

CHAETOPHRACTUS TARIJENSIS (XENARTHRA, DASYPODIDAE) ¿UN ENDEMISMO DEL VALLE DE TARIJA (BOLIVIA)? IMPLICANCIAS PALEOBIOGEOGRÁFICAS

SANTIAGO RODRIGUEZ-BUALÓ

Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET) y Universidad Nacional del Nordeste,
Ruta 5, km 2,5 (3400), Corrientes, provincia de Corrientes, Argentina. *santiago_mr@hotmail.com*

ESTEBAN SOIBELZON, ALEJO CARLOS SCARANO

Departamento Científico de Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/nº, 1900,
La Plata, Argentina. *esoibelzon@fcnym.unlp.edu.ar*, *scarano@cnym.unlp.edu.ar*

ALFREDO EDUARDO ZURITA

Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET) y Universidad Nacional del Nordeste,
Ruta 5, km 2,5 (3400), Corrientes, provincia de Corrientes, Argentina. *aezurita74@yahoo.com.ar*

ABSTRACT – *CHAETOPHRACTUS TARIJENSIS* (XENARTHRA, DASYPODIDAE). AN ENDEMISM FROM THE TARIJA VALLEY (BOLIVIA)? PALEOBIOGEOGRAPHICAL IMPLICATIONS. *Chaetophractus tarijensis* (Ameghino) is a dasypodid restricted to the Pleistocene of the Tarija Valley (Bolivia). In this contribution we study the type specimen of *C. tarijensis* and referred specimens to this species, and establish comparisons with extant Dasypodidae Euphractinae. The analysis of the present study reveal that the characters used by Florentino Ameghino (*e.g.* the underdevelopment of the angular portion of the ramus of the mandible and the cylindrical shape of the last molariform) do not allow the differentiation with *Chaetopractus* (Desmarest). Also, a principal components analysis was performed with cranial measurements. All these evidence support the hypothesis that *C. tarijensis* is a synonym of *C. villosus*. From a paleobiogeographic point of view, these results are important because it indicates that *C. tarijensis* is not one of the few supposedly endemic species of the of the Tarija Valley.

Key words: Cingulata, Euphractinae, Pleistocene, Quaternary, South America, taxonomy.

RESUMO – *Chaetophractus tarijensis* (Ameghino) é um dasipodídeo restrito ao Pleistoceno do Vale de Tarija (Bolívia). A partir do estudo do exemplar tipo de *C. tarijensis*, dos materiais referidos a esta espécie e da comparação com outros Dasypodidae Euphractinae atuais, se conclui que os caracteres utilizados por Florentino Ameghino (*e.g.* o pouco desenvolvimento da porção angular do ramo ascendente da mandíbula e a forma cilíndrica do último molariforme) não permitem diferenciá-la de *Chaetopractus* (Desmarest). Estas diferenças são também consistentes com os resultados obtidos por meio de uma análise de componentes principais, na qual *C. tarijensis* seria um sinônimo de *C. villosus*. Tais resultados são importantes do ponto de vista paleobiogeográfico, dado que seria outro caso de espécie originalmente proposta como endêmica do Vale de Tarija, porém que, segundo nossos recentes estudos, não seria válida.

Palavras-chave: Cingulata, Euphractinae, Pleistoceno, Quaternário, América do Sul, taxonomia.

INTRODUCCIÓN

Los Dasypodidae (Xenarthra, Cingulata) se encuentran exclusivamente en el continente Americano, en donde poseen una amplia distribución geográfica (entre los 40°N/40°S) y temporal (desde el Eoceno temprano hasta la actualidad; ver Carlini & Scillato-Yané 1999; Ciancio & Carlini, 2008; Krmpotic *et al.*, 2009). Los representantes vivientes se agrupan en nueve géneros y 21 especies (Wetzel, 1985; Nowak, 1999; Wetzel *et al.*, 2007). Asimismo, se conoce una mayor diversidad de fauna fósil, con aproximadamente 40

géneros y unas 200 especies extintas (Scillato-Yané, 1982; Mones, 1986; McKenna & Bell, 1997).

De acuerdo con McKenna & Bell (1997), los Dasypodidae están divididos en tres subfamilias: Dasypodinae, Euphractinae y Tolypeutinae, de las cuales las dos primeras incluyen la mayor parte de las especies, tanto extintas como actuales. El rasgo anatómico más evidente de la familia es la presencia de zonas acorazadas en distintas regiones del cuerpo (Krmpotic *et al.*, 2009; Ciancio *et al.*, 2012) y que están integradas por osteodermos coalescentes articulados. Ellos cubren el dorso de la cabeza (escudete cefálico) y del



Figura 1. Mapa de ubicación, mostrando la localidad de donde provienen los restos de *Chaetophractus tarijensis* (Ameghino, 1902).

Figure 1. Location map showing the provenance of *Chaetophractus tarijensis* (Ameghino, 1902).

tronco (coraza dorsal), y envuelven la cola (estuche caudal) (excepto en *Cabassous* McMurtrie, 1931) (Soibelzon *et al.*, 2012, fig. 1). Estos osteodermos pueden también estar presentes aislados en el tegumento del rostro, de la región ventral del tronco y dorsal de los miembros (Krmptotic *et al.*, 2009).

El Valle de Tarija (Bolivia) es uno de los yacimientos pleistocenos más importantes de América del Sur y ha sido motivo de numerosas publicaciones científicas (ver comentario en Tonni *et al.*, 2009 y la bibliografía allí citada). Se ubica a unos 2000 msnm y posee una extensión geográfica de unos 4500 km² (Figura 1). Desde una perspectiva geológica, los sedimentos fluviales que rellenan el Valle de Tarija corresponden a la Formación Tolomosa (*ex* Formación Tarija, ver Coltorti *et al.*, 2010), la cual yace de manera discordante sobre un basamento Paleozoico (Silúrico-Devónico). La edad de la fauna de Tarija, en comparación con el esquema pampeano de Cione & Tonni (2005), varía según los diferentes autores desde exclusivamente Ensenadense (*ca.* 2-0,5 Ma) (MacFadden *et al.*, 1983; MacFadden & Shokey, 1997; MacFadden, 2000; MacFadden *et al.*, 2013) a exclusivamente Lujanense (*ca.* 40-10 Ka) (Coltorti *et al.*, 2007, 2010). Sin embargo, Tonni *et al.* (2009) señalan que en comparación con el estándar pampeano, la fauna de Tarija no es exclusivamente Ensenadense ni Lujanense, dado que, si bien el grueso de la

fauna es comparable a la del Lujanense pampeano, existen algunos taxones exclusivos del Ensenadense pampeano. Tonni *et al.* (2009, p. 63) proponen “*the survival in this area of taxa recorded in the typical Ensenadan (i.e. G. munizi and A. angustidens) could be due to a local continued existence of these species*”, posiblemente debido a diferencias latitudinales.

