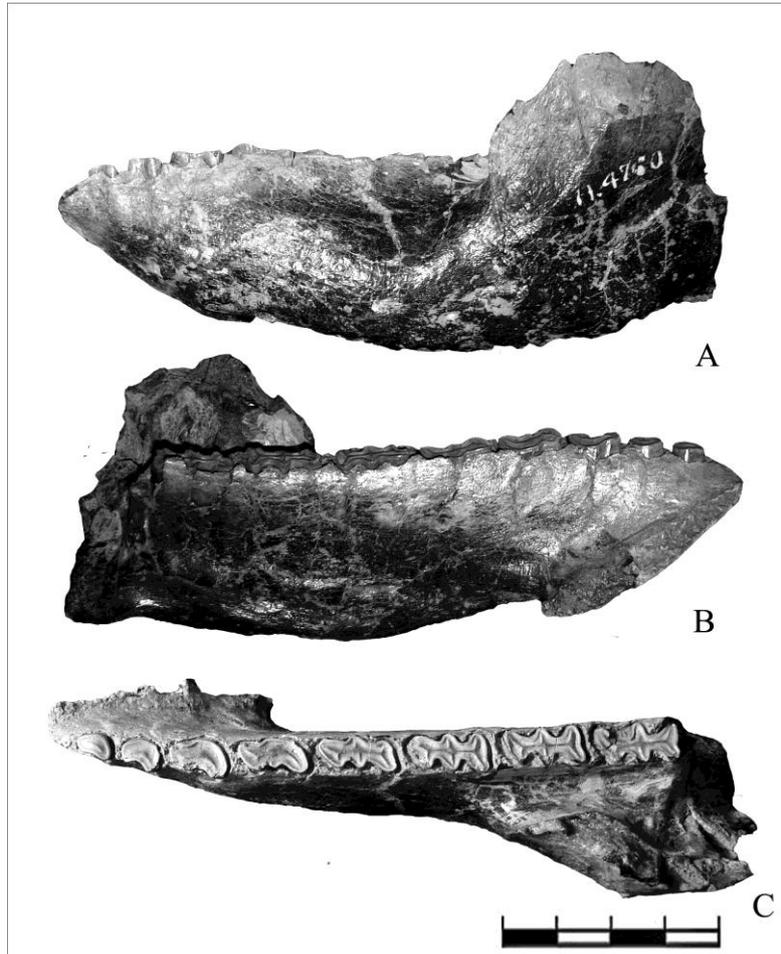
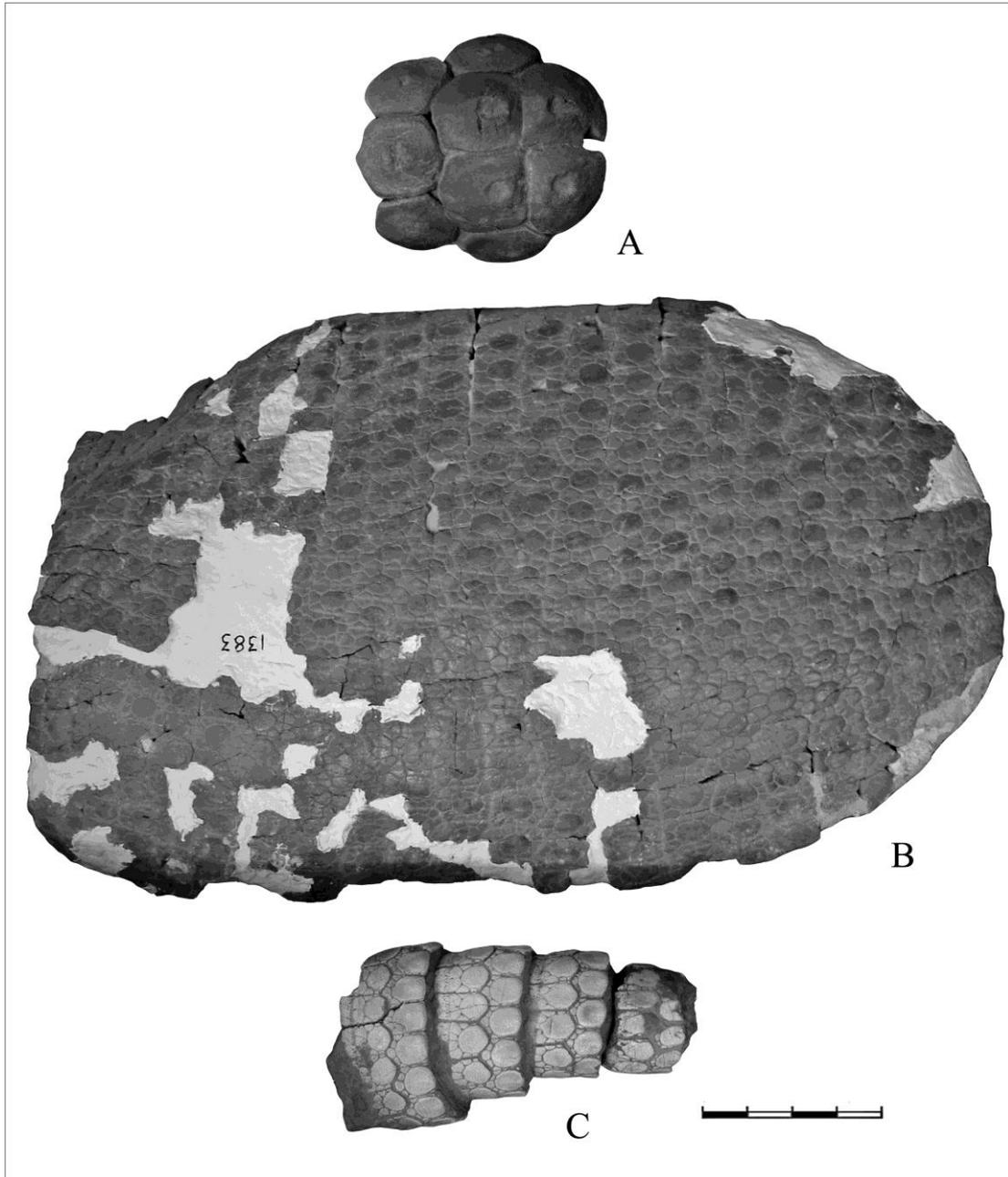


Lámina 52. *Eucinepeltus petesatus* (sintipo, MACN A 4760). Figs. A-C, hemimandíbula izq.; A, vista labial; B, vista lingual; C, vista oclusal. Escala 5 cm.



**Figura 53. *Eucinepeltus petesatus* (MPEF Pv-1383). Fig. A, escudo cefálico. Fig. B, coraza dorsal. Fig. C, coraza caudal (anillos caudales). Escala 10 cm.**

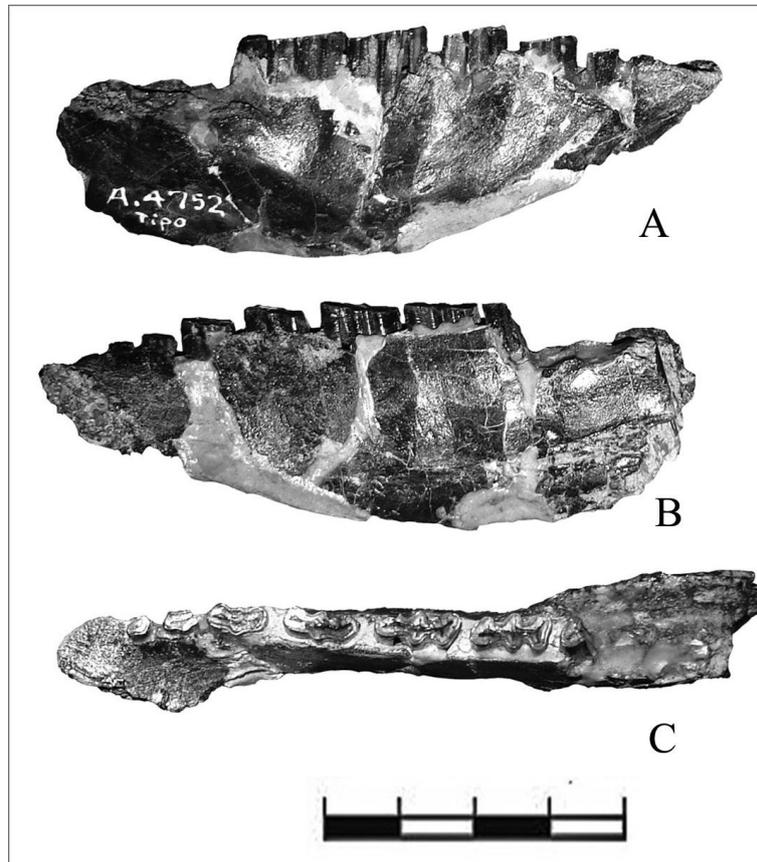


Lámina 54. "*Cochlops*" *debilis* (holotipo, MACN A 4752). Figs. A-C, hemimandíbula derecha; A, vista labial; B, vista lingual; C, vista oclusal. Escala 5 cm.

