



HISTORIA EVOLUTIVA Y PALEOBIOGEOGRÁFICA DE LOS VERTEBRADOS DE AMÉRICA DEL SUR

XXX Jornadas Argentinas
de Paleontología de Vertebrados

CONTRIBUCIONES del MACN

Número 6 ISSN 1666-5503

MINISTERIO DE CIENCIA, TECNOLOGIA
e INNOVACION PRODUCTIVA
CONSEJO NACIONAL DE INVESTIGACIONES
CIENTIFICAS Y TECNICAS

**Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”
e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales**

Dirección: Av. Angel Gallardo 470 - C1405DJR Buenos Aires
Rep. Argentina

Director: Dr. Pablo Tubaro

Esta publicación constituye la Sexta Edición de las *Contribuciones Científicas del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”*. El presente volumen, titulado “Historia Evolutiva y Paleobiogeográfica de los Vertebrados de América del Sur” constituye una selección de artículos originales realizados por especialistas reconocidos en cada una de las temáticas tratadas.

Editor de composición: Lic. Luis A. Compagnucci

Secretaría editorial: Lic. Alicia Cardozo

Toda correspondencia referida a suscripciones o canje de la serie *Contribuciones del MACN*, debe enviarse a: Canje de Publicaciones, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Av. Angel Gallardo 470, C1405DJR Buenos Aires, Argentina, o bien a la siguiente dirección electrónica: canje@macn.gov.ar

Hecho el depósito que establece la ley nº 11.732



CONTRIBUCIONES del MACN

Número 6

ISSN 1666-5503

**HISTORIA EVOLUTIVA Y PALEOBIOGEOGRÁFICA
DE LOS VERTEBRADOS DE AMÉRICA DEL SUR**

Editores:

Federico L. AGNOLIN

Gabriel L. LIO

Federico BRISSÓN EGLI

Nicolas R. CHIMENTO

Fernando E. NOVAS

**Buenos Aires
Mayo de 2016**

Los armadillos (*Dasypodidae*, *Xenarthra*) del Cenozoico temprano-medio de Argentina: Aspectos evolutivos, bioestratigráficos y biogeográficos

Martín Ricardo CIANCIO

División Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Paseo del Bosque s/n, B1900FWA, La Plata, Argentina. CONICET, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Buenos Aires, Argentina. mciancio@fenym.unlp.edu.ar

Resumen: Los *Dasypodidae* constituyen los *xenarthros* de mayor biocron, se encuentran desde el Eoceno temprano a la actualidad. Su validez como clado y sus relaciones con otros *Cingulata* es tema de constante discusión. Su extensa historia evolutiva muestra que las distribuciones diferenciales y los procesos cladogenéticos, están fuertemente vinculados a los cambios climático ambientales. Esta situación puede ser claramente verificada en Patagonia, donde se puede reconstruir una secuencia continua desde el Eoceno al Mioceno. Los eventos más significativos en la diferenciación de los diferentes linajes se observa en el Paleógeno, momento en el que se produce la diferenciación de las formas más modernas y la extinción de los taxa más primitivos. Sin embargo, vemos que esta secuencia claramente observable en Patagonia, establece un patrón que posee ciertas diferencias con lo que ocurre en el norte de Sudamérica.

Palabras clave: *Cingulata*, armadillo, Terciario, América del Sur, evolución.

Abstract: *Dasypodidae* are the *xenarthrans* of more extensive biochron, they are known from the early Eocene until today. Its validity as a clade and its relationships with other *Cingulata* is subject of frequent discussion. Their long evolutionary history shows that differential distributions and cladogenetic processes are strongly linked to environmental climate changes. This situation can be clearly verified in Patagonia, where it is possibly rebuild a continuous faunal sequence from the Eocene to Miocene. The most significant events in the differentiation of different lineages is observed during the Paleogene, at which point the differentiation of the most modern forms and the extinction of the most primitive taxa, occurs. However, this sequence, clearly observable in Patagonia, establishes a pattern that has certain differences with what is happening in northern South America in equivalent ages.

Keywords: *Cingulata*, armadillo, Tertiary, South America, evolution.

INTRODUCCIÓN

Los *Dasypodidae*, junto con los Perezosos arborícolas y los osos hormigueros, constituyen los representantes actuales de *Xenarthra*, uno de los grupos más distintivos de la fauna neotropical y uno de los cuatro clados mayores de placentarios (junto a *Afrotheria*, *Euarchontoglires*, *Lurasiatheria*).

Las estimaciones hechas mediante relojes moleculares (Springer *et al.*, 2003; Delsuc *et al.*, 2004; Delsuc & Douzery, 2008), indican la divergencia de los *xenarthros* dentro de los placentarios podría haberse producido en el transcurso del Cretácico temprano, aunque hasta el momento los registros más antiguos del provienen de sedimentos asignados al Eoceno temprano. El origen de este clado se encuentra muy posiblemente en América del Sur y la mayor parte del Cenozoico fue un grupo exclusivo de este sub-continente, hasta el Plioceno, cuando comenzaron a colonizar centro y norte América (Patterson & Pascual, 1968; Pascual, 2006; Woodburne *et al.*, 2014; Soibelzon *et al.*, 2015).

Los *Xenarthra* se dividen en dos grandes clados, los *Pilosa*, incluyen a *Tardigrada* (perezosos) y *Vermilingua* (osos hormigueros); los *Cingulata* (armadillos). Uno de los

rasgos más evidentes que diferencia a los Cingulata de los Pilosa, es la presencia de un recubrimiento dorsal formado por osteodermos. Estas osificaciones dérmicas se encuentran interrelacionados entre sí, definiendo típicamente, un escudete cefálico que protege la cabeza, una coraza dorsal que cubre la mayor parte del cuerpo y un estuche caudal envolviendo la cola (Engelmann, 1985).

Dentro de los Cingulata, clásicamente, se han reconocido las siguientes agrupaciones: Dasypodidae, Glyptodontidae, Pamphathiidae, Peltephilidae y Palaeopeltidae (Simpson, 1945; Hoffstetter, 1958; Patterson & Pascual, 1968; Scillato-Yané, 1982; McKenna & Bell, 1997; McDonald & Naples, 2007). La mayor parte de las especies conocidas se incluyen en Glyptodontidae (los acorazados de gran tamaño y con corazas con poco o nada de movilidad, ver Zurita *et al.*, en este volumen), y los Dasypodidae (los armadillos, únicos Cingulata con representantes actuales). Si bien es posible establecer claramente una separación temprana de los Cingulata entre estos dos grandes grupos, todavía no es clara la relación de parentesco entre ellos y con los demás grupos, menos diversos y con características intermedias entre los gliptodontes y los armadillos.

Los dasipódidos son los xenartros de mayor biocrón, ya que incluyen a los Xenarthra más antiguos conocidos y llegan hasta la actualidad. La historia evolutiva del grupo, demuestra que durante el Cenozoico temprano-medio se han identificado los eventos más importantes en la diferenciación de los principales linajes. La sucesión de cambios faunísticos en la composición de los dasipódidos, se observa por muestra que los cambios biogeográficos y eventos cladogenéticos, están estrechamente correlacionados con los cambios en las condiciones climático-ambientales registrados.

CARACTERIZACIÓN DE LOS DASYPODIDAE

Los Dasypodidae poseen un conjunto de características propias de xenartros [articulaciones intervertebrales xenartales, fusión del isquión a las vertebrae caudales anteriores, presencia de osteodermos en el tegumento, ectotimpánico alargado, la usual pérdida del esmalte y simplificación de la dentición, formación de sinsacro, metapófisis vertebrales alargadas, porción esternal de las costillas osificadas, entre otras (ver Hoffstetter, 1958; Paula Couto, 1979; Scillato-Yané, 1982; Engelmann, 1978; Gaudin & McDonald, 2008)], y como parte de los Cingulata, se definen por las siguientes características: I) presencia de osteodermos articulados formando una coraza dorsal, II) fusión del axis con vértebras cervicales, III) fusión de tibia y fíbula (Engelmann, 1978; Gaudin & Wible, 2006; Gaudin & McDonald, 2008; McDonald & Naples, 2007).

Los Dasypodidae constituyen una agrupación con formas muy variables y diferentes grados de especialización asociados a ciertos hábitos y hábitats, sin embargo, pueden ser caracterizados por un conjunto de rasgos distintivos, que fácilmente los distinguen del resto de los Cingulata: Cráneo con rostro alargado, más largo que ancho, con el lagrimal expandido anteriormente, dentición simple, con dientes haplodontes y de sección sub-oval, cintura y miembros anteriores bien adaptados a la función cavadora y con falanges ungueales bien desarrolladas en forma de garra (con gran desarrollo de aquellas correspondientes a los dedos II y III), húmero con la cresta deltoidea fuertemente desarrollada, fémures con el tercer trocánter muy desarrollado, presencia de bandas móviles en la coraza dorsal (Hoffstetter, 1958; Engelmann, 1978; Scillato-Yané, 1982). Igualmente, a pesar de sus rasgos distintivos, la validez de Dasypodidae como clado está todavía en discusión (ver más abajo).