Más allá de estas controversias, la fauna de Tarija es típicamente pleistocena, no obstante presenta diferencias con otras faunas sincrónicas de América del Sur. Estas diferencias corresponden tanto a una mayor frecuencia de algunos taxones (*e.g.* *Tapirus* Brünnich, 1772, *Cuvieronius* Osborn, 1923) como a la presencia de numerosas (*ca.* 10) especies supuestamente endémicas. En relación a esto último, estudios recientes indican la presencia de al menos cuatro de estos taxones endémicos en otras faunas de América del Sur [*e.g.* *Scelidodon tarijensis* (Gervais & Ameghino, 1880), *Arctotherium tarijense* Ameghino, 1902] (Soibelzon *et al.*, 2011). Asimismo, la paleofauna de Tarija requiere de modernas revisiones taxonómicas que ayuden a esclarecer la problemática tanto de la antigüedad, como de los endemismos. Este último es el caso de *Chaetophractus tarijensis* (Ameghino, 1902).

Entre los Euphractinae (Xenarthra, Dasypodidae) fósiles hallados en el Pleistoceno del Valle de Tarija, tradicionalmente se han citado a *Euphractus* cf. *E. sexcinctus* (Linnaeus, 1758), *Chaetophractus* cf. *C. villosus* (Desmarest, 1804) y *C. tarijensis* (Ameghino, 1902; Hoffstetter, 1963; Marshall & Sempere, 1991; Tonni *et al.*, 2009). Actualmente, las especies registradas son: *E. sexcinctus*, *C. villosus*, *C. vellerosus* (Gray, 1865) y *C. nationi* (Thomas, 1894).

En la presente contribución se discute la validez taxonómica de *Chaetophractus tarijensis*, y por lo tanto su carácter de taxón endémico de los depósitos cuaternarios del Valle de Tarija. Estudios paleofaunísticos y paleobiogeográficos realizados sobre la fauna de los Euphractinae (Dasypodidae) de esta localidad resultan relevantes a la hora de proponer esquemas biogeográficos y establecer correlaciones biocronológicas con otras áreas de América del Sur.

MATERIAL Y MÉTODOS

A fin de analizar la validez de *Chaetophractus tarijensis* se estudió el ejemplar Tipo (MACN 1612), un espécimen referido a esta especie (YPM PU 16612) (Figura 2) y otros ejemplares actuales de *C. villosus* (n = 25), *C. vellerosus* (n = 32), *C. nationi* (n = 1) y *Euphractus sexcinctus* (n = 15), depositados en las colecciones del MACN, MLP y AAC. Se tomaron medidas equivalentes a las tomadas por Ameghino (1902) (LM, LP, DTD y DTI, AP-M3, LSDS, LSDM, ARH) y medidas nuevas propuestas en este trabajo (AP-M3, AP-M4, AC, PP, LSM, LS, ML) (Figura 3). Para ello se eligieron ejemplares que fuesen de igual estadio ontogenético que el ejemplar tipo (adultos), utilizándose como criterio para la determinación que las suturas entre el basioccipital y el basiesfenoides, y entre este último con el preesfenoides estuviesen soldadas. Cabe destacar que Morris