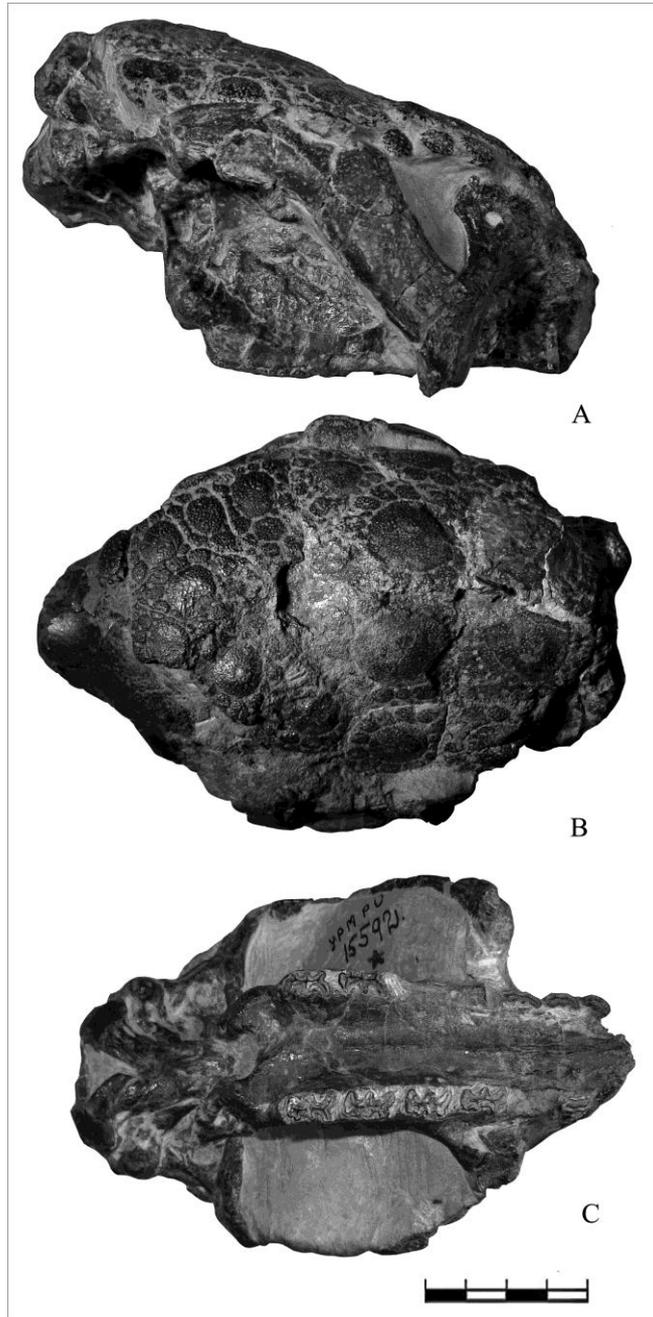


Lámina 55. "*Cochlops*" *debilis* (YMP PU 15592). Figs. A-C, cráneo; A, vista lateral; B, vista dorsal; C, vista palatal. Escala 5 cm.

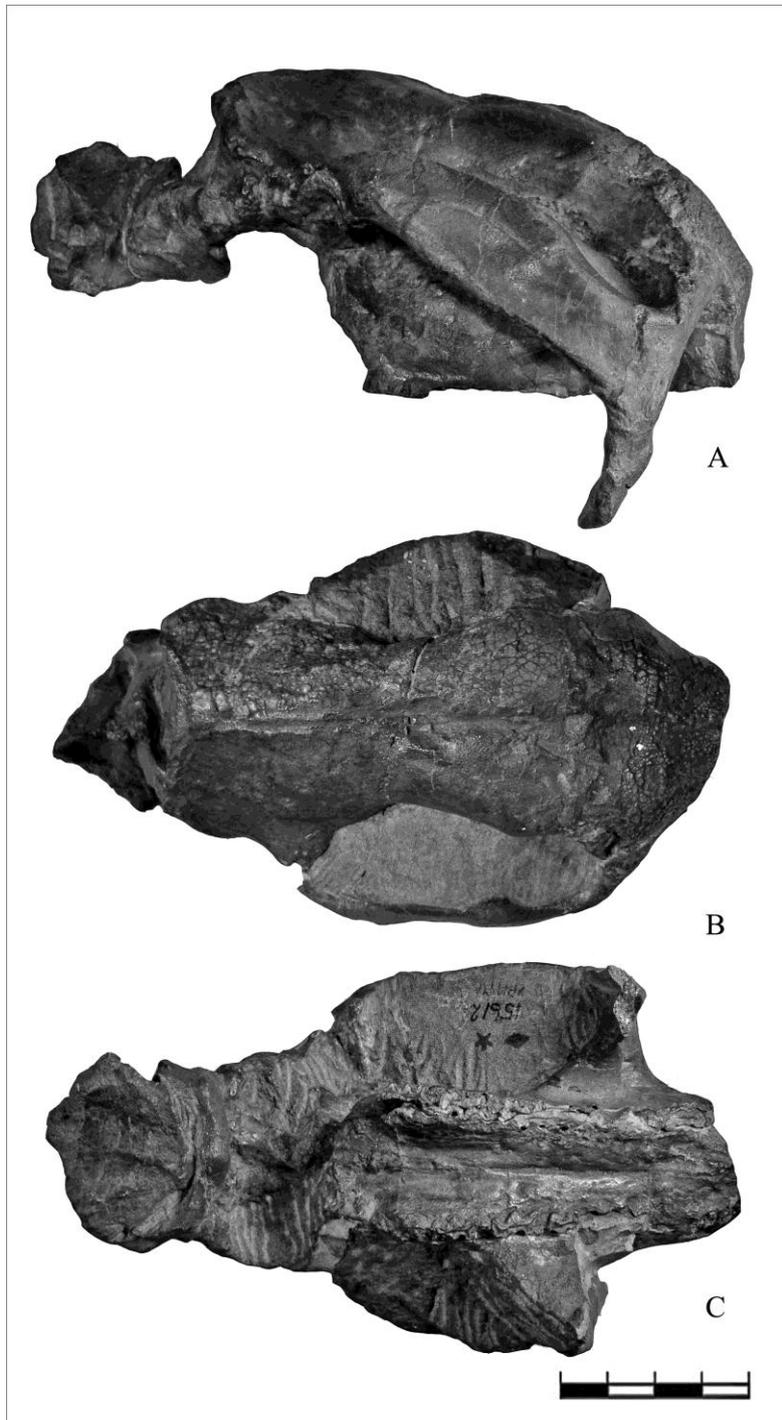
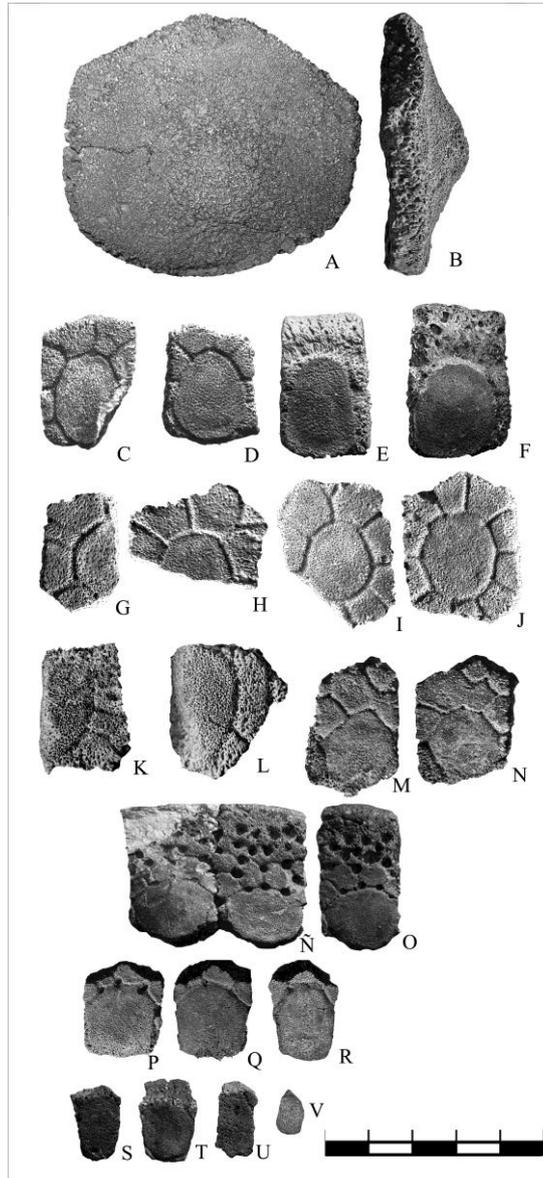


