



Los Hoplophorini (Xenarthra, Glyptodontidae) del "Araucanense" (Mioceno tardío-Plioceno) del noroeste de la Argentina: sistemática, paleobiogeografía y paleoambientes

Alfredo E. ZURITA¹

Abstract. HOPLOPHORINI (XENARTHRA, GLYPTODONTIDAE) FROM THE "ARAUCANIAN" (LATE MIOCENE- EARLY PLIOCENE) OF THE NORTHWEST OF ARGENTINA: SYSTEMATICS, PALEOBIOGEOGRAPHY AND PALEOENVIRONMENTS. From a comparative review of the three recognized species of Glyptodontidae Hoplophorini: *Eosclerocalyptus planus* (Rovereto), *Eosclerophorus paulacoutoi* Castellanos and *Hoplophractus proximus* (Moreno y Mercerat), from "Araucanian" levels (Late Miocene-Early Pliocene) of northwestern Argentina, we conclude they represent only one species: *Eosclerocalyptus proximus* n. comb. (Moreno and Mercerat). Therefore, we provide a new diagnosis and description of this taxon. Finally, the possible endemism of this species (and part of the associated palaeofauna), can be explained, at least partially, by the palaeobiogeographic and palaeoenvironmental particularities inferred for the Miocene-Pliocene of this area, indicated by the presence of relatively more humid and warm climates than those inferred for the Pampean region.

Resumen. A partir de un nuevo estudio comparativo de los holotipos y de los materiales referidos más completos de las tres especies de Glyptodontidae Hoplophorini: *Eosclerocalyptus planus* (Rovereto), *Eosclerophorus paulacoutoi* Castellanos y *Hoplophractus proximus* (Moreno y Mercerat), descritas para el "Araucanense" (Mioceno tardío-Plioceno temprano) del noroeste de la Argentina, se concluye que ellos representan una sola especie. Por prioridad debe nominarse como *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat) n. comb. En este sentido, se brinda una nueva diagnosis y descripción de esta única especie. Las particularidades paleobiogeográficas y paleoambientales inferidas para el mio-plioceno del área en estudio (ambientes más húmedos y cálidos que el de la región Pampeana) podrían explicar, al menos en parte, el posible endemismo de esta especie (y de parte de la paleofauna asociada) así como la distinta diversidad de formas ecológicas allí observadas.

Key words. "Araucanian". *Eosclerocalyptus proximus* n. comb. Glyptodontidae. Paleozoogeography. Northwestern Argentina.

Palabras clave. "Araucanense". *Eosclerocalyptus proximus* n. comb. Glyptodontidae. Paleozoogeografía. Noroeste de Argentina.

Introducción

Los registros probables más tempranos relacionados con gliptodontes Hoplophorini (*sensu* Hoffstetter, 1958) provienen de sedimentos "friasenses" (Mioceno medio) y corresponden a la especie *Eonaucum colloncuranum* Scillato-Yané y Carlini, 1998 de las provincias de Río Negro y Neuquén (Scillato-Yané y Carlini, 1998). Posteriormente, existen diversos registros terciarios de la tribu, la mayoría de ellos compuestos por restos aislados (*e.g.* placas de la coraza dorsal y restos muy fragmentarios de tubos caudales) provenientes del Chasiyuense del sudoeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina, situación

que no permite una mayor aproximación taxonómica (véase Bondesio *et al.*, 1980). Una excepción a este panorama lo constituyen los sedimentos mio-pliocenos ("Araucanense") de las provincias de Santiago de Estero, Catamarca y Tucumán. Dentro de la abundante paleofauna allí registrada y estudiada inicialmente desde 1876 por autores como Doering (1882), Moreno y Mercerat (1891) y Ameghino (1889, 1891), los gliptodontes Hoplophorini son los más abundantes y completos del Terciario.

Así, y desde una perspectiva histórica, los primeros registros concretos de Hoplophorini del "Araucanense" corresponden a Moreno y Mercerat (1891), quienes dieron a conocer de manera muy breve una nueva especie, que equivocadamente asignaron al género *Neuryurus* Ameghino, 1889 (*N. proximus* Moreno y Mercerat, 1891). El holotipo de esta especie (la parte anterior del cráneo junto con la hemimandíbula izquierda) fue transferida por Lydekker (1894)

¹División Paleontología Vertebrados. Facultad de Ciencias Naturales y Museo (Universidad Nacional de La Plata). Paseo del Bosque s/n°, 1900 La Plata, Buenos Aires, Argentina. aezurita74@yahoo.com.ar

a la especie *Plohophorus ameghini* Ameghino, 1887. A su vez, Cabrera (1944), con materiales más completos, incluyó esta especie dentro de su género *Hoplophractus* Cabrera, 1939, reconociendo la especie *H. proximus* Cabrera, 1944. Castellanos (1940) no aceptó la validez de este género y lo consideró, sin una adecuada fundamentación, sinónimo del *Plohophorini* *Stromaphoropsis* Kraglievich, 1932. Más recientemente, Perea (2003, 2005) incluyó *Hoplophractus* dentro de *Eosclerocalyptus* C. Ameghino, 1919, por lo que *Hoplophractus* debería ser considerado un sinónimo junior. De este modo, es importante remarcar que nuestras observaciones están de acuerdo con la propuesta de Perea (2005)

Por otro lado, Rovereto (1914) reconoció, a partir de una porción latero-anterior de coraza dorsal proveniente del valle de Santa María, Catamarca, una nueva especie, inicialmente incluida dentro del género *Sclerocalyptus*: *S. planus* Rovereto, 1914. Cinco años después, C. Ameghino (1919) fundó un nuevo género y especie: *Eosclerocalyptus lilloi* C. Ameghino, 1919, basándose en un ejemplar consistente en una coraza dorsal casi completa, un cráneo y un tubo caudal de la localidad de La Hoyada, Catamarca. Previamente F. Ameghino (1891) había aludido somera y erróneamente a estos restos como pertenecientes a *Hoplophorus ameghini* Moreno, 1882 (= *Phlyctaenopyga ameghini* Ameghino, 1887) y provenientes del valle del Tafi, Tucumán (Cabrera, 1944). Tal como sostuvo Cabrera (1944), el estudio comparado de los materiales tipo de *S. planus* y de *E. lilloi* indica claramente que ambos pertenecen a una misma especie, que por prioridad debe nominarse como *Eosclerocalyptus planus* (Rovereto), situación con la que Castellanos (1948) nunca se mostró de acuerdo.

Posteriormente, Castellanos (1948) halló y nombró un nuevo género y especie de Hoplophorini, *Eosclerophorus paulacoutoi* Castellanos, 1948 cuyo tipo consiste en una gran porción de coraza dorsal, la extremidad distal del tubo caudal, ambos húmeros y fémures incompletos y numerosos fragmentos del esqueleto postcraneano. Los restos proceden del "Araucanense" medio (*sic*, Castellanos, 1948) del valle de Santa María, Catamarca.