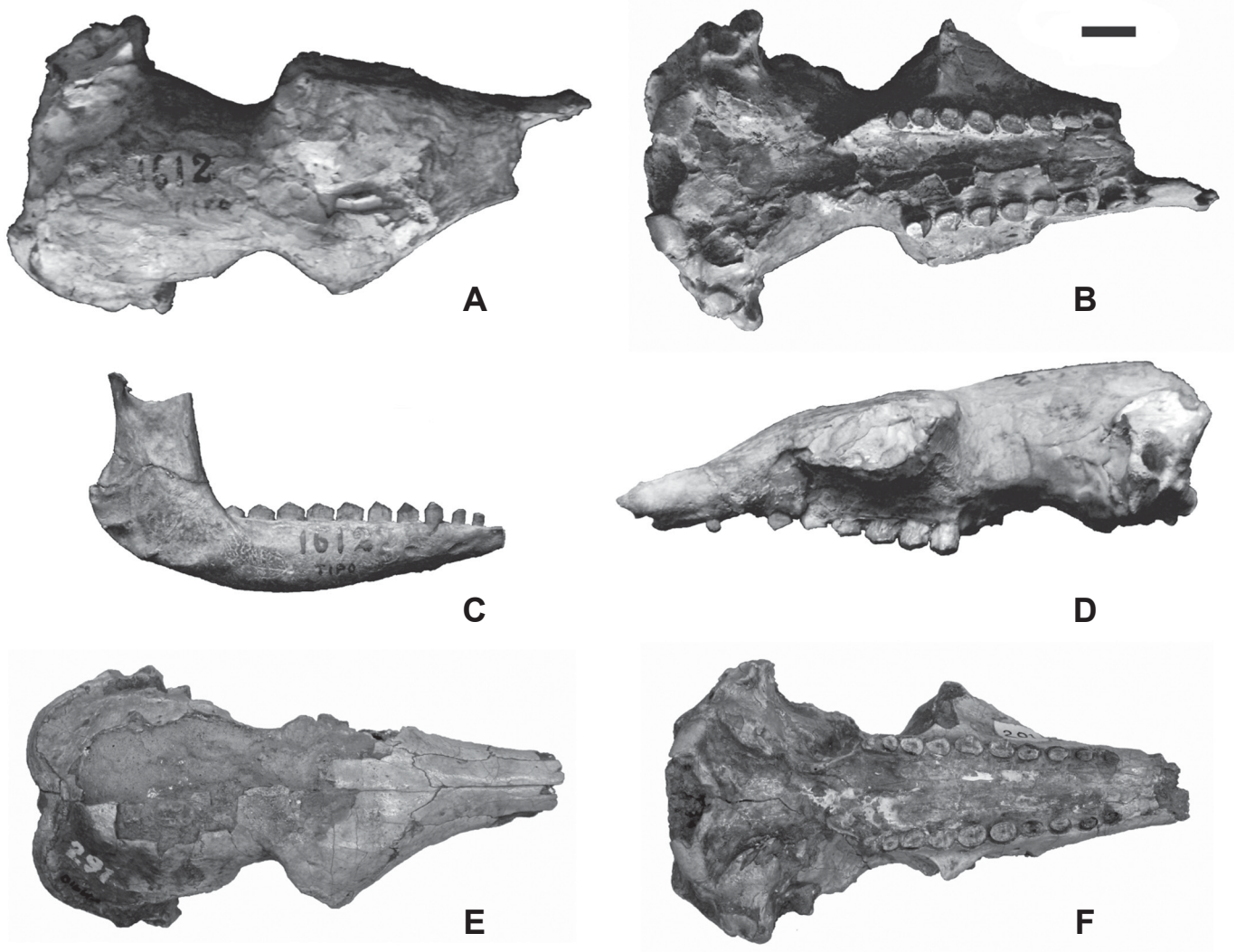


Figura 2. *Chaetophractus tarijensis*. **A-D**, ejemplar tipo (MACN 1612). Cráneo en vistas dorsal (**A**), ventral (**B**), lateral (**D**); **C**, hemimandíbula derecha. **E-F**, material referido (YMPMU 16612). Cráneo en vistas dorsal (**E**), ventral (**F**). Escala = 10 mm.

Figure 2. *Chaetophractus tarijensis*. **A-D**, type material (MACN 1612). Skull dorsal (**A**), ventral (**B**), lateral (**D**) views; **C**, right hemimandible. **E-F**, referred material (YMPMU 16612). Skull in dorsal (**E**), ventral (**F**) views. Scale bar = 10 mm.

(1972) y Rager *et al.* (2013) indican que estos no son criterios completamente confiables para la determinación de la edad. Así, por ejemplo, el material de *C. nationi* (MACN 35308) no presenta la sutura entre el basiesfenoides y el preesfenoides soldada, pero si el resto de las suturas craneanas, por ello se lo incluye igualmente en el análisis.

Las medidas seleccionadas fueron las siguientes:

- (i) longitud del cráneo desde la parte posterior de los cóndilos hasta la parte más anterior del pre-maxilar (**LM**).
- (ii) longitud de la parte palatina del premaxilar delante del M1 (**LP**).
- (iii) longitud de la sínfisis mandibular (**LSM**).
- (iv) longitud de la porción sinfisiaria de la mandíbula delante del m1 (**LS**).
- (v) ancho del paladar a nivel del M3 (**AP-M3**), M4 (**AP-M4**) y M5 (**AP-M5**).
- (vi) longitud de la serie dentaria superior (**LSDS**).
- (vii) longitud serie dentaria inferior (**LSDM**).
- (viii) alto de la rama horizontal de la mandíbula debajo del m8 (**ARH**).
- (ix) longitud de la mandíbula: distancia extremo anterior de la sínfisis-borde posterior de la rama ascendente (**ML**).
- (x) diámetro transverso máximo a nivel del meato auditivo derecho (**DTD**).
- (xi) diámetro transverso máximo a nivel del meato auditivo izquierdo (**DTI**).
- (xii) ancho del cráneo en vista dorsal a nivel del M3 (**AC**).
- (xiii) distancia entre la parte posterior del M9 y la parte posterior de los cóndilos occipitales (**PP**).

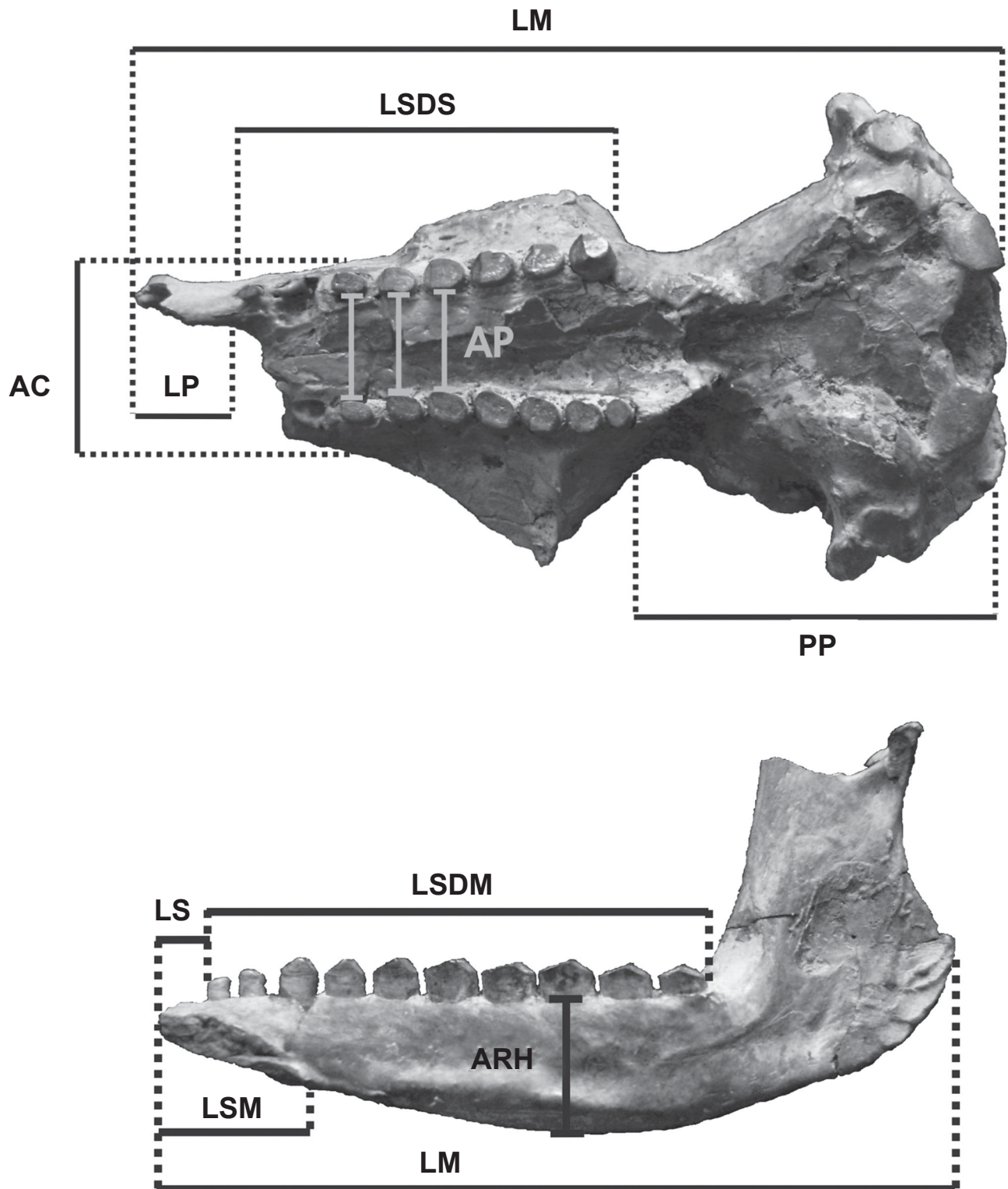


Figura 3. Medidas utilizadas en el trabajo. Ver Material y Métodos para las abreviaturas.