Clasificación de los Dasypodidae y definición general de sus agrupaciones

Los Dasypodidae, de acuerdo a la mayoría las clasificaciones, se encuentran divididos en cuatro agrupaciones principales: Dasypodinae, Euphractinae, Tolypeutinae y Chlamyphoriinae (Scillato-Yané, 1982; McKenna & Bell, 1997; Delsuc *et al.*, 2002, 2003). Aunque existen algunas controversias acerca de la validez y se discute la ubicación de los Priodontini/ae (*Cabassous* + *Priodontes*) y Chlamyphorini/ae (pichi ciegos) los cuales se han ubicado dentro de Euphractinae o como grupo hermano de los Tolypeutinae (Gaudin & Wible, 2006; Billet *et al.*, 2011; Delsuc *et al.*, 2012).

Dasypodinae y Euphractinae incluyen la mayor parte de las especies conocidas y, de acuerdo a las evidencias disponibles, son linajes independientes desde el Eoceno medio (más de 42 Ma) (ver Carlini *et al.*, 2009a, 2010; Delsuc *et al.*, 2004; Ciancio *et al.*, 2013), en tanto que los restos más antiguos asignados a Tolypeutinae corresponden al Oligoceno tardío de Bolivia (Edad Mamífero Deseadense) (*sensu* Billet *et al.*, 2011) y los Chlamyphorinae aparentemente tendrían algunos registros en el Pleistoceno, pero debe revisarse esa información (Scillato-Yané, 1982).

Los Dasypodinae (Fig. 1A), se dividen en tres tribus. Los Dasypodini, incluyen a los géneros *Dasypus* y *Chryptophractus* (con representantes actuales) (Castro *et al.*, 2015) y sus afines extintos (e.g. *Anadasypus*, *Propraopus*) (Carlini *et al.*, 2014; Castro *et al.*, 2014a). Las otras dos tribus están representadas por formas extintas. Los Stegotheriini, incluyen a los peculiares *Stegotherium* (Scott, 1903-1905; Vizcaíno, 1994a; Carlini *et al.*, 2004), formas aparentemente muy adaptadas a la mirmecofagia (Vizcaíno, 1994b); y los Astegotheriini, que corresponden a los armadillos más antiguos conocidos (Scillato-Yané, 1976; Vizcaíno, 1994a; Ciancio *et al.*, 2013).

Los Dasypodinae se han caracterizado clásicamente por poseer escamas córneas que cubren un área que es compartida por las áreas parciales de 2, 3 o 4 osteodermos, la presencia de osteodermos delgados y con superficies laterales de contacto lisas; cráneo estrecho y elevado; rostro alargado y estrecho; mandíbula grácil; molariformes más pequeños que en los demás dasypodidae y el comienzo de la serie dentaria superior es muy posterior al límite premaxilar-maxilar (Scillato-Yané, 1982; Vizcaíno, 1994a; Carlini *et al.*, 2009a). Los análisis filogenéticos son consistentes en la conformación de un clado *Stegotherium-Dasypus*. En tanto que, los Astegotheriini, clásicamente se han incluido en Dasypodinae, aunque nunca se han incluido en los análisis filogenéticos (Vizcaíno, 1994a; Ciancio *et al.*, 2014). Los Dasypodinae incluyen taxones que muestran caracteres que pueden considerarse plesiomórficos para Dasypodidae e incluso para Xenarthra. *Dasypus* (Dasypodini) es el único armadillo viviente que presenta difiodoncia y una capa de esmalte relictual en la porción apical de los molariformes (Ciancio *et al.*, 2012; Castro *et al.*, 2014b). Además el recambio dentario sucede luego que el animal ha alcanzado su tamaño adulto, este retraso en el recambio ha servido como sustento para relacionar Xenarthra con Afrotheria (Ciancio *et al.*, 2012). En el representante fósil *Astegotherium* (Astegotheriini), también se ha identificado la presencia de esmalte apical, con un mayor desarrollo que el observado en *Dasypus*. Por otra parte, en este taxa se observa que los molariformes tienen un crecimiento protohipsodonte, a diferencia del resto de los Xenarthra que poseen dientes euhipsodontes (Ciancio *et al.*, 2014).

Los Euphractinae (Fig. 1B) incluyen a los Euphractini con los géneros vivientes *Euphractus*, *Chaetophractus* y *Zaedyx* y numerosas formas extintas (e.g. *Parutaetus*, *Macro euphractus*, *Pale euphractus*, *Pro euphractus*, *Prozaedyx*) (Frechkop & Yepes, 1949; Patterson & Pascual, 1968; Paula Couto, 1979; Scillato-Yané, 1980; Carlini & Scillato-Yané, 1996; Carlini *et al.*, 2010); y a los Eutatini, los cuales están totalmente extintos (e.g. *Eutatus*, *Proeutatus*, *Stenotatus*, *Meteutatus*) (Scillato-Yané, 1980; McKenna & Bell, 1997; Krmpotic *et al.*, 2009a; Carlini *et al.*, 2010). Algunas propuestas han considerado a los eutatinos como una subfamilia dentro de los Dasypodidae

(Bordas, 1933; Patterson & Pascual, 1968) o dentro de los Dasypodinae (Simpson, 1945; Hoffstetter, 1958; Paula Couto, 1979).

En Euphractinae también se ha incluido a los Utaetini (en base a *Utaetus buccatus*), pero su validez como clado es discutida. *Utaetus* es uno de los armadillos más antiguos y con restos más completos para el Paleógeno, lo que ha permitido definir ciertos rasgos primitivos (e.g. presencia de esmalte en los dientes, fosa glenoidea baja, basicráneo alargado; ver Simpson, 1948). Los cuales, de acuerdo a la interpretación de Simpson (1948), mostraban ciertas afinidades con las formas de “edentados” primitivos de América del Norte (e.g. *Metacheiromys*, *Palaeonodonta*), lo cual lo llevo a proponer la nueva tribu Utaetini (Simpson, 1945). Varios autores han señalado la presencia de similitudes entre *Utaetus* y diferentes representantes de Euphractini (Simpson, 1948; Hoffstetter, 1958; Rose, 2006). Recientemente, la validez de Utaetini como una tribu distinta ha sido cuestionada y se ha sugerido que estos pueden ser Euphractinae basales (Carlini *et al.*, 2010; Ciancio, 2010), o incluso se ha propuesto que *Utaetus* pueda ser el grupo hermano del clado Tolypeutinae-Euphractinae, en base al tiempo de divergencia del clado (ca. 33 Ma, *sensu* Delsuc *et al.*, 2012) y a sus caracteres primitivos (Ciancio *et al.*, 2014).

Los Euphractinae se distinguen del resto de los dasipodidos, por tener un cráneo más bajo y ancho, mandíbula de cuerpo mas alto, rama ascendente mas alta y recta, con la porción angular bien desarrollada, en general el esqueleto es más robusto, los osteodermos son más gruesos y de superficies laterales dentadas y en general presentan un mayor desarrollo del sistema pilífero en el borde posterior de los osteodermos (Scillato-Yané, 1982; Carlini *et al.*, 2009a; Ciancio, 2010).

Los Tolypeutinae (Fig. 1C) están pobremente representados en el registro fósil e incluyen a los taxa vivientes *Priodontes*, *Cabassous* (Priodontini) y *Tolypeutes* (Tolypeutini). Los primeros restos fósiles descritos corresponden a un Tolypeutini, del Pleistoceno tardío del centro-este de Argentina (Vizcaíno *et al.*, 1995; Soibelzon *et al.*, 2010), luego se ha descrito *Pedrolypeutes* un tolypeutini del Mioceno de La Venta, Colombia (EM Laventense), el cual posee ciertas características en su postcráneo que muestran similitudes con los Euphractinae (Carlini *et al.*, 1997). Finalmente, Billet *et al.* (2011), describen el resto más antiguo de un Tolypeutinae (*Kuntinaru*), del Oligoceno tardío de Salla, Bolivia (EM Deseadense), ampliando notablemente el biocrón de la subfamilia. La monofilia de los Tolypeutinae esta ampliamente sustentada en los análisis filogenéticos moleculares, sin embargo, las hipótesis filogenéticas basadas en rasgos morfológicos, no siempre recuperan el clado Tolypeutinae, aunque sí, Priodontini y Tolypeutini, con diferentes relaciones. Por lo tanto, es difícil enumerar rasgos morfológicos que definan a esta subfamilia, Billet *et al.* (2011) y Abrantes & Berqvist (2006) recuperan este clado y mencionan una serie de caracteres específicos del cráneo (en particular de la región auditiva) y del postcráneo.