En síntesis, hasta la realización de este trabajo era posible reconocer tres especies de Hoplophorini en el Mioceno tardío-Plioceno del noroeste de la Argentina: *Hoplophractus proximus*, *Eosclerocalyptus planus* y *Eosclerophorus paulacoutoi*.

En este contexto, nuestra contribución lleva por principal propósito, discutir, a partir del estudio de los materiales tipo y de aquéllos referidos más completos, la validez sistemática de esas especies. Además, se intentará inferir un marco paleozoogeográfico y paleoambiental acorde.

La problemática del "Araucanense"

Como ya se había hecho mención, la geología, estratigrafía y paleontología del área de donde provienen los materiales aquí analizados fue intensamente estudiada desde finales del siglo XIX por numerosos autores (Ameghino, 1889, 1891; Riggs y Patterson, 1939; Cabrera, 1944; Castellanos, 1946a y 1946b), 1947; Frenguelli, 1937; Tapia, 1941; Buttler *et al.*, 1984; Marshall y Patterson, 1981 y la bibliografía allí citada). Asimismo, el área en general constituye uno de los yacimientos del Terciario tardío con mayor riqueza paleofaunística de Argentina (Bossi y Gavrilloff, 1998; Marshall y Patterson, 1981).

Los primeros estudios geológicos y paleontológicos sistemáticos fueron realizados por Doering (1882), quien reconoció un solo "horizonte" al que denominó "Araucano". Tiempo después, autores como Ameghino (1906), Rovereto (1914) y Kraglievich (1934) observaron, al igual que Doering (1882), un único "horizonte" que, siguiendo la nomenclatura propuesta inicialmente por ese autor, llamaron "Araucanense". Años más tarde, Frenguelli (1937), en un voluminoso trabajo, concluyó que allí era posible observar tres grandes "horizontes": Araucanense inferior, medio y superior. Posteriormente, Riggs y Patterson (1939) reconocieron, en base a su contenido paleofaunístico y a los estudios estratigráficos realizados previamente por Stahlecker en 1926 (en Riggs y Patterson, 1939; Marshall y Patterson, 1981), dos "horizontes" bien definidos, que fueron nominados como "Araucanense" y "Corral Quemado". Cabrera (1944) se mostró en claro desacuerdo con esa postura, basándose en que la fauna en general, y en particular las especies de Glyptodontidae por él halladas, eran las mismas en ambos "horizontes". También sugirió que estos dos "horizontes" corresponderían al "Araucaniano medio" y "Araucaniano superior" de Frenguelli (1937). Más recientemente, autores como Bossi y Palma (1982), Bossi *et al.*, (1987) están de acuerdo en reconocer la presencia de dos formaciones:

A) la Formación Andalhuala (véase Kraglievich, 1952; Galván y Ruiz Huidobro, 1965), que ha sido objeto de numerosos estudios bioestratigráficos y cronoeestratigráficos (véase Marshall y Patterson, 1981; Buttler *et al.*, 1984; Latorre *et al.*, 1997, etc.) y que corresponde al "Araucanense" s.s. de Riggs y Patterson (1939). Es, además, la de mayor espesor y contenido paleontológico (Marshall y Patterson, 1981; Esteban, 1998). Hoy en día se asume que posee una antigüedad huayqueriense (Pascual y Odreman Rivas, 1971; Esteban, 1998). La edad de esta unidad ha sido estimada tentativamente en 7 Ma. a 3, 54 Ma. (Buttler *et al.*, 1984; Bossi *et al.*, 1987; Bossi y Gavrilloff, 1998; Gavrilloff, 2000) lo que podría suponer un diacronis-

mo con la edad estimada para el Huayqueriense (ca. 8,7 - 6,9 Ma; Cione y Tonni, 2001), que ha tratado de ser explicado en función de hipotéticos casos de aislamiento de la fauna por factores geológicos y/o climáticos (Bossi y Gavriloff, 1998).

B) La Formación Corral Quemado, definida para la localidad de Puerta de Corral Quemado (Marshall y Patterson 1981), única localidad fosilífera conocida para esta formación (véase Bossi y Gavriloff, 1998). De modo tentativo se le ha asignado una posible edad montehermosense temprana (Pascual y Odreman Rivas, 1971; Marshall *et al.*, 1983), aunque Simpson (1940) sostiene una antigüedad correspondiente al Huayqueriense (véase Tonni *et al.*, 1992). En este sentido, es importante resaltar que todavía no se han hallado fósiles típicamente montehermosenses (Cione y Tonni, 1995). Tentativamente, esta unidad posee una edad cercana a los 3,54 Ma. (Buttler *et al.*, 1984); sin embargo, hay dataciones de la base de la formación que varían entre 4,61 Ma. y 4,83 Ma. (Strecker *et al.*, 1989; Bossi y Gavriloff, 1998), en tanto que las más modernas se ubican alrededor de los 2,9 Ma. (Bossi y Gavriloff, 1998) o incluso más jóvenes (? 2,4 Ma.; *sic*, Bossi *et al.*, 1987).

Lamentablemente, tanto los materiales tipo de las especies estudiadas como la mayoría de los referidos más completos corresponden a colecciones antiguas (cuando sólo se reconocía el "Araucanense" *s.l.*). A esto debe sumársele el hecho de que muchos de los materiales más modernos fueron colectados por autores como Cabrera o Castellanos, quienes no reconocían ninguna diferencia litoestratigráfica o paleofaunística entre lo que ahora conocemos como formaciones Andalhuala y Corral Quemado ("Araucanense" *sensu* Cabrera, 1944). Como consecuencia de estas circunstancias, la procedencia estratigráfica de los taxones sólo puede ser referible al "Araucanense" en sentido amplio, que incluiría las edades Huayqueriense y parte del Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano).

Por otro lado, resulta probable que los registros provengan de ambas unidades, ya que: a) la mayor parte de la paleofauna de mamíferos asociada se extiende en ambas unidades (véase Marshall y Patterson, 1981); y, b) la presencia de registros provenientes de áreas en donde sólo afloran, en principio, sedimentos correspondientes a la Formación Corral Quemado o a la Formación Andalhuala.

Abreviaturas. MLP, División Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata; MACN, Sección Paleontología Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (Buenos Aires); CC-Museo Universitario "Florentino y Carlos Ameghino", Universidad Nacional de Rosario (Rosario, Santa Fe); PVL, Paleontología Vertebrados Lillo, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto "Miguel Lillo" (Tucumán).

Paleontología sistemática

Superorden XENARTHRA Cope, 1889

Orden CINGULATA Illiger, 1811

Superfamilia GLYPTODONTOIDEA Gray, 1869

Familia GLYPTODONTIDAE Gray, 1869

Subfamilia HOPLOPHORINAE Huxley, 1864

Tribu HOPLOPHORINI Huxley, 1864 (=Sclerocalyptini Ameghino, 1895)

Género *Eosclerocalyptus* C. Ameghino, 1919

Eosclerocalyptus proximus

(Moreno y Mercerat, 1891) n. comb.