Lámina 56. “*Metopotoxus*” *anceps* (holotipo, YMP PU 15612). Figs. A-C, cráneo; A, vista lateral; B, vista dorsal; C, vista palatal. Escala 5 cm.



**Lámina 57. Glyptodontidae gen. et sp. nov. (holotipo, LIEB-PV-6000). Figs. A-B, osteoderms del escudete cefálico; C-N, osteoderms de la coraza dorsal; Ñ-R, osteoderms de los anillos caudales (coraza caudal); S-V, osteoderms del tubo caudal (coraza caudal). Escala 5 cm.**

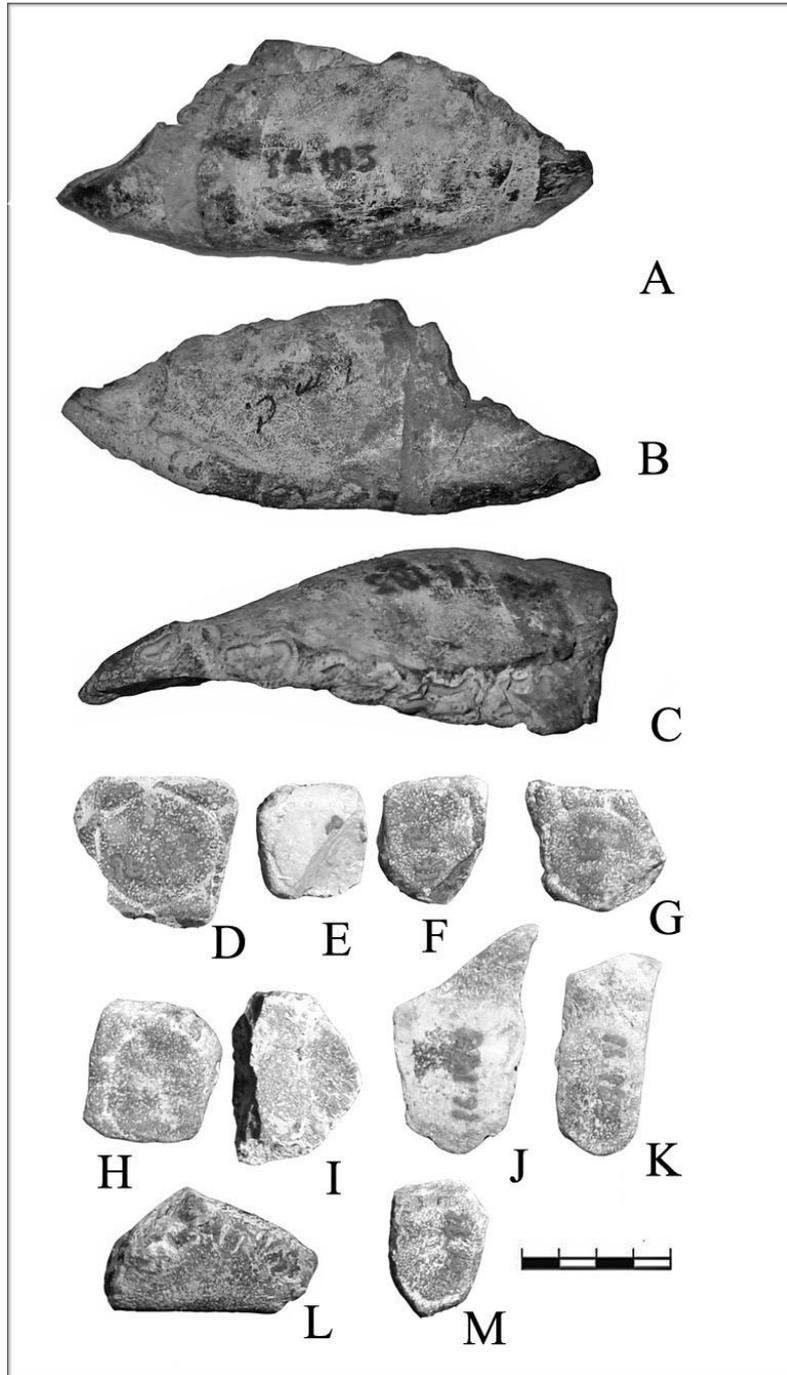


Lámina 58. *Eonaucum informis* n. com. (sintipo, MLP 16-183). Figs A-C, hemimandíbula derecha; A, vista labial; B, vista lingual; C, vista oclusal. Figs. D-M, osteodermos de la coraza. Escala 2 cm.