Nomenclatura clásica vs Sistemática filogenética

Los Cingulata son un clado bien soportado en las diferentes hipótesis filogenéticas. Pero en el caso de las agrupaciones definidas dentro de Cingulata (Fig. 2, Tabla 1) la situación es más compleja, ya que muchas veces no es posible comprobar su monofilia. En el caso de los Dasypodidae, y sus agrupaciones reconocidas clásicamente, hay resultados muy dispares en su validación como cladros.

La mayor parte de los análisis moleculares, reconocen a Dasypodidae (de acuerdo a la concepción clásica) como un clado bien definido, al igual que las subfamilias (Mollër-Krull *et al.*, 2007; Delsuc *et al.*, 2012, y referencias allí), pero hay que tener en cuenta que estos estudios solo incluyen formas actuales. Recientemente, se ha publicado un análisis molecular donde se incluye ADN ancestral de *Doedicurus*

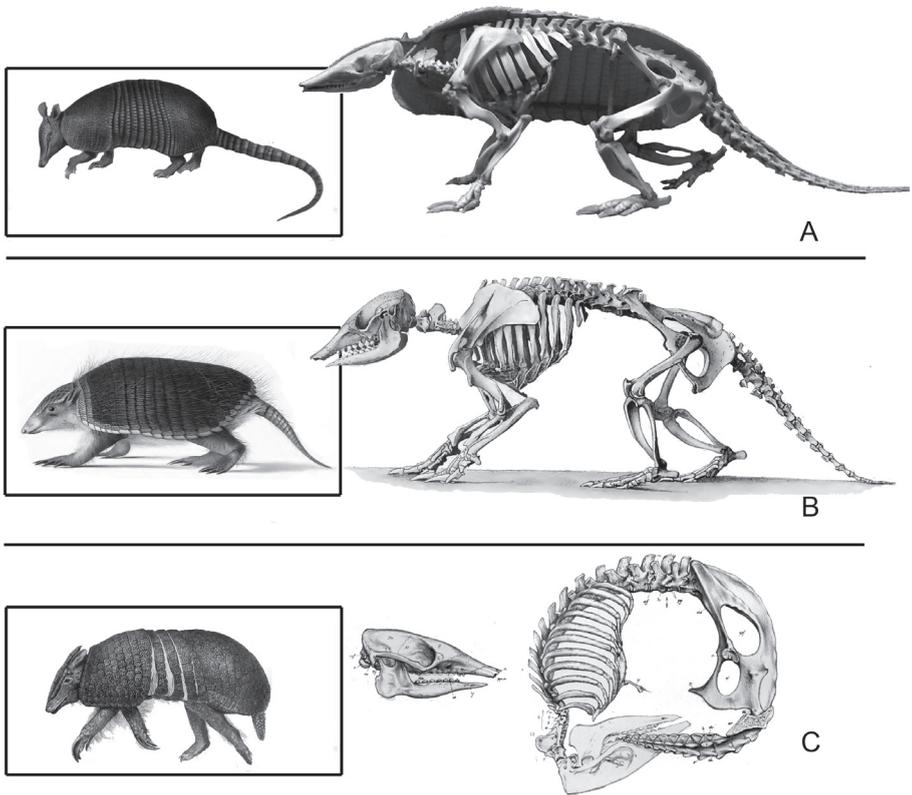


Figura 1. Representantes de tres de las agrupaciones de dasipódidos mencionados en el texto. **A**, Dasyopodinae, representación de *Dasypus novemcinctus* (tomado de Alston, 1879-82) y esqueleto de *Dasypus hybridus* (fotografía tomada en el Field Museum of Natural History, Chicago). **B**, Euphractinae, representación y dibujo del esqueleto de *Zaedyus pichyi* (tomado de Allen, 1905). **C**, Tolypeutinae, representación y dibujo del esqueleto de *Tolypeutes tricinctus* (Tomado de).

(Glyptodontidae). Como resultado, los glyptodontes se ubican en una posición interna dentro de Dasypodidae, incluidos como grupo hermano del clado que reúne a Chlamyphorinae y Tolypeutinae. Por otra parte, los Euphractinae, conforman el grupo hermano de esta agrupación, y los Dasypodinae se separan de estos clados en una posición basal (Gibb *et al.*, 2016).

Los análisis filogenéticos basados en caracteres craneo-esqueléticos ofrecen resultados dispares, pero no se recupera a Dasypodidae como clado, en sentido clásico.

El estudio de Engelmann (1978, 1985), plantea una dicotomía basal de los Cingulata en dos grandes clados: Dasypoda y Glyptodonta (respetando la nomenclatura de Ameghino, 1889). Los Glyptodonta incluyendo a Pampatheriidae como grupo hermano de un clado que incluye Glyptodontidae y Eutatini (*Eutatus* y *Proeutatus*), basado por una única sinapomorfía: la presencia de una elevación central de osteodentina en el centro de los “molariformes” posteriores. Por otra parte, los Dasypoda se dividen en, Dasypodidae y Euphracta. Las relaciones entre los Dasypodidae [Priodontini (*Priodontes* y *Cabassous*) + Dasypodini (*Dasypus* y *Stegotherium*)] están bien resueltas y soportadas. Sin embargo, las relaciones dentro de los Euphracta [Peltephilinae (*Peltephilus* + *Macroeuphractus*) + Zaedyinae

Tabla 1. Listado sistemático de los Cingulata, con especial referencia a los Dasypodidae.

Subord. CINGULATA Illiger, 1811
Fam. DASYPODIDAE Gray, 1821
Subfam. DASYPODINAE Gray, 1821
ASTEGOTHERIINI Ameghino, 1906
STEGOTHERIINI Ameghino, 1899
DASYPODINI Gray, 1821
Subfam. EUPHRACTINAE Winge, 1923
“UTAETINI” Simpson, 1945
EUTATINI Bordas, 1933
EUPHRACTINI Winge, 1923
Subfam. TOLYPEUTINAE Gray, 1865
TOLYPEUTINI Gray, 1865
PRIODONTINI Gray 1873
Subfam. CHLAMYPHORINAE Pocock, 1924
Fam. PELTEPHILIDAE Ameghino, 1894
Fam. PAMPATHERIIDAE Paula Couto, 1954
Fam. PALAEOPELTIDAE Ameghino, 1895
Fam. GLYPTODONTIDAE Burmeister, 1879

(*Zaedyus*, *Prozaedyus*, *Chlamyphorus*) + (*Chaetophractus* + *Euphractus*)] están poco resueltas en ese análisis.

Abrantes & Bergqvist (2006) realizan un estudio filogenético intentando resolver las relaciones entre los Dasypodidae (incluyendo a los Peltephilidae), tomando como grupo externo a dos gliptodontes (*Glyptodon clavipes* y *Panochthus tuberculatus*). Los principales resultados, muestran un clado principal reconocido como Dasypoda y *Peltephilus* se ubica como grupo hermano de estos. El clado Dasypoda incluye varios agrupamientos menores: a) los Dasypodidae [Dasypodinae (*Dasypus*, *Propraopus* y *Stegotherium*) + un clado que reúne a Pampatheridae y Tolypeutinae (*Tolypeutes*, *Priodontes*, *Cabassous*)]; b) los Eutatini conforman un grupo monofilético, grupo hermano de los Dasypodidae, por lo que tendrían que poseer un rango de jerarquía superior (familia) en su asignación taxonómica; c) un clado que incluye a todas los taxones reconocidos como Euphractini, que estarían conformando una nueva familia y serían grupo hermano del resto de los Dasypoda.

Gaudin & Wible (2006) presentan un estudio filogenético basado en la morfología craneana destinado a analizar las relaciones entre los Cingulata, principalmente entre los armadillos (fósiles y vivientes). Los principales resultados del análisis son: a) la posición de *Peltephilus* como grupo hermano de los restantes Cingulata; b) la parafilía de los Dasypodidae; c) la posición terminal “crown group” de un clado compuesto por los pampatéridos y los gliptodontes; d) la polifilia de los eutatinos y la posición de *Proeutatus* como grupo hermano del clado mencionado en el punto anterior; e) los Euphractini son considerados parafiléticos, aunque los eufRACTINOS actuales forman un grupo monofilético; f) *Dasypus* y *Stegotherium* (Dasypodinae) forman un clado basal.