Figuras 1.A-F

Sinonimia. *Sclerocalyptus planus* Rovereto, 1914. *Eosclerocalyptus lilloi* C. Ameghino, 1919. *Neuryurus proximus* Moreno y Mercerat, 1891. *Urotherium proximum* (Moreno y Mercerat, 1891). *Eosclerocalyptus planus* (Rovereto, 1914). *Hoplophractus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891). *Eosclerophorus paulacoutoi* Castellanos, 1948.

Holotipo. MLP 16 -129. Porción de cráneo que conserva toda la parte frontal y nasal izquierda, y la mitad anterior del nasal derecho y gran parte de los dos maxilares, con los dientes rotos a nivel alveolar. Hemimandíbula izquierda casi completa; falta la parte más anterior de la sínfisis y la parte más alta de la rama ascendente (apófisis coronoides y cóndilo).

Procedencia geográfica y estratigráfica. Bajo de Andalhuala, Departamento de Santa María, Catamarca, Argentina. "Araucanense" (Mioceno tardío-Plioceno temprano).

Diagnosis enmendada. Hoplophorini aproximadamente un 30% más pequeño que *Neosclerocalyptus Paula Couto*, 1957, con la coraza de forma algo más globosa, de perfil intermedio entre el de *Glyptodon* Owen, 1838 (coraza alta y de perfil convexo) y *Neosclerocalyptus* (coraza baja, alargada, de aspecto subcilíndrico y de perfil superior casi recto), compuesta por 39-45 hileras transversales de placas. Placas laterales de la coraza con las figuritas periféricas anteriores más grandes que las posteriores, generalmente en número de tres o cuatro. En juveniles, cada placa con la figura central cóncava, rasgo que se va perdiendo con la edad, hasta llegar a poseer una superficie cercanamente plana, o con una concavidad poco evidente. Cráneo de contorno general similar al de *Hoplophorus figuratus* Ameghino, y más alto que el de *Eosclerocalyptus tapinocephalus* Cabrera, sobre todo en su región parieto-occipital, que presenta, además, una fuerte cresta sagital, de tamaño y forma similares a la observadas en *Neosclerocalyptus pseudornatus* (Ameghino, 1889). Arcos cigomáticos más altos, robustos y rectos que los de *Eosclerocalyptus tapinocephalus*, parecidos a los de *Neosclerocalyptus pseudornatus* y *N. ornatus* (Owen, 1845), con la región me-

dia y posterior del cráneo también de morfología parecida a la de estas dos últimas especies. Foramen magnum de contorno subelíptico, con su eje mayor en sentido transversal. Procesos descendentes de los maxilares de conformación más robusta que los de *E. tapinocephalus*, casi iguales a los de *N. pseudornatus*. Borde alveolar de los maxilares remarcablemente alto, especialmente en su tercio posterior, y con una clara forma de curva sigmoidea en sentido horizontal. Frontales y nasales sin evidencia de neumatización, inclinados hacia abajo, aunque no tanto como en *Plohophorus figuratus* y con la abertura nasal de forma semejante a la de esta última especie, con el borde superior más ancho que el inferior. Proyección del plano del foramen infraorbitario ubicado a nivel del límite M3-M4, a diferencia de *Neosclerocalyptus*, que se encuentra a nivel del M3. Molariformes M1 y M2 de sección elíptica, con su eje mayor dispuesto paralelo al plano sagital y sin vestigios de lobulación; M3 con lobulación incipiente del lado lingual; M4 similar al de *Neosclerocalyptus*, pero con el primer lóbulo notablemente inclinado en sentido lingual; M5-M8 sin diferencias significativas con los de *Neosclerocalyptus*. Mandíbula con la rama ascendente remarcablemente extendida anteroposteriormente, principalmente a nivel alveolar, inclinada hacia delante de manera más marcada que en *Neosclerocalyptus*, y con el borde inferior de la rama horizontal muy convexo; los dos primeros molariformes elípticos, el resto trilobulados, también similares a los de *Neosclerocalyptus*. Escudete cefálico con su mitad proximal mucho más ancha que la distal, y compuesto por muchas menos placas (40-45) que en *Neosclerocalyptus*, aunque ubicadas con una disposición similar y sin vestigios de figuritas periféricas; en su lugar se encuentra una hilera de perforaciones de gran tamaño. Cada una de las placas del escudete puede ser plana, a semejanza de *E. tapinocephalus*, o poseer de una a cuatro elevaciones pequeñas en forma de tubérculos. Coraza caudal compuesta, al igual que en *Neosclerocalyptus*, por cuatro o cinco anillos y un tubo caudal cilíndrico-cónico, algo aplastado dorso-ventralmente, de aspecto muy semejante al de este último género, pero de menor tamaño y con una sola hilera de figuritas periféricas entre dos figuras centrales contiguas.

Amended diagnosis. *Hoplophorini* approximately 30% smaller than *Neosclerocalyptus* Paula Couto, 1957, with the dorsal carapace showing an intermediate profile between this last genus and *Glyptodon* Owen, 1838, composed by 40-45 transversal rows of scutes. Central figures of the scutes of the dorsal carapace with an evident concavity present in young glyptodonts, which disappear in adults; lateral scutes with a bigger development of the distal peripheral figures than the proximal ones. Skull with a general profile similar to that of *Plohophorus* AMEGHINIANA 44 (2), 2007

Ameghino 1889, and higher than Eosclerocalyptus. tapinocephalus, mainly in it parieto-occipital region, that presents a sagittal crest, like in N. pseudornatus (Ameghino, 1889). Zygomatic arches straight, bigger and higher than those present in E. tapinocephalus, resembling that of N. pseudornatus and N. ornatus (Owen, 1845). Foramen magnum similar to that of N. ornatus and N. pseudornatus. Medial and proximal part of the skull with a similar morphology to that observed in both ensenadan species. Superior process of the maxilla remarkably high, specially in it last part, taking a sigmoid curve; zygomatic process of maxilla bigger than those belonging to E. tapinocephalus, almost equal to those observed in N. pseudornatus. Frontal and nasal bones without evidence of pneumatization, clearly curving downwards, but less than Plohophorus figuratus; narial aperture similar to this last taxa, with the superior border wider than the inferior one. Suborbital foramen located between M3-M4. Molariform M1-M2 shows an elliptic shape, having a simple peglike, with it mayor axe parallel to the sagittal plane; M3 showing in it lingual edge a poorly developed lobulation, while M4 is similar to that observed in N. ornatus, but with the anterior lobe noticeably inclined in a lingual direction. M5-M8 very similar to those belonging to the genus Neosclerocalyptus. Ascending rami of the mandible characterized by it noticeably development in a anterior-posterior direction and very inclined forwards. Inferior edge of the rami horizontal very convex; molariforms m1 and m2 elliptic, the rest (m3-m8) trilobated and similar to those of Neosclerocalyptus. Head-shield with it proximal half wider than the distal one, and constituted by much less scutes (40-45) than Neosclerocalyptus, but showing a similar disposition. Dorsal surface of those scutes flat (like in E. tapinocephalus) or with one to four small tubercles. Tail formed, like in Neosclerocalyptus, by four or five caudal rings and a caudal tube with a conic and cylindrical shape, slightly depressed dorso-ventrally and very similar to that of Neosclerocalyptus, but smaller and with only a single row of peripheral figures between two central figures.