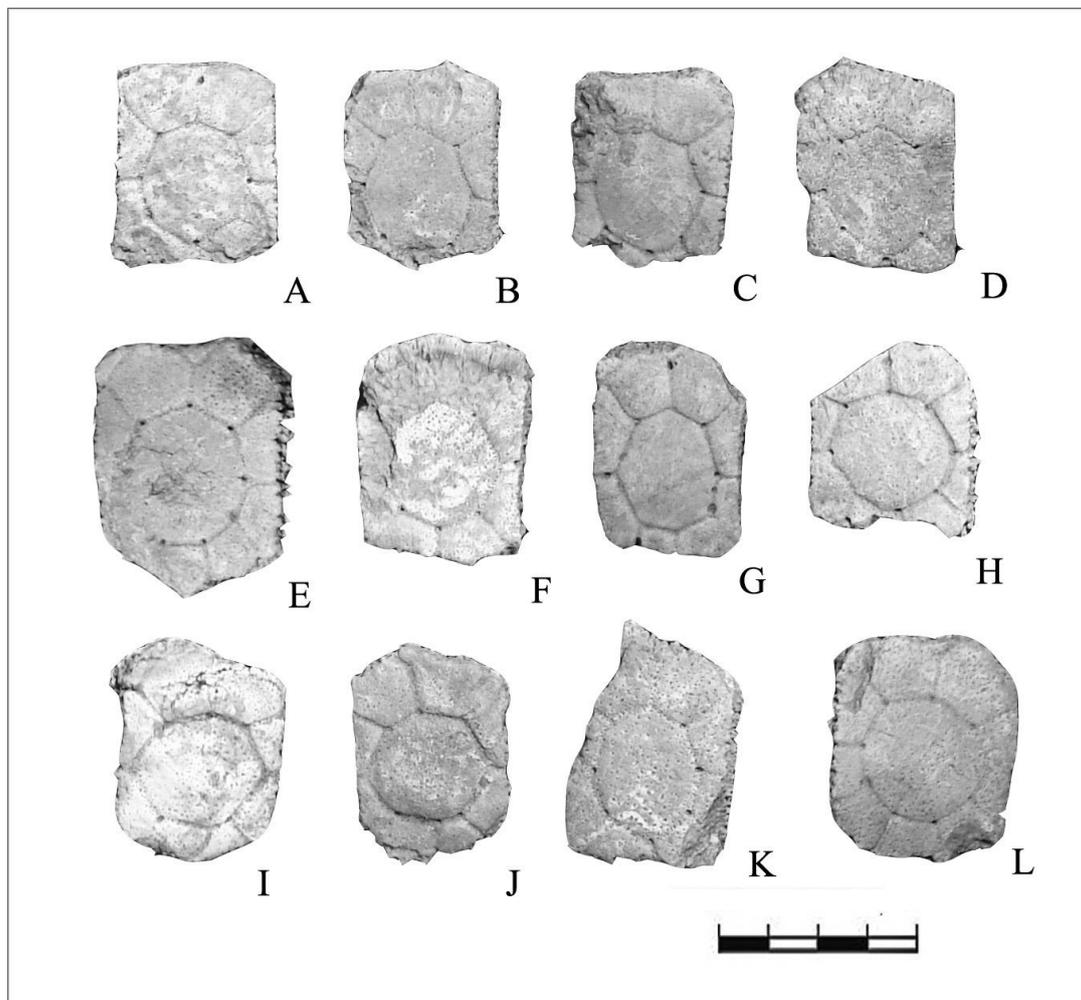
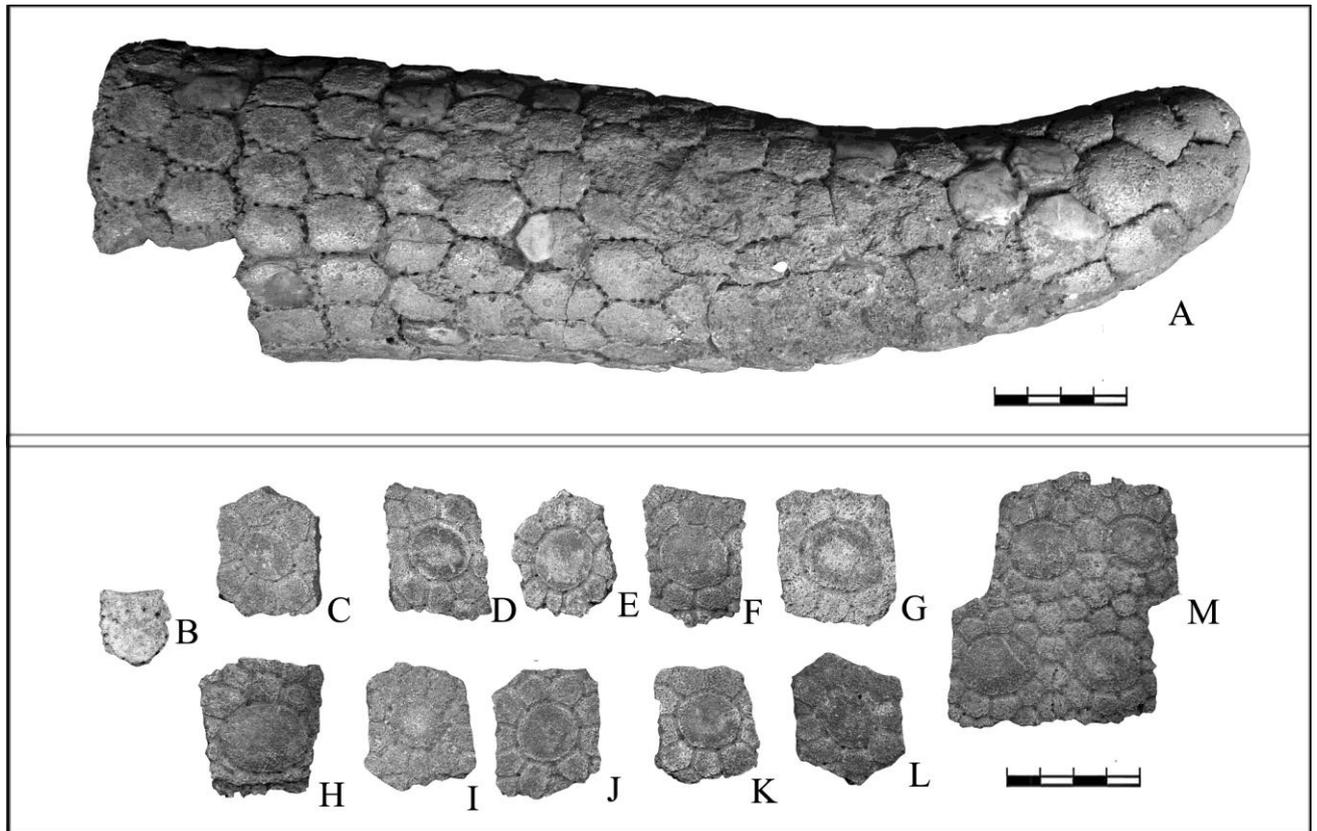


Lámina 59. *Eonaucum informis* (MLP 90-XII-17-15). Figs. A-L, osteoderms de la coraza dorsal. Escala 2 cm.



**Lámina 60. *Palaehoplophorus meridionalis* (sintipo, MACN A 11737 y MACN A 11137).**

**Fig. A (MACN A 11737), tubo caudal (coraza caudal). Figs. B-M, osteoderms de la coraza; B, osteodermo de los anillos caudales (coraza caudal); C-M, osteoderms de la coraza dorsal. Escala 5 cm.**