Billet *et al.* (2011) basados en la propuesta de Gaudin & Wible (2006), realizan un análisis para evaluar la posición de un nueva especie del Oligoceno de Bolivia (Salla). Los resultados señalan la monofilia de los Cingulata, y los Peltephilidae como grupo hermano del resto de los Cingulata. Los Dasypodinae (*Dasypus* + *Stegotherium*) constituyen un clado hermano del un clado que reúne a los Tolypeutinae, Euphractinae (Eutatini + Euphractini) y los Glyptodontoidea (Pampatheridae + Glyptodontidae). En este análisis se recupera a los Tolypeutinae como clado, grupo hermano de los Glyptodontoidea (monofiléticos) y los Euphractinae. Sin embargo, estos últimos son polifiléticos: *Prozaedyus* es el miembro divergente más temprano de este último clado,

los eufractinos vivos (*Chaetophractus*, *Zaedyus* y *Euphractus*) forman un clado, al igual que el resto de los eufractinos fósiles incluidos en el análisis (ver Carlini *et al.*, in press).

EL “PROBLEMA” DEL REGISTRO FÓSIL

La mayor parte de los restos de armadillos representados en el registro fósil corresponden a las piezas óseas que componen su recubrimiento dorsal, los osteodermos, y desde los primeros registros de armadillos, estas piezas han sido encontradas muy frecuentemente en casi todas las faunas de mamíferos reconocidas desde el Eoceno. Es probable que esto tenga una explicación tafonómica, ya que hay que tener en cuenta que una coraza dorsal de un armadillo puede estar compuesta por más de 3000 osteodermos (Klippel & Parmalee, 1984; Gaudin & Croft, 2015) y al desarticularse, estos elementos pueden comportarse como clastos propios del sedimento, y quedar bien preservados.

Lamentablemente los restos esqueléticos craneanos o postcraneanos de armadillos son muy poco frecuentes en el Paleógeno, sin embargo, la morfología de los osteodermos posee un alto valor diagnóstico, muchas de las especies (particularmente aquellas del Cenozoico temprano-medio) están definidas por las estas características (Scillato-Yané, 1982; Vizcaíno, 1994a; Carlini & Scillato-Yané, 1996; Fernicola & Vizcaíno, 2008; Carlini *et al.*, 2010; Soibelzon *et al.*, 2013). Sin embargo, es importante tener en cuenta que este valor está sujeto a la comparación de elementos correspondientes a regiones homologas dentro de la coraza. Por lo tanto, es necesario también, identificar los patrones dentro de la coraza, y la variación intra e interespecífica (Fig. 3D).

Esta situación ha llevado a una disociación entre la taxonomía alfa y la sistemática filogenética, ya que, notablemente, los caracteres de la coraza o de la morfología de los osteodermos no han sido tenidos en cuenta en la mayoría de los análisis filogenéticos del grupo. Por lo tanto, las especies definidas en base a la morfología externa de los osteodermos no se han podido incluir en los análisis filogenéticos. Se han realizado análisis en base a caracteres cráneo-dentarios y apendiculares (Engelmann, 1985; Gaudin & Wible, 2006; Porpino *et al.*, 2009). Solo algunos análisis han incluido caracteres de la coraza dorsal (Abrantes & Bergqvist, 2006; Castro *et al.*, 2015) y tegumentarios (Hill, 2005).

Primariamente siempre se ha estudiado la morfología externa de los osteodermos (Fig. 3A). Pero en los últimos años, ha ido creciendo la aplicación de técnicas de histología y paleohistología para el estudio de la morfología interna de los osteodermos. Varios autores han remarcado la importancia del estudio de la morfología interna para la reconstrucción de las relaciones filogenéticas (e.g. Hill, 2005, 2006; Scheyer & Sánchez-Villagra, 2007; Vickaryous & Sire, 2009; Krmpotic *et al.*, 2009b, 2015). En el caso de los Cingulata, la estructura de los osteodermos muestra una asociación compleja de varios tejidos (pelos, glándulas, tejido adiposo, médula ósea, vasos y nervios) interrelacionados dentro de una estructura ósea definida (Figura 3).

A partir del estudio de las características de estas estructuras y el modo en que están representados estos tejidos, se han definido ciertos patrones morfológicos que son consistentes dentro de determinados linajes, y desde la interpretación de la función determinados tejidos, se han definido ciertas características que podrían estar fuertemente asociadas a las condiciones climático-ambientales de las áreas de distribución de las especies (Vicaryous & Hall, 2006; Krmpotic *et al.*, 2009a, 2015; Hill, 2006; Wolf *et al.*, 2012).

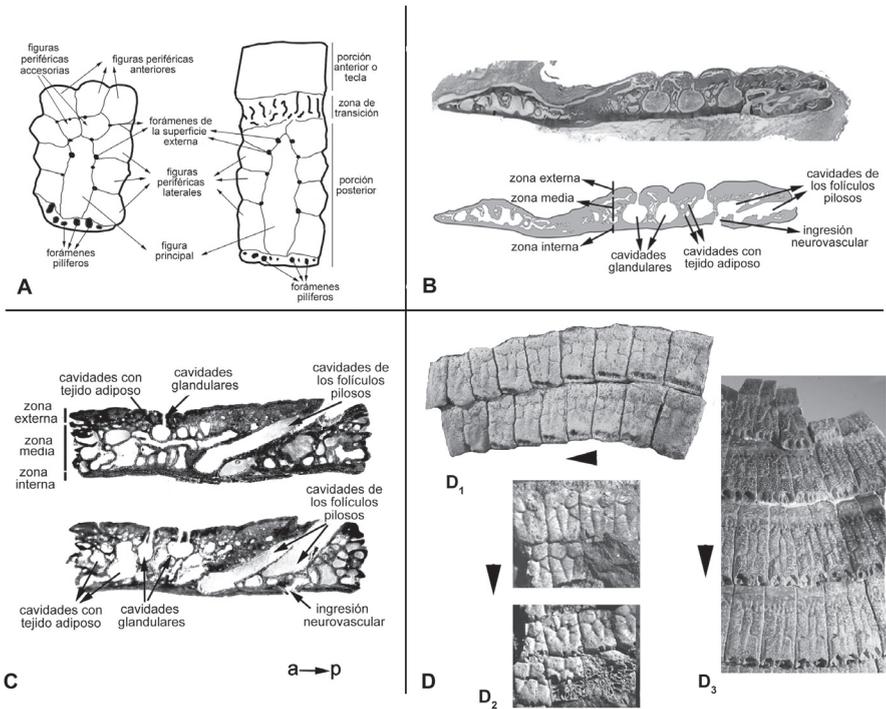


Figura 3. **A**, Esquema de osteoderms (fijo y móvil) de *Chaetophractus villosus*, indicando las diferentes estructuras de la morfología externa. **B**, Corte histológico en sentido longitudinal de un osteodermo móvil de *Chaetophractus villosus* y esquema indicando las distintas estructuras de la morfología interna del mismo. **C**, Cortes paleohistológicos en sentido longitudinal de un osteodermo fijo de *Eutatus* indicando las distintas estructuras de la morfología interna. **D**, Variación de los osteoderms dentro de una misma coraza en diferentes taxones: **D1**, *Meteutatus lageniformis*, variación hacia el lateral de osteoderms fijos; **D2**, *Parutaetus chilensis* variación en sentido antero-posterior en osteoderms fijos; **D3**, *Proeutatus* sp. variación en sentido antero-posterior en los osteoderms móviles.

DISTRIBUCIÓN TEMPORAL Y GEOGRÁFICA

En Argentina, en la región Patagónica, se encuentran los principales yacimientos portadores de mamíferos del Cenozoico inferior-medio de América del Sur. Allí se constituye una secuencia temporal continua donde se puede registrar una sucesión de cambios ambientales, (influenciados por diferentes factores globales y regionales) que incidieron sobre las comunidades bióticas, generando cambios en la secuencia de sucesión faunística (Legarreta & Uliana, 1994; Bellosi, 1995; Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006).

En particular, la cladogenésis de los armadillos y sus distribuciones diferenciales han estado estrechamente influenciadas por las condiciones climático-ambientales en las diferentes regiones y sus variaciones a lo largo del tiempo (Fig. 2) (Carlini *et al.*, 2009b; 2010, in press; Ciancio *et al.*, 2013; Krmpotic *et al.*, 2015). Considerando la distribución de las especies actuales, se observa los Dasypodinae y Tolypeutinae se distribuyen en regiones tropicales a subtropicales, mientras que los Euphractinae se encuentran desde áreas subtropicales a zonas templado-frías en el extremo sur del Cono Sur (Wetzel, 1985; Redford & Eisenberg, 1992; Gardner, 2005; Gibb *et al.*, 2016).