Figure 3. Measurements used in this work. See Material and Methods for abbreviations.

Todos los valores incluidos en la tabla están expresados en milímetros (mm), con un rango de error de 0,5 mm y fueron tomados con calibre de mano “Vernier”. Se realizó un análisis de componentes principales con los datos morfométricos (Jolliffe, 2002). El cálculo de los autovalores y autovectores se realizó mediante descomposición de valores singulares de los datos estandarizados (centrados y escalados). Todos los cálculos se realizaron utilizando R (R Core Team, 2012). Se comparó además, la disposición del conducto auditivo entre los diferentes ejemplares de las especies consideradas (Carrizo *et al.*, 2005).

La terminología anatómica utilizada proviene principalmente de las contribuciones realizadas por Ameghino (1875), Wible & Gaudin (2004) y Squarcia *et al.* (2006). La sistemática se basa en el arreglo propuesto por McKenna & Bell (1997). El esquema cronológico y bioestratigráfico utilizado en este trabajo corresponde al de Cione & Tonni (2001, 2005) y Soibelzon *et al.* (2008).

Abreviaturas institucionales. AAC, Colección Alfredo A. Carlini del Museo de La Plata, La Plata, Argentina; **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; **MLP**, Museo de la Plata, La Plata, Argentina; **MUT**, Museo de la Universidad de Tarija, Tarija, Bolivia; **YPM PU**, Yale Peabody Museum of Princeton University, New Haven, Estados Unidos.

Otras abreviaturas. **M**, molariforme superior; **m**, molariforme inferior; **msnm**, metros sobre el nivel del mar.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Superorden XENARTHRA Cope, 1889
Orden CINGULATA Illiger, 1811
Familia DASYPODIDAE Gray, 1821
Tribu EUPHRACTINI Winge, 1923

Chaetophractus Fitzinger, 1871

Especie tipo. *Loricatus villosus* Desmarest, 1804.

1866 *Dasyopus (Euphractus) villosus fossilis* Burmeister, p. 232.

1880 *Euphractus* aff. *villosus* Gervais & Ameghino, p. 126.

1889 *Dasyopus* aff. *villosus* Ameghino, p. 865.

1889 *Dasyopus platensis* Ameghino, p. 866.

1902 *Dasyopus tarijensis* Ameghino, p. 257 = *Chaetophractus tarijensis* (Ameghino 1902).

Chaetophractus villosus (Gray, 1865)
(Figura 2)

Holotipo. MACN 1612, cráneo parcialmente completo, con la porción dorsal reconstruida en gran parte, sin M1 y M2 derechos ni M2 y M9 izquierdos; hemimandíbula derecha sin el proceso coronóideo y sin la porción más distal de la sínfisis; fragmentos reconstruidos de la hemimandíbula izquierda (Figuras 2A-D).

Procedencia geográfica y estratigráfica. Valle de Tarija, Bolivia. Formación Tolomosa (Pleistoceno).

Material referido. YPM PU 16612, cráneo parcialmente completo, sin ambos arcos cigomáticos y porciones incompletas en frontales y parietales (Figuras 2E-F).

Procedencia geográfica y estratigráfica. Valle de Tarija, Bolivia. Formación Tolomosa (Pleistoceno).

Comentarios. Esta especie fue nombrada por Ameghino (1902) como *Dasyopus tarijensis*, y luego incluida por Hoffstetter (1963) en el género *Chaetophractus* como *C. tarijensis*. Takai *et al.* (1982) figuran y asignan a *C. tarijensis* una coraza dorsal en buen estado de conservación (MUT-128). Sin embargo, como señalamos anteriormente, esta especie fue fundada en base a material craneano (MACN 1612), con lo cual su asignación específica quedará pendiente para futuros estudios. En trabajos siguientes (Marshall & Sempere, 1991). Sobre la paleofauna de Tarija se resalta la condición de este taxón como especie endémica; sin embargo, Tonni *et al.* (2009) indican la necesidad de realizar estudios sistemáticos particulares sobre estos supuestos taxones endémicos. Por último, es importante mencionar que *C. villosus* fue citado con dudas por algunos autores para el Pleistoceno del Valle de Tarija (Boule & Thevenin, 1920; Hoffstetter, 1963) en base a de osteodermos aislados.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En su descripción original Ameghino (1902) establece comparaciones entre *Dasyopus tarijensis* (= *Chaetophractus tarijensis*), *C. villosus* y *Euphractus sexcinctus*. Indica que *C. tarijensis* es similar en tamaño a *Dasyopus villosus* (= *Chaetophractus villosus*), pero se distingue de ésta por una serie de caracteres (Ameghino 1902, p. 257, ser. 3a). A continuación se listan y discuten los seis caracteres enunciados por Ameghino (1902, p. 257):

(i) “*La parte palatina del intermaxilar que se extiende delante de la primera muela es más largo que en Dasyopus villosus, y sucede otro tanto con la parte sinfisaria correspondiente de la mandíbula que es igualmente más larga y más alta*”. Como se observa en la tabla, estas medidas, en ambos especímenes de *Chaetophractus tarijensis*, están dentro del rango de las de *C. villosus*;

(ii) “*La región interdentaria del paladar en su parte anterior es más ancha que en Dasyopus villosus.*” En este punto, Ameghino se refiere a la región interdentaria del paladar a nivel del M3 (ver tabla de dimensiones en Ameghino, 1902, p. 257), la cual en el holotipo (MACN 1612) mide 11,33 mm. Este valor es superior en 1 mm a la mayor medida equivalente tomada en los cráneos de *Chaetophractus villosus*. En el ejemplar YPM PU-16612 esta medida cae dentro del rango de *C. villosus* (ver Tabla 1). Esta diferencia podría deberse a que el ejemplar MACN 1612 presenta una fractura en esa zona. Adicionalmente, la región interdentaria entre el M4 y el M5 cae dentro del rango de tamaño de *C. villosus*;