Material referido. MLP 39-IV-25-1, parte anterior del cráneo conservando ambos maxilares y los molariformes M3-M8; MLP 29-X-10-24, distintas porciones de coraza y gran parte de un escudete cefálico; MLP 31-XI-12-19, cráneo casi completo, sin ambos arcos cigomáticos, coraza dorsal parcialmente completa y numerosos fragmentos de placas; MLP 16-140, parte de hemimandíbula derecha con los molariformes 4-8; MLP 28-X-8-6, mitad derecha de coraza dorsal; MLP 29-X-32, mitad distal de tubo caudal; MACN 16516, tubo caudal completo; MACN 4853 (holotipo de *Eosclerocalyptus lilloi* C. Ameghino, 1919), coraza dorsal, tubo caudal, cráneo sin mandíbula y algunas vértebras caudales; MACN 2939 (holotipo de *Sclerocalyptus planus*), fragmento de la región escapular derecha de una coraza dorsal; MACN 16531, parte latero-anterior de coraza dorsal de un individuo juvenil; MACN 5013, fragmento latero-anterior de coraza dorsal de un individuo juvenil; CC 703, cráneo, cuerpo mandibular derecho, escudete cefálico, parte de la pelvis y numerosas placas; CC 609, parte del fémur derecho, tibia, peroné, huesos del pie y fragmentos de placas; CC 676 (holotipo de *Eosclerophorus paulacoutoi* Castellanos, 1948), gran par-

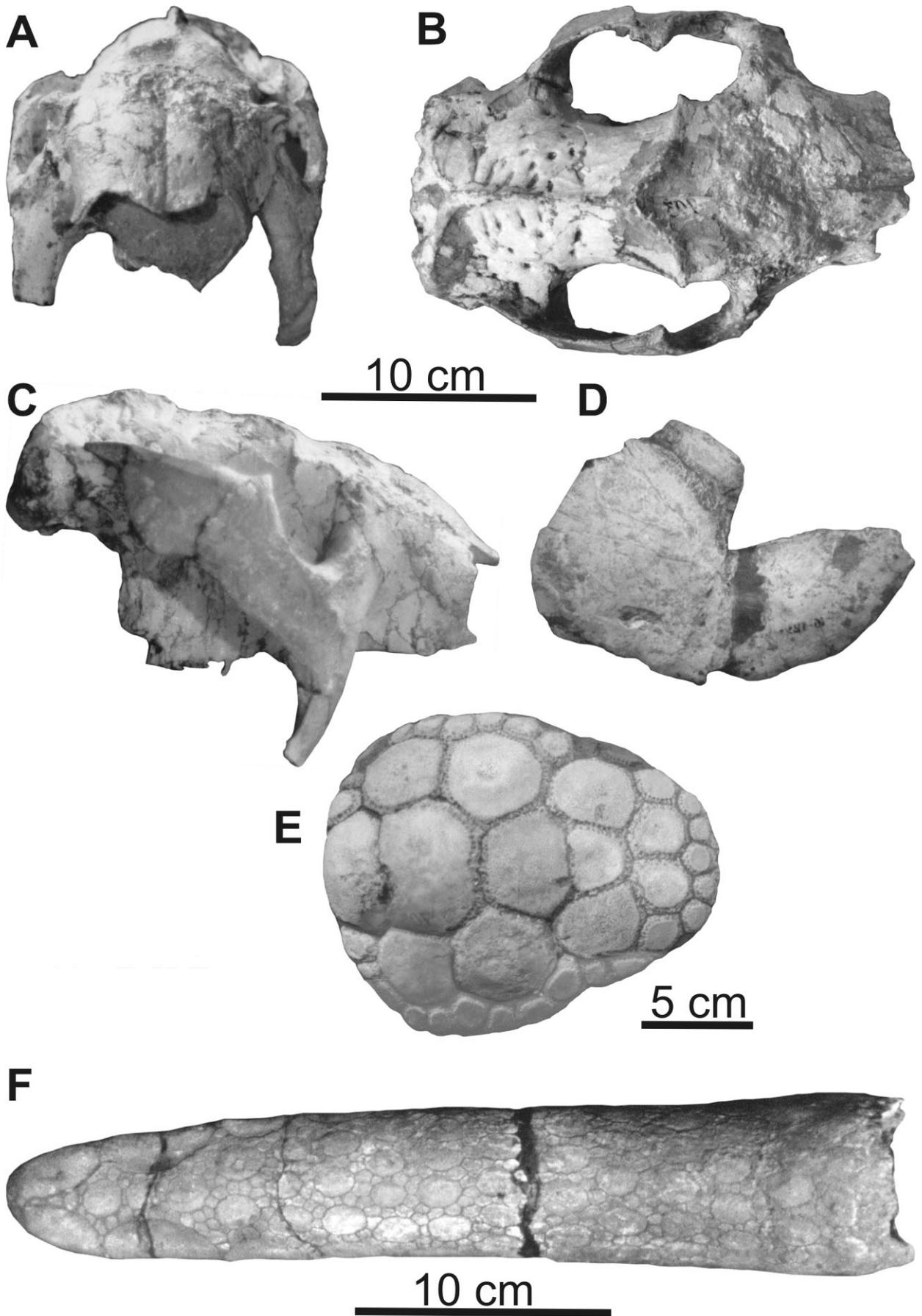
te de una coraza dorsal, placas del escudete cefálico, parte distal del tubo caudal, fragmentos de la cintura escapular, ambos fémures y húmeros incompletos, falanges, vértebras, dos calcáneos incompletos y otros restos inidentificables; CC 677, coraza y parte de la pelvis fusionada, hemimandíbula izquierda, atlas y fragmentos de anillos caudales; CC 480, parte anterior de cráneo de un individuo juvenil con los molariformes M1-M6 y fragmentos de placas; CC 640, gran parte lateral de coraza y numerosas placas sueltas; PVL 375, coraza dorsal, cráneo y tubo caudal completos; PVL 3252, rama mandibular izquierda con parte de la rama ascendente rota.