Eoceno temprano-tardío

Los primeros registros de Dasypodidae provienen del Eoceno temprano de Itaboraí, Brasil, Edad Mamífero (EM) Itaboraiense. Allí se encuentran osteodermos de un Astegotheriini, *Riostegotherium yanei* (Oliveira & Berqvist, 1998).

En Argentina, los dasipódidos más antiguos se registran durante el Eoceno temprano en Patagonia (EM Riochiquense, Eoceno temprano; Simpson, 1948) y de la fauna de Paso del Sapo, Eoceno temprano (Tejedor *et al.*, 2009; Woodburne *et al.*, 2014). Todos estos restos han sido asignados a distintas especies de Astegotheriini, y señalan el registro más diverso de este grupo.

En el lapso Paleoceno tardío-Eoceno temprano, se desarrolló en América del Sur una biota que indica un predominio de bosques tropicales a subtropicales (Paleoflora Neotropical; Romero, 1986). Aunque con diferencias latitudinales en su composición (Webb, 1978; Janis, 1993). Este lapso, dominado por las temperaturas más cálidas registradas durante el Cenozoico, se conoce como “óptimo climático del Eoceno” (ver Pascual *et al.*, 1996; Zachos *et al.*, 2001; Goin *et al.*, 2016).

Luego, hacia el Eoceno medio-tardío ocurren varios cambios climáticos globales que incidieron en las comunidades de vertebrados (Pascual & Ortiz-Jaureguizar, 1990; Pascual *et al.*, 1996). A fines del Eoceno se produce una intensa fase diestrófica (Fase Incaica de la orogenia Andina) (Belloso, 1995; Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006); se registra un descenso del mar generalizado y se produce un período de erosión y no depositación, y las temperaturas en Antártida comienzan a disminuir (Legarreta & Uliana, 1994; Dingle & Lavelle, 1998).

En el Barranquense (sub-edad de la EM Casamayorensis; ver Cifelli, 1985) hay una disminución de especies de “Astegotheriini” (Dasypodinae) comparado con faunas más antiguas, como Cañadón Vaca (sub-edad Vaquense de la EM Casamayorensis; ver Cifelli, 1985), y diferencias todavía mayores con la fauna de Paso del Sapo (Ciancio *et al.*, 2013; Tejedor *et al.*, 2009). Por otra parte, la presencia de *Utaetus* en este lapso confirma el establecimiento de los Euphractinae en el registro. Desde un punto de vista paleoclimático, la presencia de Euphractinae en esos sedimentos puede ser significativa porque es probable que la presencia de este taxón pueda estar relacionada al descenso gradual de las temperaturas registradas posteriormente al Eoceno temprano.

En la EM Mustersense las faunas de cingulados son poco conocidas, sin embargo de acuerdo a los registros conocidos (Cladera *et al.*, 2004; Carlini *et al.*, 2005, 2010; Gelfo *et al.*, 2009) se observa una predominancia de los Euphractinae por sobre los Dasypodinae. Los Euphractinae están representados por algunos taxones basales (e. g. *Parutaetus*, *Pseudeutatus*) y por los primeros registros de Eutatini (Euphractinae), aunque la presencia de ciertos taxones es dudosa ya que el registro es pobre y no se ha realizado aún una revisión de las faunas de Cingulata típicamente mustersenses (Ciancio, 2010).

En el noroeste de Argentina, hay varias unidades portadoras de mamíferos continentales paleogenas. Hasta ahora el registro de armadillos en estas unidades se limita al Eoceno (medio-tardío) y la diversidad de armadillos de estos niveles fosilíferos muestra una mayor diversidad de astegoterinos, los euphractinos están pobremente representados y además se registran algunos taxa con ciertas peculiaridades que dificulta su asignación supragenerica. Estas faunas exhiben características taxonómicas y biogeográficas relevantes: 1) la presencia de taxa relacionados a los registros patagónicos (*Parutaetus*, *Prostegotherium*); 2) la presencia de taxones propios del noroeste de Argentina (e.g. *Pucatherium*); 3) un taxón con similitudes a los descritos para el Paleógeno del Perú, y 4) la ausencia de faunas de dasipodidos frecuentemente registrados en Patagonia (e.g. *Stegotheriini*, Dasypodinae; Eutatini, Euphractinae) (Ciancio *et al.*, in press).

Transición Eoceno-Oligoceno

En la transición Eoceno-Oligoceno (TEO) se registra un abrupto descenso de las temperaturas (“Oi-1 glaciación”; ver Zachos *et al.*, 2001, fig. 2). En este momento se produce un cambio climático ambiental a gran escala, producto de la circulación circumpolar de aguas frías profundas a través del Pasaje de Drake y el establecimiento de los primeros casquetes de hielo en la región oeste de Antártida (Prothero, 1994; Dingle & Lavelle, 1998; Salamy & Zachos, 1999). Este “deterioro” climático que afectó a las biotas mundiales, produciendo un recambio biológico masivo catalogado como “La Grande Coupure” en Europa (Stehlin, 1909) o “Terminal Eocene Event” en Norteamérica (Wolfe, 1978) “Bisagra Patagónica” (Goin *et al.*, 2010). Este evento tuvo influencias en el desarrollo de la vegetación en Sudamérica principalmente en Patagonia, donde hay un cambio de una Paleoflora Mixta predominante en el Eoceno medio-tardío a una Paleoflora Antártica con bosques templado-fríos cordilleranos y la presencia de sabanas arboladas y algunos elementos indicadores de aridez en las zonas extraandinas (Webb, 1978; Romero, 1986; Flynn *et al.*, 2003; Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006).

En Sudamérica, el único yacimiento conocido donde se registra la secuencia que representa la TEO está en Patagonia, en Gran Barranca (Chubut) (Ré *et al.*, 2010). Dentro de la secuencia, de 7 faunas sucesivas, la primera fauna registrada post-TEO corresponde a la EM Tinguiririquense (niveles de La Cancha en Gran Barranca).

Este momento de cambios drásticos tuvo influencias en la diversidad y distribución de los Cingulata: Los Dasypodinae disminuyen notablemente en diversidad y en abundancia relativa, y aumenta la diversidad y representación de los Euphractinae. En particular, aumenta notablemente la diversidad de los eutatinos, formas que han sido asociadas a climas templado-fríos, los cuales se caracterizan por tener un tamaño mediano a grande y un gran desarrollo de la pilosidad (Ciancio & Carlini, 2008; Krmpotic *et al.*, 2009a,b; Carlini *et al.*, 2010).

Oligoceno temprano-Oligoceno tardío

Hacia la última parte del Oligoceno temprano hay un pequeño aumento progresivo en las temperaturas que tienen su máximo en el Oligoceno más tardío (“Late Oligocene Warming”; ver Zachos *et al.*, 2001). Durante la última parte del Oligoceno temprano (ca. 29 Ma), se produce la convergencia de las placas de Nazca y Sudamérica que reactiva el anillo magmático de los Andes llevando a una importante actividad ígnea que afecta el centro-oeste de Argentina, Bolivia y Perú, y en menor medida el sur de Argentina y Chile (Legarreta & Uliana, 1994).

En el Oligoceno tardío, en algunos sectores de Patagonia la paleoflora relevada sugiere condiciones más húmedas y cálidas, con un predominio de bosques cerrados (Barreda & Bellosi, 2003), y en la última parte del Oligoceno tardío se registran ambientes más abiertos con una vegetación de tipo sabanas arboladas y un clima tropical-subtropical (Pascual & Ortiz-Jaureguizar, 1990; Bellosi, 1995; Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006).

Las faunas correspondientes a la EM Deseadense (Oligoceno tardío) muestran una composición faunística transicional entre edades previas y posteriores. Se mantiene la disminución de la diversidad de los Eutatini, hay una gran diversidad de Euphractini representados por formas con combinaciones particulares de caracteres primitivos-avanzados sin vinculaciones claras con taxones de edades previas y con los posteriores. Además, tenemos los primeros registros de *Stegotherium* (Stegotheriini) con una especie muy afín a un taxón muy abundante en el Colhuehuapense (Ciancio, 2010).

La Transición Paleógeno-Neógeno

El brusco descenso del nivel del mar que tuvo lugar en el límite Oligoceno-Mioceno produjo una gran erosión sobre los depósitos continentales (hiato Deseadense-Colhuehuapense) (Bellosi, 1995), en este mismo momento comienza la glaciación a gran escala en Antártida (Glaciación Mi-1) (Kay *et al.*, 1999; Zachos *et al.*, 2001). Este hiato se ve reflejado en el cambio de las faunas de vertebrados, con la extinción de numerosos grupos de Mamíferos, especialmente aquellos herbívoros y carnívoros de gran talla, producto de variaciones climático-ambientales importantes (Bond & Pascual, 1983; Scillato-Yané, 1986; Pascual & Ortiz-Jaureguizar, 1990).