(iii) “*La bóveda palatina se extiende atrás de la última muela, más que en Dasyopus villosus y Euphractus sexcinctus.*” La porción más posterior de la bóveda palatina se encuentra reconstruida en el holotipo. A modo de comprobar si existe diferencia de tamaño en la región postdentaria del cráneo, se

tomó la distancia máxima entre la parte posterior del M9 y la porción posterior de los cóndilos occipitales (ver Figura 4). En el holotipo (MACN 1612) esta medida resulta ser 1 mm mayor que en *ChaetophRACTUS villosus* y 1 mm menor que *E. sexcinctus*. En el ejemplar YPM PU 16612 esta medida cae en el rango de *C. villosus* (ver Tabla 1);

(iv) “Poco desarrollo de la parte angular de la rama ascendente de la mandíbula”. Nuestras observaciones no nos permiten establecer diferencias morfológicas en este sector de la mandíbula del ejemplar tipo y aquellas de *ChaetophRACTUS* actuales (*i.e.* *C. villosus*, *C. vellerosus* y *C. nationi*) ni con *Euphractus sexcinctus* (excepto la diferencia de tamaño). Las dimensiones mandibulares del material en cuestión coinciden con las de *C. villosus* (ver Tabla 1);

(v) “La forma de la última muela superior no es elíptica sino cilíndrica”. Sobre este punto, es necesario realizar algunas aclaraciones. El ejemplar tipo (MACN 1612) estudiado por Ameghino (1902) posee sólo el M9 derecho. Con lo cual, si Ameghino hace referencia a la sección de la superficie oclusal del M9, en el ejemplar tipo ésta es más bien subcircular. Coincidentemente, la morfología de la sección del M9 en el material referido de *ChaetophRACTUS tarijensis* (YPM PU 16612), *Euphractus sexcinctus* y *ChaetophRACTUS villosus* es subcircular (ver Figura 4);

(vi) “La primera muela superior está implantada más verticalmente que en *Dasypus villosus*, pareciéndose en esto a *Euphractus sexcinctus*, pero es de tamaño bastante menor

que en esta última especie.” En los ejemplares estudiados la implantación del M1 es variable. Por ejemplo en el material MACN 14317 asignado a *E. sexcinctus* el M1 se encuentra levemente inclinado en sentido anterior, y en el material MACN 29726 asignado a *ChaetophRACTUS vellerosus* el M1 está implantado con una ligera inclinación lingual (ver Figura 4).

Se realizaron dos análisis de componentes principales (PCA) utilizando los datos morfológicos. En un primer análisis, se excluyeron todos aquellos ejemplares que carecen de alguna de las variables, dejando de esta manera fuera al ejemplar YPM PU 16612 de *ChaetophRACTUS tarijensis*. Los resultados de este análisis mostraron que el 92,46% de la variabilidad total es explicada por el primer componente principal (CP1), mientras que el segundo componente principal (CP2) explica solamente el 2,4%. Con el fin de incluir a los dos ejemplares (material tipo y material referido) en el análisis, se realizó un segundo PCA sin las variables faltantes en el YPM PU 16612 (*e.g.* todas las medidas mandibulares). Los resultados de este segundo análisis mostraron que el 93,56% de la variabilidad total es explicada por el primer componente principal (CP1), mientras que el segundo componente principal (CP2) explica solamente el 2,51%. En el gráfico se puede observar como ambos ejemplares pertenecientes a la especie *C. tarijensis* se ubican entre los valores de los ejemplares de *C. villosus* (ver Figura 5).

Tabla 1. Medidas comparativas (mm). Ver Material y Métodos para las abreviaturas.

Table 1. Comparative measurements (mm). See Material and Methods for abbreviations.

	<i>C. tarijensis</i> MACN 1612	<i>C. tarijensis</i> YPM PU 16612	<i>C. villosus</i>	<i>C. vellerosus</i>	<i>C. nationi</i>	<i>E. sexcinctus</i>
Medidas						
Craneanas						
LM	93	85,4	83,63 – 93,8	54,4 – 68,9	68,86	103,66 – 121,22
LP	8,67	9,05	7,83 – 10,4	5,74 – 8,45	6,64	10 – 12,65
APM-3	11,33	9,17	8,53 – 10,35	5,56 – 7,64	6,9	10,83 – 13,65
APM-4	10,75	9,89	9,16 – 11,55	6,36 – 8,3	7,67	10,8 – 14,6
APM-5	10,9	10,3	9,81 – 12,31	6,7 – 8,7	7,92	12 – 16
LSDS	41,16	39,59	37,07 – 43,12	24,8 – 31,86	28,38	49,5 – 56,85
DTD	4,78	5,65	4,1 – 5,7	2,87 – 4,55	4	4,59 – 6,7
DTI	4,46	N/A	4,1 – 5,5	3 – 4,44	3,95	4,7 – 6,89
AC	22,7	18,55	21,35 – 24,66	12,6 – 17,7	16,95	25,42 – 47,27
PP	37,84	34,54	32,53 – 36,52	20,6 – 25,93	23,7	38,8 – 47,27
Mandibulares						
LSM	20,82	N/A	16,05 – 19,8	9,75 – 13,46	10,18	20,64 – 26,55
LS	7,36	N/A	4,37 – 7,78	2,6 – 4,97	3,37	5 – 7,88
LSDM	45,68	N/A	42,23 – 47,2	27,1 – 34,15	30,66	49,5 – 56,85
ARH	12	10	10,17 – 12,12	6,23 – 9	7,65	11,36 – 16,35
ML	70,8	N/A	67,73 – 76,3	39,3 – 53,72	48,55	86,62 – 101,5