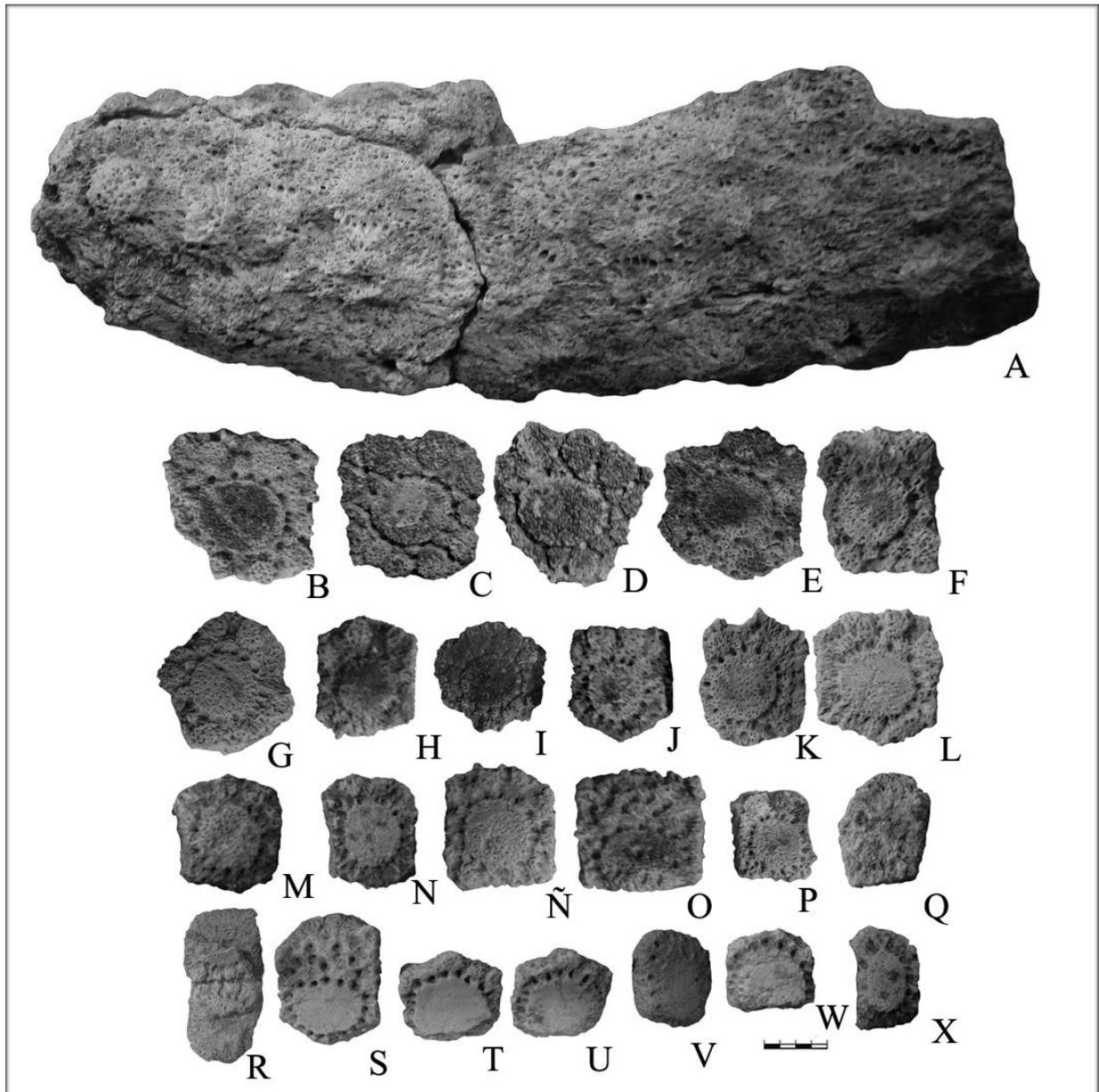


Lámina 61. *Palaehoplophoroides rothi* (holotipo, MLP 92-XI-15-1). Fig. A, tubo caudal (coraza caudal). Fig. B, osteodermos de la coraza dorsal. Escala 2 cm.

## CAPÍTULO 10. TABLAS

**Tabla 1. Medidas del osteodermo cefálico central de los Peltephilidae.**

Escudete cefálico central	<i>P. strepens</i> (MACN A 771)	<i>P. sp.</i> (MACN A 7784-7798)	<i>P. giganteus</i> (MACN A 4891-4900)	<i>P. pumilus</i> ( YMP PU 15390)
AP	33.0	27.2	47.8	28.4
AM	29.7	25.3	43.7	27.1
AN	18.6	14.1	24.4	13.9
LM	34.4	Roto	42.7	32.4

**Tabla 2. Medidas craneanas de *Proeutatus*.**

<b>CRANEO</b>	<i>Proeutatus oenophorum</i> (MACN A4772-4795)	<i>Proeutatus lagena</i> (YPM PU 15613)	<i>Paraeutatus distans</i> (MACN A 7972-7974)
LM	Roto	108.43	Roto
AMN	Roto	22.32	Roto
AIM	Roto	29.48	Roto
AC M1	15.0	13.97	Roto
AC M4-5	17.9	24.1	Roto
AC M8	Roto	37.8	Roto
AN	21.1	25.5	15.4
AP M1	Roto	8.7	11.2
AP M4	Roto	10.6	13.4
AP M8	Roto	16.5	12.3
LEM	25.4	11.1	9.8
LSD	45.9	50.3	35.9
LAM M1	3.0-1.4	ausente	Ausente
LAM M2	4.0-2.5	2.8-1.6	Ausente
LAM M3	5.1-3.3	3.3-2.7	Ausente
LAM M4	6.1-4.4	5.8-4.2	Ausente
LAM M5	Ausente	6.1-4.7	Ausente
LAM M6	7.0-5.7	6.7-5.0	Ausente
LAM M7	6.9-5.1	6.7-4.5	4.1-3.6
LAM M8	5.9-4.1	5.9-3.6	3.1-2.7
LAM M9	4.4-2.7	4.2-2.8	No aplica
AO1	Roto	46.6	Roto
AO2	Roto	26.6	Roto

**Tabla 3. Medidas mandibulares de *Proeutatus*.**

<b>Mandíbula</b>	<i>Proeutatus oenophorum</i> (MACN A4772-4795)	<i>Proeutatus lagena</i> (YPM PU 15613)	<i>Proeutatus deleo</i> (MACN A 4800-4802)
LM	Roto	92.4	Roto
LRS	Roto	18.9	Roto
LAP	Roto	12.4	Roto
ARH m1	8.3	9.3	10.6
ARH m3	10.0	10.3	12.1
ARH m4-5	12.3	12.4	11.9
ARH m6	13.2	17.0	16.4
ARH m8	15.5	15.7	16.8
LRA	Roto	23.4	Roto
ARA	Roto	54.2	Roto
LSD	53.2	50.5	53.8
LSD m1-4	17.6	16.1	17.9
LSD m6-10	29.0	28.2	29.6
LAM m1	2.6-1.5	2.3-1.2	2.3-1.5
LAM m2	2.7-2.0	2.6-1.3	2.9-1.6
LAM m3	3.8-2.3	2.7-1.4	3.5-1.9
LAM m4	3.9-2.4	3.6-1.5	4.5-2.4
LAM m5	5.6-3.8	5.1-3.6	Roto
LAM m6	6.6-4.8	5.6-4.6	6.9-4.4
LAM m7	6.6-5.5	6.4-5.1	6.8-5.4
LAM m8	6.5-5.5	6.4-5.2	6.9-5.4
LAM m9	6.3-5.0	6.1-3.5	6.6-4.8
LAM m10	5.2-3.6	5.2-3.5	5.6-4.4

**Tabla 4. Medidas craneanas de *Prozaedyus*.**

CRANEO	<i>Prozaedyus proximus</i> (YMP PU 15567)	<i>Prozaedyus exilis</i> (YMP PU 7835-7880)
LM	65.4	61.8
AMN	8.3	roto
AIM	15.2	roto
AB	Roto	Roto
AC M1	7.3	6.4
AC M4-5	12.9	12.2
AC M8	17.5	22.2
LP	37.4	38.6
AP M1	5.2	6.8
AP M4	6.4	8.6
AP M8	6.7	9.4
LSD	22.9	24.2
LSD M1-4	11.9	12.4
AO1	7.9	roto
AO2	16.5	roto

**Tabla 5. Medidas mandibulares de *Prozaedyus*.**

<b>Mandíbula</b>	<b><i>Prozaedyus proximus</i> (YMP PU 15567)</b>	<b><i>Prozaedyus exilis</i> (YMP PU 7835-7880)</b>
LM	49.8	roto
LAP	5.9	5.3
ARH m1	4.0	2.7
ARH m3	5.1	3.3
ARH m4-5	5.8	3.8
ARH m6	5.4	3.9
ARH m8	5.8	4.2
LRA	14.9	Roto
ARA	23.9	Roto
LSD	27.3	28.3
LSD m1-4	11.8	9.1
LSD m 6-10	15.8	15.2