Durante el Mioceno más temprano (EM Colhuehuapense) ocurrió un cambio climático ambiental que ocasionó la renovación de la fauna y flora, en este lapso se habría desarrollado un clima cálido con ambientes de vegetación variada, como estepas arbustivas y sabanas arboladas (Pascual & Odreman Rivas, 1971; Pascual & Ortiz Jaureguizar, 1990; Vucetich & Verzi, 1991).

En el Colhuehuapense (Mioceno temprano) se registran nuevamente los Astegotheriini formas típicas del lapso Eoceno medio-superior de Patagonia, con una especie (*Pseudostegotherium glangeaudi* Ameghino), de características peculiares y con afinidades al Astegotheriini del Mioceno medio de La Venta (Colombia) (Carlini *et al.*, 1997, 2010). También se observa un recambio en los Eutatini, ya no están los típicos del lapso Mustersense-Deseadense (e.g. *Meteutatus*, *Sadypus*) (Carlini *et al.*, 2010), y se encuentran los típicos del Santacrucense (e.g. *Proeutatus*, *Stenotatus*). Los Stegotheriini (Dasypodinae) son muy frecuentes en el registro (observación personal). Este conjunto de datos indica que con toda probabilidad hubo un clima más cálido que el del lapso correspondiente a la fauna precedente (Ciancio, 2010).

CONCLUSIONES

Desde sus primeros registros, los Dasypodidae, muestran una morfología que los hace reconocible fácilmente, debido a que, más allá de especializaciones propias de ciertos linajes, el plan estructural general (arquitectura y diseño funcional) se mantiene, lo que los ha llevado a tener una exitosa y larga historia evolutiva durante todo el Cenozoico. Pese a ello, en la mayor parte de los análisis morfológicos, no se recuperan a los Dasypodidae como clado, contrariamente a lo que se propone clásicamente. Es probable que esto pueda estar relacionado con la cantidad de caracteres primitivos que los definen, especialmente, considerando a otros grupos más especializados, como los Glyptodontidae.

La información obtenida del estudio de los osteodermos muestra caracteres de relevancia para el estudio de los Cingulata, especialmente cuando estos son los elementos más frecuentemente recuperados en el registro fósil. Es por ello, que los rasgos propios de la coraza y de los osteodermos deberían, en lo posible, ser integrados a los análisis morfológicos, ya que se reconocen algunos patrones evolutivos de importancia filogenética, que sumados a los caracteres del cráneo, dentición y postcráneo probablemente ofrezca nuevas hipótesis de relaciones.

Finalmente, la presencia casi constante de restos de dasipódidos en el registro permite tener una secuencia completa de los cambios en la composición faunística de este grupo, por lo que se constituyen en uno de los elementos de valor bioestratigráfico. La sucesión de cambios en la composición de faunas de dasipódidos a lo largo del Cenozoico, muestra una importante correlación con los cambios climático-ambientales registrados y se observa que, el Paleógeno es un periodo clave, ya que durante este lapso, se ha producido la diferenciación, diversificación y extinción de varios linajes.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Comisión Organizadora de las XXX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados por la invitación a contribuir con este volumen especial. Deseo agradecer profundamente a Fredy Carlini y a Gustavo Scillato-Yané por haberme iniciado en el estudio de los armadillos fósiles y por haberme brindado todo su conocimiento. Este trabajo contó con el financiamiento del proyecto de la ANPCyT PICT BID 2103-2633.

BIBLIOGRAFÍA

- Abrantes, E.A.L. & L.P. Bergqvist. 2006. Proposta filogenética para os Dasypodidae (Mammalia: Cingulata). En: Gallo, V., Brito, P.M., Silva, H.M.A. y F.J. Figueiredo (eds.), *Paleontologia de Vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas*, 1º ed. 1: 261-274. Interciência, Río de Janeiro.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba)* 6: 1-1027.
- Barreda, V. & E.S. Bellosi. 2003. Ecosistemas terrestres del Mioceno temprano de la Patagonia central: primeros avances. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, nueva serie 5: 125-134.
- Bellosi, E. 1995. Paleogeografía y cambios ambientales de la Patagonia Central durante el Terciario medio. *Boletín de Informaciones Petroleras (BIP)* 44: 50-83.
- Billet, G., Hautier, L., de Muizon, C. & X. Valentin. 2011. Oldest cingulate skulls provide congruence between morphological and molecular scenarios of armadillo evolution. *Proceedings of the Royal Society B* 278: 2791-2797.
- Bond, M. & R. Pascual. 1983. Nuevos y elocuentes restos craneanos de *Proborhyaena gigantea* Ameghino, 1897 (Marsupialia, Borhyaenidae, Proborhyaeninae) de la Edad Deseadense. Un ejemplo de coevolución. *Ameghiniana* 20(1-2): 47-60.
- Bordas, A.F. 1933. Notas sobre los Eutatinae. Nueva subfamilia extinguida de Dasypodidae. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires (Paleontología, 65)* 37: 583-614.
- Carlini A.A., Ciancio, M.R. & G.J. Scillato-Yané. 2010. Middle Eocene-early Miocene Dasypodidae (Xenarthra) of southern South America, successive faunas in Gran Barranca; biostratigraphy and palaeoecology. En: Madden R.H., Carlini A.A., Vucetich M.G. & R.F. Kay (eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Pp. 106-129. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Carlini, A.A. & G.J. Scillato-Yané. 1996. *Chorobates recens* (Xenarthra, Dasypodidae) y un análisis de la filogenia de los Euphractini. *Revista del Museo La Plata* 9(59): 225-238.
- Carlini, A.A. & G.J. Scillato-Yané. 1993. Origin and Evolution of the "glyptodontoids". *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 28A.
- Carlini, A.A., Ciancio, M. & G.J. Scillato-Yané. 2004. La Tribu Stegotheriini (Xenarthra, Dasypodidae), 20 Ma. más de registro paleógeno. *Ameghiniana* 41(4) Suplemento: 39R.
- Carlini, A.A., M.C. Castro, R.H. Madden & G.J. Scillato-Yané 2014. A new species of Dasypodidae (Xenarthra: Cingulata) from the late Miocene of northwestern South America: implications in the Dasypodini phylogeny and diversity, *Historical Biology* 26(6): 728-736.
- Carlini, A.A., Ciancio, M., & G.J. Scillato-Yané. 2005. Los Xenarthra de Gran Barranca: más de 20 Ma de historia. *XVI Congreso Geológico Argentino Actas IV*: 419-424.
- Carlini, A.A., Ciancio, M.R., Flynn, J.J., Scillato-Yané, G.J. & A.R. Wyss. 2009a. The phylogenetic and biostratigraphic significance of new armadillos (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae, Euphractinae) from the Tinguirirican (Early Oligocene) of Chile. *Journal of Systematic Palaeontology* 7(4): 489-503.
- Carlini, A.A., Ciancio, M.R. & G.J. Scillato-Yané. 2009b. Climate changes in Patagonia and Cingulata (Mammalia, Xenarthra) cladogenetic events. In: J. Rabassa, D. Ruzzante, E.P. Tonni & A.A. Carlini (eds.), *Paleogeography and Paleoclimatology of Patagonia: effects on biodiversity*, pp 17.
- Carlini, A.A., Vizcaíno, S.F. & G.J. Scillato-Yané. 1997. Armored Xenarthrans: a unique taxonomic and ecologic assemblage. In: R.F. Kay, R. Madden, R. Cifelli & J.J. Flynn (eds.),