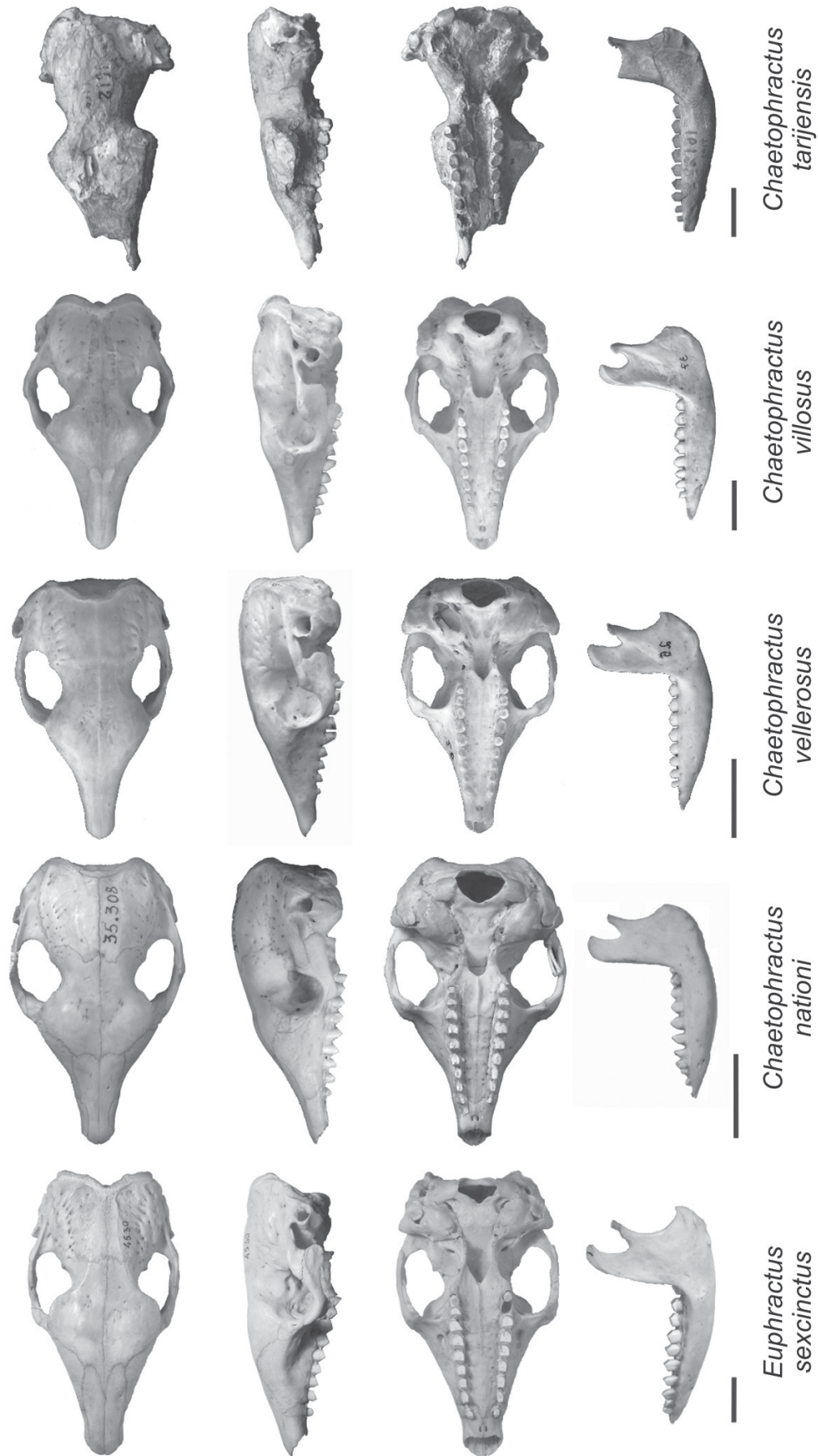


Figura 4. Euphractini utilizados en el trabajo. De arriba hacia abajo, cráneo en vista dorsal, lateral y ventral; hemimandíbula en vista labial. Escalas = 20 mm.

Figure 4. Euphractini used in this work. From top to bottom, skull in dorsal, lateral and ventral view; hemimandible in labial view. Scale bars = 20 mm.

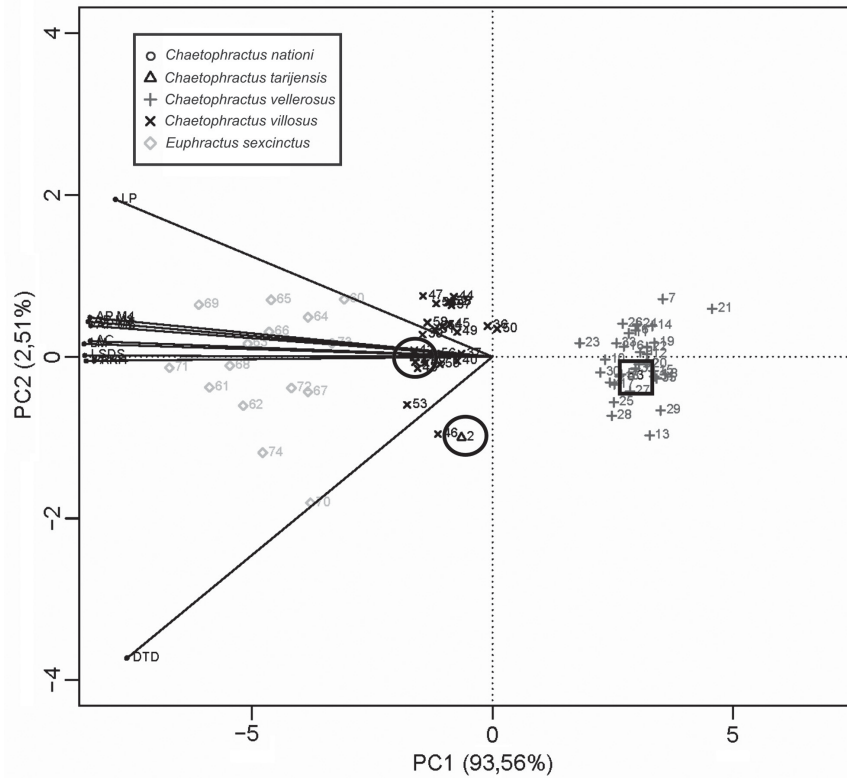


Figura 5. Diagrama mostrando los resultados del Análisis de Componentes Principales (PCA). Los círculos negros indican la ubicación de los ejemplares referidos a *Chaetophractus tarijensis* y el cuadrado negro la correspondiente a *C. nationi*. Se puede observar que ambos ejemplares pertenecientes a *C. tarijensis* (MACN 1612 y YMPMU 16612) se ubican dentro del rango de *C. villosus*. Ver Material y Métodos para las abreviaturas de las medidas utilizadas.

Figure 5. Diagram showing the results of Principal Component Analysis (PCA). The black circles indicate the location of the units related to *Chaetophractus tarijensis* and the black square correspond to *C. nationi*. It can be seen that both specimens belonging to *C. tarijensis* (MACN 1612 and YMPMU 16612) are within the range of *C. villosus*. See Material and Methods for abbreviations of the measures used.