Descripción

Cráneo (figuras 1.A-C). Similar al de *Plohophorus figuratus* y se diferencia claramente del de *E. tapinocephalus* porque su región parieto-occipital es mucho más elevada (figura 1.C). En vista lateral, los arcos cigomáticos son altos, cortos y rectos, a diferencia de los de *E. tapinocephalus*, que descienden hacia la escotadura orbitaria y son menos robustos; además, están ligeramente expandidos (figura 1.B). La región parieto-occipital está muy elevada con respecto al resto de cráneo (tabla 1) y presenta una morfología semejante a la de *N. pseudornatus* y *N. ornatus* (figura 1.B). La escotadura orbitaria tiene la misma conformación que en *N. pseudornatus*, aunque su borde inferior presenta un remarcable reborde óseo. El tubérculo lacrimal está bien desarrollado, al igual que los procesos descendentes de los maxilares (figura 1.C), que no presentan características de relevancia y son muy similares a los del género *Neosclerocalyptus*. Nasales (figura 1.A) sin expansión lateral ni neumatización, a diferencia de lo que sucede en las especies de *Neosclerocalyptus*. En un ejemplar (CC 703), es posible observar cierta expansión lateral de la parte más distal de los nasales. Otro aspecto interesante es la forma del borde alveolar de los maxilares que, como ya lo notaron C. Ameghino (1919) y Cabrera (1944), presentan una clara curva sigmoidea que desciende notablemente hacia atrás, fenómeno que determina la gran altura, sobre todo en la parte más posterior (figura 1.C). En vista frontal, las aberturas nasales presentan un aspecto cordiforme (figura 1.A). Toda la zona naso-frontal se inclina hacia abajo, pero en menor grado que en *Plohophorus*. Las cavidades orbitarias, especialmente en su mitad inferior, se encuentran algo inclinadas hacia afuera. En vista dorsal, y a nivel de la mitad posterior del cráneo, existe una fuerte cresta sagital, que nace en la unión de las crestas nucales del supraoccipital, y que a nivel medio de los frontales se bifurca para terminar en la apófisis postorbitaria, tal como sucede en *Neosclerocalyptus*. Toda esta región parietal se encuentra fuertemente marcada por perforaciones y surcos seguramente vasculares (figura 1.B). La evidencia sugiere la existencia de una varilla ósea (formada por el proceso postorbital del frontal y el proceso postorbital del yu-

gal) que cerraba por detrás la órbita, mientras que el estrechamiento postorbitario está más acentuado que en *E. tapinocephalus* (tabla 1). En vista posterior, se observa que el foramen magnum es de sección elíptica, con su eje mayor dispuesto en sentido transversal, tal como sucede en las especies ensenadenses de *Neosclerocalyptus*. En vista oclusal, se advierte que los forámenes preorbitarios son de pequeño diámetro, similares en aspecto a los presentes en *N. pseudornatus*; tienen, asimismo, una ubicación más interna y ventral que en *E. tapinocephalus*. A diferencia de lo que sucede en esta última especie, no es posible visualizar ninguna cresta en la cara posterior de la apófisis cigomática. El paladar presenta, en algunos ejemplares, una importante cantidad de forámenes, que se ubican a ambos lados de las series dentarias. El M1 es de clara conformación elíptica, a diferencia de *E. tapinocephalus*, en el que este diente es de contorno ligeramente más circular. El M2 es más elongado y tiene un aspecto similar al M1 de algunos ejemplares de *N. ornatus* y *N. pseudornatus*, y al M3 de *Propalaeohoplophorus* Ameghino, 1887. El M3, muy parecido al M5 de *Propalaeohoplophorus*, se caracteriza porque su borde labial no presenta surcos, en tanto que del lado lingual hay dos poco profundos que dividen al molariforme en tres lóbulos. El M4 es similar, pero la trilobulación es aun más marcada y, al igual que en el caso anterior, el primer lóbulo está marcadamente inclinado hacia dentro; ambos dientes son similares al M2 de las especies ensenadenses de *Neosclerocalyptus* (*N. pseudornatus* y *N. ornatus*). Del M5 al M8, los molariformes poseen una morfología similar. A este nivel, casi no se observan diferencias importantes con los molariformes homólogos de *Neosclerocalyptus* y *E. tapinocephalus*, aunque en *E. proximus* el lado lingual del primer lóbulo tiene un desarrollo más marcado que el labial.

Mandíbula (figura 1.D). Se caracteriza por su gran robustez y ser similar a la de *Propalaeohoplophorus*. Las ramas ascendentes están muy extendidas anteroposteriormente, especialmente a nivel del proceso angular (tabla 1), y se encuentran bien inclinadas hacia delante, de una manera aún más marcada que en *Neosclerocalyptus*. Su cara interna se caracteriza por poseer una evidente concavidad en su porción más basal, que en la cara externa se manifiesta como una fuerte convexidad. El cuerpo mandibular es también proporcionalmente más robusto, grueso y alto que en *Neosclerocalyptus*. Mientras que en este último género el borde inferior es, en su parte media, relativamente recto, en *E. proximus* se observa una marcada convexidad (que otorga al cuerpo mandibular una gran altura). En lo que respecta a la dentición, el m1 es de sección casi circular, en tanto que el m2 es mucho más elongado y similar al m1 de *Neosclerocalyptus* (en tanto es levemente bilobulado),



con el primer lóbulo inclinado lingual y el segundo labialmente. El m3 es trilobulado; los surcos que separan los lóbulos están mucho más marcadas del lado labial y presenta claro parecido con el m2 de algunos ejemplares de *N. ornatus* y *N. pseudornatus*. Del m4 hasta el m8 se mantiene la misma conformación, pero la trilobulación es cada vez más evidente, y en todos los casos el lado labial del último lóbulo está levemente más desarrollado que el lingual, a diferencia de *Neosclerocalyptus*, en donde ambos lados tienen un desarrollo equivalente.

Escudete cefálico (figura 1.E). Presenta un contorno subtriangular, ya que es más angosto distal que proximalmente. Todo el escudete se encuentra rodeado por una hilera de placas pequeñas. Está compuesto por alrededor de 40 placas que se ubican casi simétricamente al eje mayor y disminuyen de tamaño desde el centro hacia la periferia. Las de mayor tamaño se encuentran ubicadas en la mitad posterior, y son también las que puede llevar el mayor número de tubérculos (hasta cuatro). Cada placa presenta de cinco a siete lados, y las más periféricas tienden a ser más circulares; la superficie dorsal es rugosa, convexa y puede llevar una pequeña elevación en su parte central en forma de tubérculo, rasgo que lo diferencia de *E. tapinocephalus*, cuyas placas son lisas. En algunos casos el número de tubérculos puede aumentar a cuatro (un par anterior y otro posterior como máximo), sobre todo en las de mayor tamaño. En el borde de cada placa existe una hilera muy marcada de pequeños orificios (pilíferos?), de tal modo que entre placa y placa existen dos hileras de orificios. A diferencia de lo que se puede observar en ciertos ejemplares del género *Neosclerocalyptus*, no existe ningún vestigio de figuritas periféricas.