- Vertebrate paleontology in the Neotropics. The Miocene fauna of La Venta, Colombia*, p. 213-226, Smithsonian Institution Press, USA.
- Carlini, A. A., Ciancio, M.R., Zurita, A.E. & Scillato-Yané G.J. En Prensa. The Xenarthra Cingulata: diversity, palaeobiogeography, and relationships of a very characteristic South American group of Mammalia. In Rosemberger A. and Tejedor M. (eds), *Origins and Evolution of Cenozoic South American Mammals*.
- Castro, M.C., Ciancio, M.R., Pacheco, V., Salas-Gismondi, R.M., Bostelmann, J.E. & A.A. Carlini. 2015. Reassessment of the hairy long-nosed armadillo “*Dasypus*” *pilosus* (Xenarthra, Dasypodidae) and revalidation of the genus *Cryptophractus* Fitzinger, 1856. *Zootaxa* 3947(1): 30-48.
- Castro, M.C., Carlini, A.A., Sánchez, R. & M.R. Sánchez-Villagra. 2014a. A new Dasypodini armadillo (Xenarthra: Cingulata) from San Gregorio Formation, Pliocene of Venezuela: affinities and biogeographic interpretations. *Naturwissenschaften* 101: 77–86.
- Ciancio, M.R., Castro M.C., Galliari F.C., Carlini A.A. & R.J. Asher. 2012. Evolutionary implications of dental eruption in *Dasypus* (Xenarthra). *Journal of Mammalian Evolution* 19(1): 1-8.
- Ciancio, M.R. 2010. *Los Dasypodoidea (Mammalia, Xenarthra) del Deseadense (Oligoceno) de América del Sur. Su importancia filogenética y bioestratigráfica*. Unpublished Doctoral Thesis, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, n°1098. Pp. 290 + XVI, 106 figures, 5 tables and 4 annex.
- Ciancio, M.R. & A.A. Carlini. 2008. Identificación de ejemplares tipo de Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Paleógeno de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, nueva serie 10(2): 221-237.
- Ciancio, M.R., Carlini, A.A., Campbell, K.E. & G.J. Scillato-Yané. 2013. New Palaeogene cingulates (Mammalia, Xenarthra) from Santa Rosa, Perú and their importance in the context of South American faunas. *Journal of Systematic Palaeontology* 11(6): 727-741.
- Ciancio, M.R., Vieytes, E.C., Carlini, A. A. 2014. When xenarthrans had enamel: insights on the evolution of their hypsodonty and paleontological support for independent evolution in armadillos. *Naturwissenschaften* 101(9): 715-725.
- Ciancio, M.R., C. Herrera, A. Aramayo, P. Payrola, M.J. Babot. En prensa. Diversity of cingulates (Mammalia, Xenarthra) in the middle-late Eocene of Northwestern Argentina. *Acta Paleontologica Polonica*.
- Cifelli, R.L. 1985. Biostratigraphy of the Casamayoran, Early Eocene, of Patagonia. *American Museum Novitates* 2820: 1-26.
- Delsuc, F., Superina, M., Tilak, M.-K., Douzery, E.J.P. & A. Hassanin. 2012. Molecular phylogenetics unveils the ancient evolutionary origins of the enigmatic fairy armadillos. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62: 673-680.
- Delsuc, F. & E. Douzery. 2008. Recent avances and future prospects in xenarthran molecular phylogenetics. En: Vizcaíno, S.F. & W.J. Loughry (eds.), *The Biology of the Xenarthra*, p. 11-23. University Press of Florida.
- Delsuc, F., Scally, M., Madsen, O., Stanhope, M.J., de Jong, W.W., Catzeflis, F.M., Springer, M.S. & E.J.P. Douzery. 2002. Molecular Phylogeny of Living Xenarthrans and the Impact of Character and Taxon Sampling on the Placental Tree Rooting. *Molecular Biology and Evolution* 19(10): 1656-1671.
- Delsuc, F., Stanhope, F.J. & E.J.P. Douzery. 2003. Molecular systematics of armadillos (Xenarthra, Dasypodidae): contribution of maximum likelihood and Bayesian analyses of mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28: 261-275.
- Delsuc, F., Vizcaíno, S.F. & E.J.P. Douzery. 2004. Influence of Tertiary paleoenvironmental changes on the diversification of South American mammals: a relaxed molecularclock study within xenarthrans. *BMC Evolutionary Biology* 4: 11.
- Dingle, R.V. & M. Lavelle. 1998. Antarctic Peninsular cryosphere: Early Oligocene (c. 30 Ma) initiation and a revised glacial chronology. *Journal of the Geological Society, London* 155: 433-437.
- Engelmann, G. 1978. *The logic of phylogenetic analysis and the phylogeny of the Xenarthra (Mammalia)*. Ph.D. diss Columbia Univ., New York. Inédita.
- Engelmann, G.F. 1985. The phylogeny of the Xenarthra. En: G.G. Montgomery (ed.), *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*, p. 51–64. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

- Fernicola, J.C. & S.F. Vizcaíno. 2008. Revisión del género *Stegotherium* Ameghino, 1887 (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae). *Ameghiniana* 45(2): 321-332.
- Flynn, J.J., Wyss, A.R., Croft, D.A. & R. Charrier. 2003. The Tinguiririca Fauna, Chile: biochronology, paleoecology, biogeography, and a new earliest Oligocene South American Land Mammal 'Age'. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195(3-4): 229-259.
- Frechkop, S. & J. Yepes. 1949. Étude systématique et zoogéographique des Dasypodidés conservés a l'Institut. *Bulletin-Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 25(5): 1-56.
- Gaudin, T.J. & H.G. McDonald. 2008. Morphology-based investigations of the phylogenetic relationships among extant and fossil xenarthrans. *En: Vizcaíno, S.F. & W.J. Loughry (eds.), The Biology of the Xenarthra*, p. 11-23. University Press of Florida.
- Gaudin, T.J. & D.A. Croft. 2015. Paleogene Xenarthra and the evolution of South American mammals. *Journal of Mammalogy* 96(4): 622-634.
- Gaudin, T.J. & J.R. Wible. 2006. The phylogeny of living and extinct armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): a craniodental analysis. *En: Carrano, M.T., Gaudin, T.J., Blob, R.W. & J.R. Wible (eds.), Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds and Reptiles*, p. 153-198. University of Chicago Press, Chicago.
- Gardner, A.L. 2005. Cingulata. *En: D.E. Wilson & D.M. Reeder (eds.), Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore; 2 Vols. 2142 pp.
- Gibb, G.C., Condamine, F.L., Kuch, M., Enk, J., Moraes-Barros, N., Superina, M., Poinar, H.N. & F. Delsuc. 2016. Shotgun Mitogenomics Provides a Reference Phylogenetic Framework and Timescale for Living Xenarthrans. *Molecular Biology and Evolution* 33(3): 621-642.
- Goin, F.J., Abello, M.A. & L. Chornogubsky. 2010. Middle Tertiary marsupials from central Patagonia (early Oligocene of Gran Barranca): understanding South America's Grande Coupure. *In: R.H. Madden, A.A. Carlini, M.G. Vucetich & R.F. Kay (eds.), The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, p. 69-105. Cambridge University Press, Cambridge.
- Goin, F.J., Woodburne, M.O., Zimic, A.N., Martin, G.M. & L. Chornogubsky. 2016. *A Brief History of South American Metatherians*. Part of the series Springer Earth System Sciences.
- Hill, R.V. 2005. Integrative morphological data sets for phylogenetic analysis of Amniota: the importance of integumentary characters and increased taxonomic sampling. *Systematic Biology* 54: 530-547.
- Hill, R.V. 2006. Comparative anatomy and histology of xenarthran osteoderms. *Journal of Morphology* 267: 1441-1460.
- Hoffstetter, R. 1958. Edentés Xénarthres. *En: J. Piveteau (ed.), Traité de Paléontologie* 6, p. 535-626. Masson et Compagnie, Paris.
- Janis, C.M. 1993. Tertiary Mammal Evolution in the Context of Changing Climates. Vegetation, and Tectonic Events. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 467-500.
- Kay, R.F., Madden, R.H., Vucetich, M.G., Carlini, A.A., Mazzoni, M.M., Re, G.H., Heizler, M. & H. Sandeman. 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.
- Klippel, W. & P.W. Parmalee. 1984. Armadillos in North American Late Pleistocene contexts. *In: H.H. Genoways & M.R. Dawson (eds.), Contributions in Quaternary vertebrate paleontology, a volume in memorium to John E. Guilday*, p. 149-160. Carnegie Museum of Natural History, Special Publication 8.
- Krpmotic, C.M., Carlini, A.A. & G.J. Scillato-Yané. 2009a. The species of *Eutatus* (Mammalia, Xenarthra): Assessment, morphology and climate. *Quaternary International* 210: 66-75.
- Krpmotic, C.M., Ciancio, M.R., Barbeito, C., Mario, R.C. & A.A. Carlini. 2009b. Osteoderm morphology in recent and fossil euphractine xenarthrans. *Acta Zoologica (Stockholm)* 90(4): 339-351.
- Krpmotic, C.M., Ciancio, M.R., Carlini, A.A., Castro, M.C., Scarano, A.C. & C.G. Barbeito. 2015. Comparative histology and ontogenetic change in the carapace of armadillos (Mammalia: Dasypodidae). *Zoomorphology* 134(4): 601-616.
- Legarreta, L. & M.A. Uliana. 1994. Asociaciones de fósiles y hiatos en el Supracretácico- Neógeno de Patagonia: una perspectiva estratigráfico-secuencial. *Ameghiniana* 31: 257-281.