**Tabla 6. Medidas craneanas de Propalaeophlorinae.**

CRANEO	<i>P. minus</i> (AMNH 9197)	<i>P. australis</i> (MLP 16-15)	<i>E. petesatus</i> (MACN A-4758-759)	<i>C. muricatus</i> (YPM PU 15331)
LM	140.02? roto	158.7	184.1	153.9? roto
AMN	46.52	53.5	63.3	52.65
AIM	68.87? roto	74.8	89.9	Roto
AEOP	42.71	43.0	Con sediment	43.46
AB	113.56	123.3	153.3	119.27
AC M1	25.23? roto	31.5	34.9	Roto
AC M4-5	56.37?roto	53.4	57.6	Roto
AC M8	77.01	75.2	107.1	75.43
ALN	Roto	19.3	26.7	Roto
AN	28.68? roto	30.9?roto	35.0	Roto
LP	101.08	100.4	124.4	90.45?roto
AP M1	14.14? roto	18.6	19.8	Roto
AP M4	19.07	22.5	23.3	19.67
AP M8	20.47	22.9	30.0	23.39
LSD	94.62	97.8	113.1	88.68?roto
LAM M1	5.11-3.48	4.6-4.1	6.2-4.1	Ausente
LAM M2	6.83-4.48	5.6-3-7	8.1-6.0	Ausente
LAM M3	Ausente	10.3-5.5	10.8-6.3	10.22-4.75
LAM M4	Ausente	12.2-4.4	12.2-6.4	11.87-4.5
LAM M5	Ausente	14.2-5.1	13.6-5.2	13.29-4.82
LAM M6	Ausente	14.6-6.4	14.6-8.0	12.88-5.51
LAM M7	12.54-5.68	13.6-6.5	13.6-8.0	11.61-5.93
LAM M8	10.47-6.15	12.6-6.9	15.0-8.4	11.91-5.72
APC	25.67	22.2	39.1	25.76
AO1	33.18	31.7	38.4	29.35
AO2	67.32	69.9	97.2	60.14

**Tabla 7. Medidas mandibulares de Propalaeophorinae.**

<b>Mandíbula</b>	<b><i>P. minus</i> (MACN A 4757)</b>	<b><i>P. australis</i> (MLP 16-15)</b>	<b><i>C. muricatus</i> (MACN A 2121)</b>	<b><i>E. petesatus</i> (MACN A 4758-4759)</b>
LM	111.5	152.4	Roto	Roto
LRS	40.6	50.9	Roto	53.2
LAP	12.9	16.8	Roto	8.7
ARH m1	25.0	30.6	Roto	21.3
ARH m3	34.8	34.3	Roto	39.9
ARH m4-5	32.5	36.3	42.3? algo roto	36.4
ARH m6	34.5	41.6	41.7? algo roto	42.9
ARH m8	31.8	40.9	31.8? algo roto	40.0
LRA	Rota	71.1	Roto	Roto
ARA	Rota	104.1	Roto	Roto
LSD	90.8	95.1	Roto	137.8
LAM m1	5.5-3.2	4.3-3.2	Roto	7.0-4.8
LAM m2	7.4-4.0	4.7-3.3	Roto	7.4-5.1
LAM m3	10.2-4.9	10.1-4.7	Roto	11.4-6.7
LAM m4	12.4-5.0	12.2-5.2	Roto	13.7-6.8
LAM m5	Roto-5.8	13.2-5.9	Roto	15.9-7.4
LAM m6	12.8-5.7	13.0-6.3	Roto	16.9-8.6
LAM m7	12.6-5.8	12.8-6.5	Roto	17.0-9.3
LAM m8	13.0-5.6	13.1-6.5	Roto	16.9-9.8

**Tabla 8. Medidas craneanas de “*Metopotoxus*” *anceps* y “*Cochlops*” *debilis*.**

CRANEO	“ <i>Metopotoxus</i> ” <i>anceps</i> (YPM PU 15612)	“ <i>Cochlops</i> ” <i>debilis</i> ( YPM PU 15592)
LM	138.83? roto	145.73? roto
AMN	47.44	45.18
AIM	Roto	Escudo y matriz
AEOP	37.20	Escudo con matriz
AB	96.34	Roto
AC M1	27.89? roto	30.57? roto
AC M4-5	56.96	55.62 (con escudo cefálico)
AC M8	79.13	92.25 (con escudo)
ALN	Roto	Roto
AN	Roto	Roto
LP	91.54? roto	95.92? roto
AP M1	Roto	Roto
AP M4	18.85	22.29
AP M8	23.56? roto	23.05
LSD	93.52?	Roto
LAM M1	Roto	Roto
LAM M2	Roto	Roto
LAM M3	11.04-4.24	Roto
LAM M4	Roto	Roto
LAM M5	Roto	Roto
LAM M6	12.3-5.3	Roto
LAM M7	12.04-5.57	Roto
LAM M8	11.66-roto	Roto
APC	23.1	21.5
AO1	31.26	Roto
AO2	56.86? roto	Roto

## CAPÍTULO 11. CUADROS

**Cuadro 1. Distribución de Peltephilidae por localidad.**

<b>DASYPODOIDEA PELTEPHILIDAE</b>	<i>Peltephilus strepens</i>	<i>Peltephilus pumilus</i>	<i>Peltephilus giganteus</i>	<i>Peltephilus</i> sp.	<i>Epipeltephilus recurvus</i>	Peltephilidae sp. nov.?	Peltephilidae gen. et sp. indet.
<b>SANTACRUCENSE</b>							
“PINTURENSE”							
Portezuelo Sumich Norte							x
Loma de La Lluvia							x
Portezuelo Sumich Sur							x
“NOTOHIPPIDENSE”							
Karaiken				x			
<b>SANTRACRUCENSE “TÍPICO” o S.S</b>							
Anfiteatro		x?					
Coy Inlet		x					
Corriguen Kaik				x			
<b>OTRAS LOCALIDADES DE FM. SANTA CRUZ</b>							
“Barrancas del río Santa Cruz”	x	x		x			
Sheuhen			x	x			
Monte Observación			x	x			
Cueva				x			
Monte León	x?	x?					
10 millas al Sur de Monte León				x			

<b>DASYPODOIDEA PELTEPHILIDAE</b>	<i>Peltephilus strepens</i>	<i>Peltephilus pumilus</i>	<i>Peltephilus giganteus</i>	<i>Peltephilus</i> sp.	<i>Epipeltephilus recurvus</i>	<i>Peltephilidae</i> sp. nov.?	<i>Peltephilidae</i> gen. et sp. indet.
Sin localidad (Santacrucense)	x	x		x			
<b>FRIASENSE</b>							
<b>COLLONCURENSE</b>							
Cañadón del Tordillo				x			
Pilcaniyeu Viejo							x
<b>MAYOENSE</b>							
Lago Blanco					x		
Río Guenguel							x
Cerro Guenguel							x
Río Huemules							x
<b>OTRAS LOCALIDADES</b>							
<b>PROV. DE SANTA CRUZ</b>							
Ea. La Bajada				x			
Laguna Olín						x	
Arroyo Eker							x
La Porteña				x			
Manantiales				x			
<b>PROV. DEL CHUBUT</b>							
Cerro Zeballos							x

**Cuadro 2. Distribución de Dasypodidae por localidad.**

DASYPODOIDEA DASYPODIDAE																												
	<i>Stegotherium tessellatum</i>	<i>Stegotherium tauberi</i>	<i>Stegotherium notohippidensis</i>	<i>Stegotherium variegatum</i>	<i>Stegotherium</i> sp. 1	<i>Stegotherium</i> sp. 2	<i>Stegotherium</i> sp. nov.	<i>Stegotherium</i> gen. et sp. indet.	<i>Prozaedus proximus</i>	<i>Prozaedus exilis</i>	<i>Prozaedus</i> sp.	<i>Prozaedus</i> sp. nov.	<i>Ytelia puncta</i>	<i>Ytelia perforata</i>	<i>Ytelia</i> sp.	<i>Euphractini</i> gen. et sp. indet.	<i>Stenotatus patagonicus</i>	<i>Stenotatus hesternus</i>	<i>Stenotatus planus</i>	<i>Stenotatus</i> sp. nov.	<i>Stenotatus</i> sp.	<i>Proeutatus oenophorum</i>	<i>Proeutatus lagena</i>	<i>Proeutatus deleo</i>	<i>Proeutatus carinatus</i>	<i>Proeutatus</i> sp.	<i>Paraeutatus distans</i>	<i>Eutatini</i> gen. et sp. indet.
<b>SANTACRUCENSE</b>																												
<b>“PINTURENSE”</b>																												
Ea. El Carmen																					X						X	
Portezuelo Sumich Norte				X			X																					
Loma de La Lluvia				X																							X	
Cerro de Los Monos				X			X																					
Loma de las Ranas				X			X					X									X						X	
Portezuelo Sumich Sur				X			X														X						X	
<b>SANTACRUCENSE (?) DE FM. PINTURAS</b>																												
Ea. Los Toldos											X										X						X	
Gobernador Gregores																											X	
<b>“NOTOHIPPIDENSE”</b>																												
Karaiken										X		X				X					X						X	
Cerro Centinela (?)				X																							X	
Ea. La Josefina (?)				X																								
<b>SANTRACRUCENSE “TÍPICO” O.S.S.</b>																												
Campo Barranca										X		X				X											X	
Anfiteatro																											X	
Coy Inlet		X						X														X	X				X	
10 millas al Sur de Coy Inlet											X										X							
Corriegen Kaik										X												X					X	