Coraza dorsal. Mide, en promedio, 900 mm de largo (tabla 1) y está compuesta por, aproximadamente por 40-45 hileras transversales de placas. La parte media posterior es algo más elevada que la anterior. Como ya hemos mencionado, tiene una forma algo globosa (más que en *Neosclerocalyptus*). La figura central de las placas puede variar de plana a ligeramente cóncava o levemente convexa; estas variaciones pueden presentarse en distintas regiones de una misma coraza, contradiciendo las observaciones de Cabrera (1944), quien sostenía que la presencia de figuras centrales cóncavas era un rasgo diagnóstico de *Eosclerocalyptus planus*, en tanto que su ausencia era característica de *E. proximus*. La escotadura caudal está bordeada por unas 24 placas, más grandes

hacia el centro, relativamente isodiamétricas, cuadrangulares o pentagonales. En el borde posterior de cada placa, tal como se observa en *Neosclerocalyptus*, no existen figuritas periféricas, en tanto que las laterales suelen estar poco desarrolladas. Hacia el borde proximal existe una hilera bien desarrollada de figuritas y, en algunos casos (tal como acontece en *N. pseudornatus* y *N. ornatus*), puede existir una segunda hilera, de modo tal que entre dos figuras centrales contiguas pueden intercalarse hasta tres hileras de figuritas. Las placas más laterales que bordean la escotadura caudal son más rectangulares, con su eje mayor dispuesto en sentido longitudinal. En este sentido, cabe consignar que esto fue erróneamente considerado por Cabrera (1944: 23) como un carácter diagnóstico de *E. proximus*, suponiendo que esta morfología se extendía a lo largo de toda la escotadura. Por delante de la escotadura caudal, las placas son de mayor tamaño, de forma mayormente pentagonal o hexagonal y con la figura central con su eje mayor ubicado en sentido transversal. El número de figuritas que rodea a la figura central puede variar entre 10 y 13. En la región centro-dorsal de la coraza, las placas son más pequeñas, con las figuras centrales circulares y rodeadas por 9 a 11 figuritas. En los laterales de la coraza, las placas disminuyen aún más de tamaño, son cuadrangulares, pentagonales o, más raramente, hexagonales. Las figuritas periféricas correspondientes al borde proximal tienen un grado de desarrollo mayor que las laterales y distales, y su número es de tres a cuatro. Este rasgo primitivo se observa a lo largo de las partes laterales de la coraza y se conserva de manera muy vestigial en algunos sectores homólogos de la coraza de *N. pseudornatus*, en tanto que en las especies más recientes se pierde por completo. La región anterior de la coraza tiene, en su parte dorsal, placas con una gran figura central en detrimento de las periféricas. Hacia los laterales, las placas se vuelven más pequeñas y son pentagonales o hexagonales.

Anillos caudales. Si bien no se conservan completos, el número de anillos podría haber sido de cuatro. Cada anillo está constituido, al igual que en *Neosclerocalyptus* y *Plohophorus*, por dos hileras de placas. La hilera distal está compuesta por placas en su mayoría pentagonales y con una gran figura central, que es claramente circular en los anillos de menor diámetro, y de forma elíptica (con su eje mayor ubicado en sentido transversal) en los de mayor diámetro, y con la superficie dorsal algo convexa. Cada una de estas figuras centrales se encuentra rodeada,

Figura 1. *Eosclerocalyptus proximus* comb. n. A-C, CC 703. A, cráneo en vista frontal / skull in frontal view; B, en vista dorsal / in dorsal view; C, en vista lateral / in lateral view; D, (MLP 16-129) hemimandíbula derecha en vista latero-externa / right hemimandible in lateral-external view; E, CC 703 escudete cefálico en vista dorsal / head-shield in dorsal view; F, (PVL 375) tubo caudal en vista dorsal / caudal tube in dorsal view.

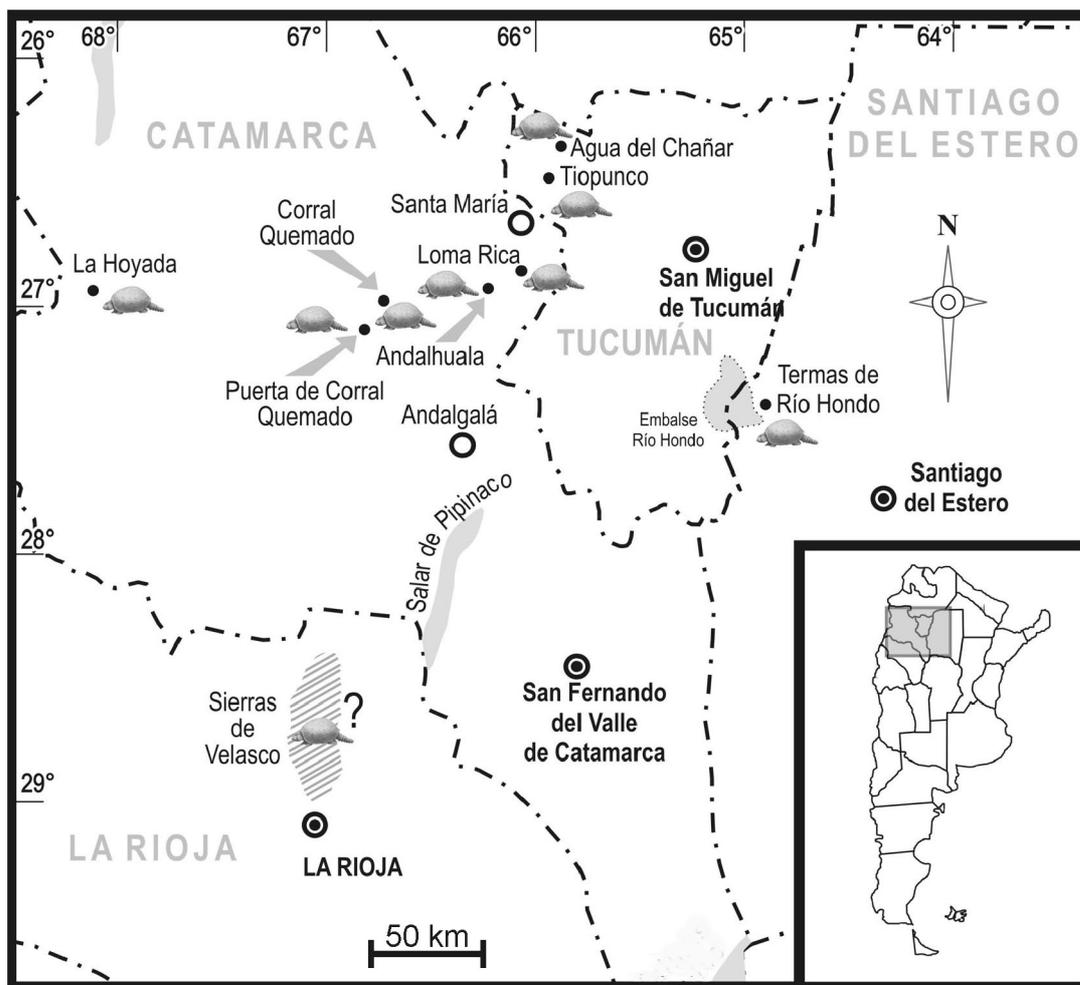


Figura 2. Distribución geográfica de *Eosclerocalyptus proximus* n. comb. / geographic distribution of *Eosclerocalyptus proximus* n. comb.

hacia los márgenes, por tres o cuatro figuritas que, en algunos casos, están bien desarrolladas, en tanto que en el borde posterior no es posible observar ninguna de ellas; hacia el borde anterior de cada figura, existen tres o cuatro figuritas periféricas de gran tamaño. En general, la morfología de estas placas muestra semejanza con aquéllas de la coraza dorsal de los Glyptodontidae Glyptatelinae.