- McDonald, H.G. & V.L. Naples. 2007. Xenarthrans. *En: Janis, C., Gunnell, G. & M. Uhen (eds.), Evolution of Tertiary Mammals of North America, Vol. 2: Marine Mammals and Smaller Terrestrial Mammals*, p. 147-160. Cambridge University Press.
- McKenna, M.C. & S.K. Bell. 1997. *Clasificación of mammals above the species level*. 631 pp. Columbia University Press, New York.
- Möller-Krull, M., Delsuc, F., Churakov, G., Marker, C., Superina, M., Brosius, J., Douzery, E.J. & J. Schmitz. 2007. Retroposed elements and their flanking regions resolve the evolutionary history of xenarthran mammals (armadillos, anteaters, and sloths). *Molecular Biology and Evolution* 24: 2573-2582.
- Olivera, E.V. & L.P. Bergqvist. 1998. A new Paleocene armadillo (Mammalia, Dasypodoidea) from de Itaboraí Basin, Brazil. *A.P.A. Publicación Especial n° 5. Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica*: 35-40.
- Ortiz-Jaureguizar, E. & G. Cladera. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66: 489-532.
- 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., Ortiz-Jaureguizar, E. & J.L. Prado. 1996. Land-mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe A: Geologie und Paläontologie* 30: 265-319.
- Pascual, R. & O.E. Odreman Rivas. 1971. Evolución de las comunidades de vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8: 372-412.
- Pascual, R. & E. Ortiz-Jaureguizar. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23-60.
- Patterson, B. & R. Pascual. 1968. The Fossil Mammal Fauna of South America. *En: Evolution, Mammals and Southern Continents*. State University of New York Press, Albany, pp. 247-309.
- Paula Couto, C.d. 1979. Tratado de Paleomastozoología. Academia Brasileira de Ciencias, Capítulo I: Generalidades sobre o esqueleto, pp. 3-54.
- Porpino, K.O., Fernícola, J.C. & L.P. Bergqvist. 2009. A new cingulate (Mammalia, Xenarthra) *Pachyarmatherium brasiliense* sp. nov. From the late Pleistocene of Northeastern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 881-893.
- Prothero, D.R. 1994. The Late Eocene-Oligocene Extinctions. *Annual Review of Earth Planetary Sciences* 22: 145-65.
- Ré, G.H., Bellosi E.S., Heizler M., Vilas J.F., Madden R.H., Carlini A.A., Kay R.F. & M.G. Vucetich. 2010. A geochronology for the Sarmiento Formation at Gran Barranca. *En: Madden, R.H., Carlini, A.A., Vucetich, M.G. & R.F. Kay (eds.), The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, p. 46-59. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Redford, K.H. & J.F. Eisenberg. 1992. *Mammals of the Neotropics: The Southern Cone. Chile, Argentina, Uruguay, and Paraguay*, Volumen 2. University of Chicago Press, Chicago.
- Romero, E.J. 1986. Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 73: 449-461.
- Rose, K.D. 2006. *The beginning of the age of mammals*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Salamy, K.A. & J.C. Zachos. 1999. Latest Eocene-Early Oligocene climate change and Southern Ocean fertility: inferences from sediment accumulation and stable isotope data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 145: 61-77.
- Scillato-Yané, G.J. 1976. Sobre un Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) de Edad Riochiquense (Paleoceno superior) de Itaboraí (Brasil). *Anais Academia Brasileira do Ciencias* 48: 527-530.
- Scillato-Yané, G.J. 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* 3: 7-36.
- Scillato-Yané, G.J. 1982. *Los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno y Pleistoceno de Argentina*. Tesis Doctoral (inérita), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP.
- Scillato-Yané, G.J. 1986. Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). *IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2: 151-155.
- Scott, W.B. 1903-1905. Mammalia of the Santa Cruz Beds. Volume V, Paleontology. Part I,

- Edentata. *En*: W.B. Scott (ed.), *Reports of the Princeton Expedition to Patagonia 1896-1899*, pp. 1-364. Stuttgart: Princeton University, E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Nägele).
- Scheyer, T.M. & M.R. Sánchez-Villagra. 2007. Carapace bone histology in the giant pleurodiran turtle *Stupendemys geographicus*: phylogeny and function. *Acta Palaeontologica Polonica* 52: 137-154.
- 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. 1945. The Principles of Classification and a Classification of Mammals, *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: 1-335.
- Soibelzon, E., Miño-Boilini, A.R., Zurita, A.E. & C.M. Krmpotic. 2010. Los Xenarthra del Ensenadense (Pleistoceno Inferior a Medio) de la Región Pampeana (Argentina). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27(3): 449-469.
- Soibelzon, E., Avilla, L.S. & M. Castro. 2015. The cingulates (Mammalia: Xenarthra) from the late Quaternary of northern Brazil: Fossil records, paleoclimates and displacements in America. *Quaternary International* 377: 118-125.
- Soibelzon, E., Medina, M. & A.M. Abba. 2013. Late Holocene armadillos (Mammalia, Dasypodidae) of the Sierras de Córdoba, Argentina: Zooarchaeology, diagnostic characters and their paleozoological relevance. *Quaternary International* 299: 72-79.
- Springer, M.S., Murphy, W.J., Eizirik, E. & S.J. O'Brien. 2003. Placental mammal diversification and the Cretaceous-Tertiary boundary. *PNAS* 100(3): 1056-1061.
- Stehlin, H.G. 1909. Remarques sur les faunules de mammifères des couches éocènes et oligocènes du Basin de Paris. *Bulletin della Società Géologique du France* 9: 488-520.
- Tejedor, M.F., Goin, F.J., Gelfo, J.N., López, G., Bond, M., Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J., Woodburne, M.O., Chornogubsky, L., Aragón, E., Reguero, M., Czaplewski, N., Vincon, S., Martin G. & M. Ciancio. 2009. New Early Eocene Mammalian Fauna From Western Patagonia, Argentina. *American Museum Novitates* 3638: 1-43.
- Vickaryous, M.K. & B.K. Hall. 2006. Osteoderm Morphology and Development in the Nine-Banded Armadillo, *Dasypus novemcinctus* (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). *Journal Of Morphology* 267: 1273-1283.
- Vickaryous, M.K. & J.-Y. Sire. 2009. The integumentary skeleton of tetrapods: origin, evolution, and development. *Journal of Anatomy* 214: 441-464.
- Vizcaíno, S.F. 1994a. Sistemática y anatomía de los Astegotheriini Ameghino, 1906 (nuevo rango) (Xenarthra, Dasypodidae, Dasypodinae). *Ameghiniana* 31(1): 3-13.
- Vizcaíno, S.F. 1994b. Mecánica masticatoria de *Stegotherium tessellatum* Ameghino (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno de Santa Cruz (Argentina). Algunos aspectos paleoecológicos relacionados. *Ameghiniana* 31: 283-290.
- Vizcaíno SF, U.F.J. Pardiñas & M.S. Bargo. 1995. Distribución de los armadillos (Mammalia, Dasypodidae) en la región Pampeana (Republica Argentina) durante el Holoceno. Interpretación paleoambiental. *Mastozoología Neotropical* 2:149-165.
- Vucetich, M.G. & D.H. Verzi. 1991. Un nuevo Echimyidae (Rodentia, Hystriognathi) de la Edad Colhuehuapense de Patagonia y consideraciones sobre la sistemática de la familia. *Ameghiniana* 28(1-2): 67-74.
- Webb, S.D. 1978. A history of savanna vertebrates in the New World, Part II: South America and the Great Interchange. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9: 393-426.
- Wetzel, R.M. 1985. Taxonomy and distribution of armadillos, Dasypodidae. *En*: G.G. Montgomery (ed.), *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*. Pp 23-46. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Wolf, D., Kalthoff, D.C. & M. Sander. 2012. Osteoderm Histology of the Pampertheriidae (Cingulata, Xenarthra, Mammalia): Implications for Systematics, Osteoderm Growth, and Biomechanical Adaptation. *Journal of Morphology* 273: 388-404.
- Wolfe, J.A. 1978. A paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the Northern Hemisphere. *American Scientist* 66: 694-703.
- Woodburne, M.O., F.J. Goin, M. Bond, A.A. Carlini, J.N. Gelfo, G.M. López, A. Iglesias & A.N. Zimicz. 2014. Paleogene Land Mammal Faunas of South America; a Response to Global Climatic Changes and Indigenous Floral Diversity. *Journal of Mammalian Evolution* 21(1): 1-73.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. & K. Billups. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to Present. *Science* 292: 686-693.