DASYPODOIDEA DASYPODIDAE	<i>Stegotherium tessellatum</i>	<i>Stegotherium tauberi</i>	<i>Stegotherium notohippidensis</i>	<i>Stegotherium variegatum</i>	<i>Stegotherium</i> sp. 1	<i>Stegotherium</i> sp. 2	<i>Stegotherium</i> sp. nov.	<i>Stegotherini</i> gen. et sp. indet.	<i>Prozaedyus proximus</i>	<i>Prozaedyus exilis</i>	<i>Prozaedyus</i> sp.	<i>Prozaedyus</i> sp. nov.	<i>Yetelia punctata</i>	<i>Yetelia perforata</i>	<i>Yetelia</i> sp.	<i>Euphractini</i> gen. et sp. indet.	<i>Stenotatus patagonicus</i>	<i>Stenotatus hesternus</i>	<i>Stenotatus planus</i>	<i>Stenotatus</i> sp. nov.	<i>Stenotatus</i> sp.	<i>Proeutatus oenophorum</i>	<i>Proeutatus lagena</i>	<i>Proeutatus deleo</i>	<i>Proeutatus carinatus</i>	<i>Proeutatus</i> sp.	<i>Paracutatus distans</i>	<i>Eutatini</i> gen. et sp. indet.	
Ea. La Costa									X												X	X			X				
Puesto Ea. La Costa	X									X						X							X						
Monte Tigre										X											X								
Ea. La Angelina																					X								
Cañadón Las Totoras		X							X												X								
Cabo Buen Tiempo																					X				X				
Killik Aike Norte		X							X	X						X	X								X				
<b>OTRAS LOCALIDADES DE FM. SANTA CRUZ</b>																													
“Barrancas del río Santa Cruz”	X							X	X							X					X	X			X				
“Barrancas del río Chico”																				X									
Karaiken																										X			
Sheuhen										X		X				X										X			
Monte Observación										X							X		X				X	X	X				
Cañadón de las Vacas																													
Cueva													X			X											X		
Jack Harvey																										X			
Yegua Quemada									X	X																			
Rincón del Buque																										X			
Monte León								X	X	X						X				X	X	X			X				
10 millas al Sur de Monte León																				X									
Sin localidad (Santacrucense)	X								X	X						X				X	X	X		X	X				

DASYPODOIDEA DASYPODIDAE																												
	<i>Stegotherium tessellatum</i>	<i>Stegotherium tauberi</i>	<i>Stegotherium notohippidensis</i>	<i>Stegotherium variegatum</i>	<i>Stegotherium</i> sp. 1	<i>Stegotherium</i> sp. 2	<i>Stegotherium</i> sp. nov.	<i>Stegotherini</i> gen. et sp. indet.	<i>Prozaedyus proximus</i>	<i>Prozaedyus exilis</i>	<i>Prozaedyus</i> sp.	<i>Prozaedyus</i> sp. nov.	<i>Yetelia puncta</i>	<i>Yetelia perforata</i>	<i>Yetelia</i> sp.	<i>Euphractini</i> gen. et sp. indet.	<i>Stenotatus patagonicus</i>	<i>Stenotatus hesternus</i>	<i>Stenotatus planus</i>	<i>Stenotatus</i> sp. nov.	<i>Stenotatus</i> sp.	<i>Proeutatus oenophorum</i>	<i>Proeutatus lagena</i>	<i>Proeutatus deleo</i>	<i>Proeutatus carinatus</i>	<i>Proeutatus</i> sp.	<i>Paracutatus distans</i>	<i>Eutatini</i> gen. et sp. indet.
<b>FRIASENSE</b>																												
<b>FRIASENSE S.S.</b>																												
Alto río Cisnes (ex río Frías)													X														X	
<b>COLLONCURENSE</b>																												
Paso Flores																											X	
Río Collón Curá									X																	X		X
Cañadón del Tordillo				X					X				X							X						X		
Pilcaniyeu Viejo									X											X						X		
Comallo													X															
<b>MAYOENSE</b>																												
Lago Blanco																												X
Cerro Guenguel													X															
Río Huemules													X	X														X
<b>OTRAS LOCALIDADES</b>																												
<b>PROV. DE SANTA CRUZ</b>																												
Ea. La Bajada									X										X							X		
Laguna Olin																										X		
Río Leona			X																									
Ea. Quién Sabe																										X		
La Porteña									X	X								X	X							X		
Manantiales					X				X	X								X								X		
Lago Pueyrredón																										X		
Cerro Boleadoras												X						X										
<b>PROV. DEL CHUBUT</b>																												
Río Senguer							X																			X	X	



**Cuadro 3. Distribución de Glyptodontidae por localidad.**

GLYPTODONTIDAE	<i>Propalaeohoplophorus australis</i>	<i>Propalaeohoplophorus minus</i>	<i>Propalaeohoplophorus</i> sp.	<i>Cochlops muricatus</i>	<i>Cochlops</i> sp.	<i>Eucinepeltus petesatus</i>	" <i>Cochlops</i> " <i>debilis</i>	" <i>Metopotoxus</i> " <i>anceps</i>	<i>Eonaucum informis</i>	<i>Propalaeohoplophorinae</i> gen. et sp. indet.	Glyptodontidae gen. et sp. nov.	<i>Palaeohoplophorus meridionalis</i>	<i>Palaeohoplophoroides rothi</i>	Glyptodontidae gen. et sp. indet.
<b>"PINTURENSE"</b>														
Portezuelo Sumich Norte										X				
Loma de La Lluvia										X				
Loma de las Ranas										X				
Portezuelo Sumich Sur										X				
<b>SANTACRUCENSE (?) DE FM. PINTURAS</b>														
Ea. Los Toldos										X				
Gobernador Gregores										X				
<b>"NOTOHIPPIDENSE"</b>														
Karaiken										X				
<b>SANTRACRUCENSE "TÍPICO" o S.S.</b>														
Anfiteatro			X											
Coy Inlet		X								X				
10 millas al Sur de Coy Inlet	X			X			X			X				
Corriguen Kaik		X								X				
Puesto Ea. La Costa										X				
Ea. La Costa			X							X				
Monte Tigre			X			X								
Ea. La Angelina														
Cañadón Las Totoras						X				X				
Cabo Buen Tiempo										X				
Killik Aike Norte						X				X				
<b>OTRAS LOCALIDADES DE FM. SANTA CRUZ</b>														
"Barrancas del río Santa Cruz"	X					X				X				
"Barrancas del río Chico"				X						X				
Karaiken										X				
Sheuhen				X		X								