La hilera proximal está compuesta por placas en su mayoría rectangulares, que tiene una figura central más alargada, con su superficie dorsal plana. En el borde distal de cada figura casi no existen indicios de figuritas periféricas, que sí están presentes en los lados y en el borde proximal; en muchas de la placas hay una hilera accesoria de figuritas periféricas de pequeño tamaño. Proximalmente, se encuentra la región de articulación con el anillo siguiente, que está formada por una parte anterior en forma de tecla, cuya zona media tiene un surco con numerosas perforaciones (vasculares?) de gran diámetro; en su último tercio proximal, cada placa se adelgaza y se incli-

na hacia afuera, de tal modo que forma una estructura que impide los desplazamientos de los anillos caudales hacia atrás. Esta estructura es más evidente en los anillos más pequeños y está mucho más desarrollada que en *Neosclerocalyptus*, en donde es poco visible.

Tubo caudal (figura 1.F). Es semejante al de *Neosclerocalyptus*, aunque de menor tamaño, ya que su longitud varía entre los 350 y 400 mm (tabla 1). Exhibe una forma cilindro-cónica, algo deprimida y su diámetro va disminuyendo en sentido distal, hasta terminar en una punta más o menos acuminada. En su extremo proximal, el tubo es de sección casi circular, pero distalmente el diámetro transversal aumenta y disminuye el dorsoventral, por lo que el tubo se hace deprimido. En la cara dorsal, las figuras centrales de las placas están rodeadas por una fila de figuritas periféricas bien desarrolladas pentagonales o hexagonales, son elípticas proximalmente y circulares en el extremo distal (figura 1.F). Tanto la figura central como las periféricas tienen una superficie

Tabla 1. Medidas comparativas (expresadas en mm) entre *Eosclerocalyptus proximus* n. comb. y *Eosclerocalyptus tapinocephalus* / comparative measurements (in mm) between *Eosclerocalyptus proximus* n. comb. and *Eosclerocalyptus tapinocephalus*.

Cráneo (CC 703)	<i>Eosclerocalyptus proximus</i> n. comb.	<i>Eosclerocalyptus tapinocephalus</i> (MLP 37-III-III)
Longitud total	220	211
Diámetro bicigomático	141	140
Ancho interorbitario	71	78
Ancho estrechamiento-postorbitario	55	58
Ancho occipital	98	-----
Altura máxima (M8-cresta sagital)	119	90
Altura de la abertura nasal	37	34
Ancho de la abertura nasal	72	56
Longitud del paladar	150	142.5
Longitud de las series dentarias	120	121
Mandíbula (CC 703)		
Longitud total	205	-----
Longitud de las series dentarias	126	-----
Diámetro antero-posterior de la rama ascendente	104	-----
Coraza dorsal (MACN 4853)		
Longitud	900	-----
Tubo caudal (MACN 4853)		
Longitud	400	-----

dorsal lisa y plana. Ventralmente, las figuras centrales tienden a ser de mayor tamaño, especialmente las tres más posteriores, y el número y desarrollo de las figuritas periféricas disminuyen notablemente. A diferencia de *Neosclerocalyptus*, siempre se observa una sola hilera de figuritas entre dos figuras centrales contiguas. Lateralmente, se observa en la mayoría de los ejemplares la presencia de seis grandes figuras elípticas, con su eje mayor orientado en sentido disto-proximal, y que aumentan de tamaño hacia el extremo posterior, tal como sucede en *Neosclerocalyptus*. Ellas ocupan aproximadamente los dos tercios posteriores del tubo caudal. Estas figuras están separadas entre sí por una hilera de figuritas, aunque en algún ejemplar es posible observar que, entre la última y la penúltima, no existen. En los demás aspectos, no

existen mayores diferencias con los tubos caudales de *Neosclerocalyptus*.

Resultados

Aspectos paleoclimáticos-ambientales y paleozoogeográficos

Tradicionalmente se ha aceptado que el Huayqueriense (Mioceno tardío) se caracterizó básicamente por la acentuación de las tendencias paleoclimático-ambientales y faunísticas aparecidas a los comienzos del subciclo Protoaraucariano (Friasense y Chasiquense) (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Pascual *et al.*, 1996). Esto último, está representado por: a) el desplazamiento hacia el noreste de condiciones ambientales predominantemente templadas a templado-cálidas; b) el inicio de un nuevo ciclo sedimentario extra-patagónico (Pascual y Odreman Rivas, 1973; Pascual y Bondesio, 1982); c) un recambio faunístico adaptado a ambientes abiertos de llanura, concomitante con un marcado deterioro climático; y d) la ausencia de elementos pansantacrucianos, todavía presentes en el Chasiquense: Peltephilinae, Homalodotheriidae e Interatheriidae (véase Scillato-Yané, 1977; Bondesio *et al.*, 1980; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990). Este deterioro ambiental, conducente al establecimiento de condiciones más áridas y frías que las precedentes, habría propiciado el desarrollo de áreas abiertas y la retracción de aquellas arboladas, para dar paso a lo que Pascual y Bondesio (1982: 29) llamaron justificadamente "Edad de las planicies australes", que se habría extendido desde los 11 Ma. hasta los 3 Ma., abarcando las edades Chasiquense, Huayqueriense, Montehermosense y Chapadmalalense (Pascual *et al.*, 1996). Esta hipótesis encuentra su apoyo en numerosas evidencias, tanto sedimentológicas (Pascual y Odreman Rivas, 1971; Pascual *et al.*, 1996) como paleofaunísticas, ya que, en líneas generales, existe en el registro fósil un importante recambio de taxones de requerimientos ecológicos propios de ambientes arbolados a otros claramente adaptados a ambientes abiertos (véase Pascual y Bond, 1986; Scillato-Yané, 1986; Vucetich, 1986; Bond, 1986; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990).