Por otro lado, Carrizo *et al.* (2005) mencionan que las diferencias craneales que permiten diferenciar las especies de *Chaetophractus* son la disposición del conducto auditivo y el desarrollo de las crestas conformadas por el proceso mastoideo y la osificación del meato auditivo. Así, en *C. villosus* el conducto auditivo es lateral y las crestas están medianamente desarrolladas; en *C. vellerosus* el conducto es dorsolateral y las crestas están poco desarrolladas, mientras que en *C. nationi* dicho conducto es más dorsal y las crestas mastoideas están bien desarrolladas. Según nuestras observaciones, la morfología de estas estructuras en *C. tarijensis* se condice con aquella descrita por Carrizo *et al.* (2005) para *C. villosus* (ver Figura 4). El otro carácter mencionado por Wetzel (1985) para identificar las especies de *Chaetophractus* (*i.e.* sutura escamoso-yugal) no es observable en *C. tarijensis*.

CONCLUSIONES

El análisis de los datos indica que los caracteres utilizados por Ameghino (1902) para reconocer *Dasypus tarijensis* (= *Chaetophractus tarijensis*) (*e.g.* poco desarrollo de la

porción angular de la rama ascendente de la mandíbula, forma de la superficie oclusal del último molariforme) son similares a los observados en *C. villosus*. Asimismo una comparación detallada del holotipo de *C. tarijensis* con materiales equivalentes de *C. villosus*, *C. vellerosus*, *C. nationi* y *Euphractus sexcinctus*, junto a un análisis de componentes principales, revelan que este ejemplar (MACN 1612) debe ser asignado a *C. villosus*. Así, de acuerdo con lo establecido en el ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature), *C. tarijensis* pasa a ser sinónimo de *C. villosus*.

Como ya ha sido mencionado, el Valle de Tarija es uno de los yacimientos pleistocenos más importantes de América del Sur, para el cual numerosos investigadores proponen la presencia de varios taxones endémicos. En revisiones anteriores realizadas por los autores (Soibelzon *et al.*, 2011), se establece que al menos cuatro de las especies mencionadas como endémicas del Valle se registran también en otros yacimientos cuaternarios fuera del Valle de Tarija [*i.e.* *Megatherium tarijensis* (Gervais & Ameghino, 1880), *Scelidodon tarijensis*, *Arctotherium tarijensis*, *A. wingei* Ameghino, 1902]. En este sentido, los resultados de la presente

contribución aportan valiosa información paleobiogeográfica, ya que confirman la presencia de *Chaetophractus villosus* en el Pleistoceno del Valle de Tarija. Esto implica una expansión geográfica y temporal de *C. villosus*, el cual hasta el momento se lo registraba como fósil sólo en Argentina desde el Chapadmalense (Plioceno medio) a la actualidad (ver Soibelzon *et al.*, 2012), y en Bolivia sólo en tiempos recientes.

AGRADECIMIENTOS

Los autores de este trabajo desean manifestar su agradecimiento a los curadores de las colecciones paleontológicas visitadas por facilitarnos el acceso a ellas: A. Kramarz, S.M. Alvarez y D. Flores (MACN), M. Reguero (MLP), F.P. Ríos (MUT), D. Brinkman (YPM PU). A.A. Carlini y M. Castro, cuya opinión y discusión para con el trabajo aportó significativamente. A todo el personal del Museo Nacional Paleontológico-Arqueológico de Tarija (F.P. Ríos y L.M. Chamon) por su atención y hospitalidad brindada durante nuestra estadía en la ciudad. Finalmente, a los revisores C. Krmpotic y L. González-Ruiz cuyas correcciones aportaron para mejorar el manuscrito. Este trabajo fue parcialmente financiado por el CONICET, la UNLP y la ANPCyT (PICT 0804, 1664).

REFERENCIAS

- Ameghino, F. 1875. *Notas sobre algunos fósiles nuevos de la Formación Pampeana*. Buenos Aires, Obras Completas y Correspondencia Científica, p. 1-8.
- Ameghino, F. 1902. Notas sobre algunos mamíferos fósiles nuevos o poco conocidos del Valle de Tarija. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, **8**:225-261.
- Boule, M. & Thévenin, A. 1920. *Mammifères Fossiles de Tarija*. Paris, Imprimerie Nationale, p. 1-256.
- Carlini, A.A. & Scillato-Yané, G.J. 1999. Evolution of Quaternary Xenarthrans (Mammalia) of Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, **12**:149-175.
- Carrizo, L.V.; Sánchez M.S.; Mollerach, M.I. & Barquez, R.M. 2005. Nuevo registro de *Chaetophractus nationi* (Thomas, 1894) para Argentina; comentarios sobre su identidad sistemática y distribución. *Mastozoología Neotropical*, **12**:233-236.
- Ciancio, M.R. & Carlini, A.A. 2008. Identificación de ejemplares tipo de Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Paleógeno de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, **10**:221-237.
- Ciancio, M.R.; Carlini, A.A.; Campbell, K.E. & Scillato-Yané, G.J. 2012. New Palaeogene cingulates (Mammalia, Xenarthra) from Santa Rosa, Perú and their importance in the context of South American faunas. *Journal of Systematic Palaeontology*, **11**:727-741. doi: 10.1080/14772019.2012.704949
- Cione, A.L. & Tonni, E.P. 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European vertebrate-bearing units. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, **40**:167-173.
- Cione, A.L. & Tonni, E.P. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. In: CONGRESO GEOLÓGICO ARGENTINO, 16, 2005. *Relatorio*, La Plata, p. 183-200.
- Coltorti, M.; Abbazzi, L.; Ferretti, M.; Lacumin, P.; Paredes, F.R.; Pellegri, M.; Pieruccini, P.; Rustioni, M.; Tito, G. & Rook, L. 2007. Last Glacial mammals in South America: a new scenario from the Tarija Basin (Bolivia). *Naturwissenschaften*, **94**:288-299. doi: 10.1007/s00114-006-0196-9
- Coltorti, M.; Pieruccini, P. & Paredes, F.R. 2010. Late Pleistocene stratigraphy, sedimentology and paleoenvironmental evolution of the Tarija-Padcaya basin (Bolivian Andes). *Proceedings of the Geologists' Association*, **121**:162-179. doi: 10.1016/j.pgeola.2010.04.002
- Hoffstetter, R. 1963. La faune pléistocène de Tarija (Bolivie). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, **35**:194-203.
- Jolliffe, I.T. 2002. *Principal Component Analysis*. 2nd ed. New York, Springer, 487 p.
- Krmpotic, C.M.; Ciancio, M.R.; Barbeito, C.; Mario, R.C. & Carlini, A.A. 2009. Osteoderm morphology in recent and fossil Euphractinae xenarthrans. *Acta Zoologica*, **90**:339-351. doi: 10.1111/j.1463-6395.2008.00359.x
- MacFadden, B.J.; Siles, O.; Zeitler, P.; Johnson, N.M. & Campbell Jr., K.E. 1983. Magnetic polarity stratigraphy of the middle Pleistocene (Ensenadan) Tarija Formation of southern Bolivia. *Quaternary Research*, **19**:172-187. doi: 10.1016/0033-5894(83)90003-0
- MacFadden, B.J. 2000. Middle Pleistocene climate change recorded in fossil mammal teeth from Tarija, Bolivia, and upper limit of the Ensenadan Land-Mammal Age. *Quaternary Research*, **54**:121-131. doi: 10.1006/qres.2000.2146
- MacFadden, B.J. & Shockey, B.J. 1997. Ancient feeding ecology and niche differentiation of Pleistocene mammalian herbivores from Tarija, Bolivia: morphological and isotopic evidence. *Paleobiology*, **23**:77-100.
- MacFadden, B.J.; Zeitler, P.K.; Anaya, F. & Cottle, J.M. 2013. Middle Pleistocene age of the fossiliferous sedimentary sequence from Tarija, Bolivia. *Quaternary Research*, **79**:268-273. doi: 10.1016/j.yqres.2012.12.009
- Marshall, L.G. & Sempere, T. 1991. The Eocene to Pleistocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. *Revista Técnica de YPF*, **12**:631-652.
- McKenna, M.C. & Bell, S.K. 1997. *Classification of mammals above the species level*. New York, Columbia University Press, 631 p.
- Mones, A. 1986. Paleovertebrata Sudamericana. Catálogo sistemático de los vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I. Lista preliminar y bibliografía. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **82**:1-625.
- Morris, P. 1972. A review of mammalian age determination methods. *Mammal Review*, **2**:69-104. doi: 10.1111/j.1365-2907.1972.tb00160.x
- Nowak, R.L. 1999. *Walker's Mammals of the World*. 6th ed. Baltimore, Johns Hopkins University Press, 1936 p.
- R Core Team (2012). *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Available at <http://www.R-project.org/>; accessed on 07/04/2014.
- Rager, L.; Hautier, L.; Forasiepi, A.; Goswami, A. & Sánchez-Villagra, M.R. 2013. Timing of cranial suture closure in placental mammals: phylogenetic patterns, intraspecific variation, and comparison with marsupials. *Journal of Morphology*, **275**:125-140. doi: 10.1002/jmor.20203
- Scillato-Yané, G.J. 1982. *Los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno y Pleistoceno de Argentina*. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata, Thesis Doctoral, 159 p.
- Soibelzon, E.; Rodriguez, S.; Avilla, L.; Soibelzon, L.H. & Zurita, A.E. 2011. Mammals of the Tarija Valley (Southern Bolivia): diversity, endemism and the problem with its antiquity. In:

- ANNUAL MEETING OF THE SOCIETY OF VERTEBRATE PALEONTOLOGY, 71, 2011. *Abstracts*, Las Vegas, SVP, p. 197-198.
- Soibelzon, E.; Tonni, E.P. & Bidegain, J.C. 2008. Cronología, magnetoestratigrafía y caracterización bioestratigráfica del Ensenadense (Pleistoceno inferior-medio) en la ciudad de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, **63**:421-429.
- Soibelzon, E.; Medina, M. & Abba, A.M. 2012. Late Holocene armadillos (Mammalia, Dasypodidae) of the Sierras of Córdoba, Argentina: zooarchaeology, diagnostic characters and their paleozoological relevance. *Quaternary International*, **299**:72-79. doi: 10.1016/j.quaint.2012.09.009
- Squarcia, S.M.; Sidorkewicz, N.S. & Casanave, E.B. 2006. Cranial osteology of the armadillo *Chaetophractus villosus* (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae). *International Journal of Morphology*, **24**:541-554. doi: 10.4067/s0717-95022006000500004
- Takai, F.; Mizuno, T.; Iwasaki, Y.; Tanaka, K. & Yoshida, A. 1982. Tarija mammal-bearing formation in Bolivia. *Research Institute of Evolutionary Biology*, **3**:1-72.
- Toni, E.P.; Soibelzon, E.; Cione, A.L.; Carlini, A.A.; Scillato-Yané G.J.; Zurita, A.E. & Paredes, F.R. 2009. Preliminar correlation of the Pleistocene sequences of the Tarija valley (Bolivia) with the Pampean chronological standard. *Quaternary International*, **210**:57-65. doi: 10.1016/j.quaint.2009.06.015
- Wetzel, R.M. 1985. Taxonomy and distribution of armadillos, Dasypodidae. In: G.G. Montgomery (ed.) *The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilinguas*, Smithsonian Institution Press, p. 23-46.
- Wetzel, R.M.; Gardner, A.L.; Redford, K.H. & Eisenberg, J.F. 2007. Order Cingulata. In: A.L. Gardner (ed.) *Mammals of South America: Marsupials, Xenarthrans, Shrews and Bats*, The University of Chicago Press, p. 128-156.
- Wible, J.R. & T.J. Gaudin. 2004. On the cranial osteology of the yellow armadillo *Euphractus sexcinctus* (Dasypodidae, Xenarthra, Placentalia). *Annals of Carnegie Museum*, **73**:117-196.

Received in May, 2013; accepted in March, 2014.

Apéndice 1/ Appendix 1.

- *Chaetophractus tarijensis*: **MACN** 1612; **YPM PU** 16612
- *Chaetophractus nationi*: **MACN** 35308
- *Chaetophractus vellerosus*: **MACN** 2926; 30160; 38252; 48361; 49138; 47378; 30396; 48359; 23667; 34655; 5039; 39410; 3755; 14821; 29726; 48358; 48360; 3278; 48357; 35337; 48366; 14841; 2927; 38254; 312; 24604; 5044. **MLP**1881. **AAC**165; 25; 26; 175.
- *Chaetophractus villosus*: **MLP**1974; 1991; 1986; 739; 30.V.97.6; 3.X.94.4; 27.X.50.2; 3.X.94.2; 17.V.02.9. **AAC**176; 45; 49; 36; 176; 177; 178; 179; 180; 39; 41; 181; 182; 19; 21; 37.
- *Euphractus sexcinctus*: **MACN**23912; 24723; 24743; 50121; 34714; 203; 14317; 4528; 34592; 1124; 4530; 42104; 239; 299; 4531; 204.