GLYPTODONTIDAE	<i>Propalaeohoplophorus australis</i>	<i>Propalaeohoplophorus minus</i>	<i>Propalaeohoplophorus</i> sp.	<i>Cochlops muricatus</i>	<i>Cochlops</i> sp.	<i>Eucinepeltus petesatus</i>	" <i>Cochlops</i> " <i>debilis</i>	" <i>Metopotoxus</i> " <i>anceps</i>	<i>Eonaucum informis</i>	<i>Propalaeohoplophorinae</i> gen. et sp. indet.	Glyptodontidae gen. et sp. nov.	<i>Palaehoplophorus meridionalis</i>	<i>Palaehoplophoroides rothi</i>	Glyptodontidae gen. et sp. indet.
	Monte Observación			X			X				X			
Cañadón de las Vacas						X				X				
Cueva						X				X				
Jack Harvey										X				
Yegua Quemada						X				X				
Rincón del Buque				X										
Monte León	X?		X	X						X				
10 millas al Sur de Monte León														
Rincón del Buque				X										
Sin localidad (Santaerucense)	X	X		X		X				X				
<b>FRIASENSE S.S.</b>														
Alto Río Cisnes (ex río Frías)										X				
<b>COLLONCURENSE</b>														
Paso Flores										X				
Río Collón Curá									X					
Cañadón del Tordillo									X					
Pilcaniyeu Viejo									X					
Comallo									X					
<b>MAYOENSE</b>														
Lago Blanco												X		
<b>OTRAS LOCALIDADES</b>														
<b>PROV. DE SANTA CRUZ</b>														
"Yacimiento Las Pinturas"					X					X				
Ea. La Bajada										X				
Ea. La Flora										X				
Laguna Olin										X				
Arroyo Eke										X				
Arroyo Feo										X				
Ea. Quién Sabe										X				
Río Leona										X				

<b>GLYPTODONTIDAE</b>	<i>Propalaeohoplophorus australis</i>	<i>Propalaeohoplophorus minus</i>	<i>Propalaeohoplophorus</i> sp.	<i>Cochlops muricatus</i>	<i>Cochlops</i> sp.	<i>Eucinepeltus petesatus</i>	" <i>Cochlops</i> " <i>debilis</i>	" <i>Metopotoxus</i> " <i>anceps</i>	<i>Eonaucum informis</i>	<i>Propalaeohoplophorinae</i> gen. et sp. indet.	<i>Glyptodontidae</i> gen. et sp. nov.	<i>Palaeohoplophorus meridionalis</i>	<i>Palaeohoplophoroides rothi</i>	<i>Glyptodontidae</i> gen. et sp. indet.
La Porteña						x				x				
Manantiales						x				x				
Lago Pueyrredón								x		x				
<b>PROV. DEL CHUBUT</b>														
Cerro Zeballos											x			
Tranquera Blanca											x			
Piedra Parada														x
Cañadón Comayo														x
Aguada Escondida														x
Arroyo Pedregoso													x	
<b>PROV. DE RIO NEGRO</b>														
Cerro Mesa									x					
Ingeniero Jacobacci									x					
Cerro Castillo (=El Castillo)									x					

**Cuadro 4. Distribución de cingulados por localidad para el Santacrucense “típico” y otras localidades de Fm. Santa Cruz**

	<i>Steeotherium tessellatum</i>	<i>Stegotherium tauberi</i>	<i>Prozaedus proximus</i>	<i>Prozaedus exilis</i>	<i>Prozaedus</i> sp.	<i>Yotelia puncta</i>	<i>Stenotatus patagonicus</i>	<i>Stenotatus hesternus</i>	<i>Stenotatus</i> sp.	<i>Proeutatus oenophorum</i>	<i>Proeutatus lagena</i>	<i>Proeutatus deleo</i>	<i>Proeutatus carinatus</i>	<i>Proeutatus</i> sp.	<i>Paraeutatus distans</i>	<i>Peltephilus strepens</i>	<i>Peltephilus pumilus</i>	<i>Peltephilus sisantius</i>	<i>Peltephilus</i> sp.	<i>Propalaeohoplophorus australis</i>	<i>Propalaeohoplophorus minus</i>	<i>Propalaeohoplophorus</i> sp.	<i>Cochlops muricatus</i>	<i>“Cochlops” debilis</i>	<i>Eucinepeltus petesatus</i>	<i>Propalaeohoplophorinae</i> gen. et sp. indet.	
<b>SANTACRUCENSE</b>																											
“TÍPICO” o S.S.																											
Campo Barranca					X	X	X							X													
Anfiteatro									X	X			X			X						X					
Coy Inlet	X	X											X			X					X						
	?																										
10 millas al Sur de Coy Inlet					X				X											X				X			X
Corriegen Kaik					X				X				X						X		X	X					X
Ea. La Costa			X						X	X			X									X					X
Puesto Ea. La Costa					X		X					X															X
Monte Tigre					X				X													X					
Ea. La Angelina									X																	X	
Cañadón Las Totoras	X		X							X															X		
Cabo Buen Tiempo									X				X														X
Killik Aike Norte	X		X	X				X	X				X										X		X	X	X



**Cuadro 5. Distribución de Peltephilidae, Dasypodidae y Glyptodontidae para cada una de las faunas de las edades Santacrucese y “Friasense”**

	Fauna “pinturensis” de Gran Barranca	Fauna “pinturensis” de Fm. Pinturas	Fauna santacrucese (?) de Fm. Pinturas	Fauna “notohippidense” de Fm. Santa Cruz	Fauna santacrucese s.s. de Fm. Santa Cruz	Fauna friasense s.s. de Fm. Río Frías	Fauna colloncurensis de Fm. Collón Curá	Fauna mayoense de Fm. Río Mayo
<b>PELTEPHILIDAE</b>								
<i>Peltephilus pumilus</i>					X			
<i>Peltephilus</i> sp.				X	X		X	
<i>Epipeltephilus recurvus</i>								X
Peltephilidae gen. et sp. indet.		X					X	X
<b>DASYPODIDAE</b>								
<b>STEGOTHERIINI</b>								
<i>Stegotherium tauberi</i>					X			
<i>Stegotherium notohippidensis</i>								
<i>Stegotherium variegatum</i>	X	X						
<i>Stegotherium</i> sp.	X							
<i>Stegotherium</i> sp. 1							X	
<i>Stegotherium</i> sp. nov.		X						
<b>EUTATINI</b>								
<i>Stenotatus patagonicus</i>				X	X			
<i>Stenotatus hesternus</i>					X			
<i>Stenotatus</i> cf. <i>S. centralis</i>	X							
<i>Stenotatus</i> sp.		X	X	X	X		X	
<i>Proeutatus oenophorum</i>					X			
<i>Proeutatus lagena</i>					X			
<i>Proeutatus deleo</i>					X			
<i>Proeutatus</i> sp.	X	X	X	X	X	X	X	

	Fauna "pinturensis" de Gran Barranca	Fauna "pinturensis" de Fm. Pinturas	Fauna santacrucense (?) de Fm. Pinturas	Fauna "notohippidense" de Fm. Santa Cruz	Fauna santacrucense s.s. de Fm. Santa Cruz	Fauna friasense s.s. de Fm. Río Frías	Fauna colloncurensis de Fm. Collón Curá	Fauna mayoense de Fm. Río Mayo
Eutatini gen. et sp. indet.							x	x
<b>EUPHRACTINI</b>								
<i>Prozaedyus proximus</i>					x			
<i>Prozaedyus exilis</i>					x			
<i>Prozaedyus</i> cf. <i>P. humilis</i>								
<i>Prozaedyus</i> sp.			x	x	x			
<i>Vetelia puncta</i>		x		x	x	x		
<i>Vetelia perforata</i>								x
<i>Vetelia</i> sp.							x	
Euphractini gen. et sp. indet.								x
<b>GLYPTODONTIDAE</b>								
<b>PROPALAEHOPLOPHORINAE</b>								
<i>Propalaeophlophorus australis</i>					x			
<i>Propalaeophlophorus minus</i>					x			
<i>Propalaeophlophorus</i> sp.					x			
<i>Cochlops muricatus</i>					x			
" <i>Cochlops</i> " <i>debilis</i>					x			
<i>Eucinepeltus petesatus</i>					x			
Propalaeophlophorinae gen. et sp. indet.	x	x	x	x	x	x	x	
<b>GLYPTODONTIDAE INCERTAE</b>								
<b>SEDIS</b>								
<i>Eonaucum informis</i> n. comb.							x	
<b>PALAEHOPLOPHORINI</b>								
<i>Palaeophlophorus meridionalis</i>								x