Dentro de este escenario, ciertas evidencias demuestran que en el Mioceno tardío-Plioceno temprano pudo haber comenzado el proceso de diferenciación de las actuales áreas biogeográficas (Pascual y Odreman Rivas, 1973; Pascual y Bondesio, 1982). Uno de los ejemplos más paradigmáticos está representado por la Formación Ituzaingó (Mioceno tardío-Plioceno; véase Herbst, 2000), en la Mesopotamia argentina, cuya paleofauna indica claramente una caracterización paleoclimática y paleozoogeográfica si-

milar a la que presenta en la actualidad (véase Argarañaraz y Piña, 2000; Piña y Argarañaraz, 2000). Coincidentemente, la frecuencia de registros de gliptodontes en general (y de los Hoplophorini en particular) resulta allí notablemente escasa (véase Cione *et al.*, 2000), situación que también se prolonga durante el Pleistoceno (Noriega *et al.*, 2001). Esta diferenciación también se hace extensiva al resto los Glyptodontidae, ya que en el "Mesopotamiense" se observa un claro predominio de los Hoplophorinae Palaehoplophorini y Doedicurinae, con formas de gran tamaño (Cione *et al.*, 2000). En el "Araucanense" los Glyptodontidae están también altamente diversificados, pero con una marcada preeminencia de los Glyptodontidae Hoplophorini (véase Cabrera, 1944).

En este contexto, algunos autores han postulado que durante el Mioceno tardío-Plioceno, el noroeste argentino podría haber poseído un clima algo más benigno que el actual, con condiciones climáticas semejantes a las presentes hoy en el Dominio Chaqueño (véase Cabrera y Willink, 1973), esto es, áreas abiertas y parcialmente arboladas, caracterizadas por una marcada estacionalidad (véase Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Menéndez, 1962; Volkheimer, 1971; Pascual y Odreman Rivas, 1971; Scillato-Yané, 1975, 1977; Latorre *et al.*, 1997). La presencia de ciertos anfibios (Báez, 1986), quelonios (*Phrynos* Wagler, 1830; Gasparini *et al.*, 1986) y roedores equímidos (Vucetich y Verzi, 1995), así como cambios en la composición isotópica de los calcretos (Bossi y Gavriloff, 1998) se constituyen en sólidas evidencias que sustentan la mencionada hipótesis.

Desde una perspectiva paleobiogeográfica, la región en estudio parece haber tenido también ciertas peculiaridades, especialmente relacionados con: a) la presencia de algunos taxones endémicos, particularmente entre los Xenarthra Cingulata; ejemplos de ello son *Eosclerocalyptus proximus*, *Paleuphractus* Kraglievich, 1934, *Neophractus* (Esteban y Nasif, 1996) y *Parauphractus prominens* (Scillato-Yané, 1975); b) la extraordinaria diversidad de taxones y formas ecológicas distintas; c) el extenso biocrón que muchas de las especies allí registradas podrían eventualmente haber alcanzado, que abarca ambas unidades geológicas, esto es, las formaciones Andalhuala y Corral Quemado (véase Riggs y Patterson, 1939; Marshall y Patterson, 1981), cuya sedimentación se extendió desde los 7 a 3 Ma. aproximadamente (Bossi y Gavriloff, 1998; Buttler *et al.*, 1984). Este lapso abarca, en la región Pampeana, los Pisos Huayqueriense (8,7-6,8 Ma.), Montehermosense (6,8-3,9 Ma.) y Chapadmalalense (3,9-3 Ma.) (véase Cione y Tonni, 2001).

Por otro lado, es importante resaltar que la sedimentación de ambas unidades coincide temporalmente con una etapa muy dinámica en lo referido a la tectónica de la región (Strecker *et al.*, 1989; Pascual AMEGHINIANA 44 (2), 2007

et al., 1996). Esta situación podría haber jugado un importante papel en el parcial aislamiento de la fauna y en el establecimiento de condiciones ambientales muy particulares, favoreciendo la presencia de taxones endémicos, tal como se observa en *E. proximus*, habida cuenta que, hasta el momento, todos los registros de esta especie están limitados a esta región. Además, es interesante remarcar que la otra especie de Hoplophorini contemporánea, propia de la región Pampeana, *E. tapinocephalus*, presenta cierta divergencia morfológica, lo que podría implicar períodos de aislamiento entre ambos taxones. De confirmarse el registro de *Eosclerocalyptus proximus* en la Formación Salicas (Montehermosense) de las Sierras de Velasco, provincia de la Rioja (Tauber, 2003), se constituiría en la aparición más austral de la especie, ampliando así notablemente su área de distribución.

Por último, la posible ausencia de taxones propios del Montehermosense en ambas unidades litoestratigráficas (Cione y Tonni, 1995; Esteban, 1998), ha llevado a sugerir a ciertos autores la posibilidad de que allí se haya desarrollado una fauna relictual huayqueriense (véase Bossi y Gavriloff, 1998; Gavriloff, 2000). Al respecto, resulta importante señalar que el conocimiento que se tiene acerca de la procedencia estratigráfica exacta de un importante número de taxones de esa región es sumamente escaso, por lo que la hipótesis expuesta precedentemente necesita de mayor evidencia empírica.

Conclusiones

Sistemáticas y cronológicas

Este estudio anatómico comparado ha puesto de relieve que, de las tres especies de gliptodontes Hoplophorini mencionadas originalmente para el "Araucanense" del noroeste argentino, sólo se reconoce la existencia de una: *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891), quedando los taxones *Hoplophractus proximus* y *Eosclerophorus paulacoutoi* como sinónimos posteriores (*junior*). Desde una perspectiva ontogenética es importante, en los individuos juveniles, la presencia de una notable concavidad a nivel de la figura central de cada placa, que luego se pierde en los individuos adultos o subadultos. Este rasgo también ha sido observado en los ejemplares juveniles del género pampeano *Neosclerocalyptus* (Zurita *et al.*, 2005). Si bien no existen pruebas que permitan extrapolar esta característica a todos los Glyptodontidae, este fenómeno es también evidente en otros taxones, particularmente en el género *Glyptodon* Owen (véase Lydekker, 1894).

La evidencia disponible hasta el momento indica que la distribución estratigráfica de esta especie pa-

rece abarcar las dos unidades geológicas en cuestión, esto es, las formaciones Andalhuala y Corral Quemado (cuya sedimentación se produjo entre los 7 - 3 Ma. aprox.). Sin embargo, la falta de buenos registros respecto de la procedencia estratigráfica exacta de la mayoría de los restos asignados a esta especie impide, por el momento, llevar a cabo especulaciones acerca de su exacta distribución temporal.

Paleobiogeográficas y paleoambientales

Hasta la actualidad, *Eosclerocalyptus proximus* parece haber sido un gliptodonte con una distribución geográfica limitada al noroeste argentino, desde aproximadamente los 26° 5' S hasta los 29° S, y desde los 68° O hasta los 65° O. En conjunto, ha sido registrado, con seguridad, en las provincias de Santiago del Estero, Tucumán, Catamarca y, posiblemente, La Rioja (figura 2).

La evidencia paleofaunística y sedimentológica indica que las condiciones paleoambientales del noroeste de la Argentina podrían haber sido durante este lapso (7-3 Ma.), más benignas que las actualmente registradas en la misma área. Estas particulares condiciones paleoambientales ayudarían a explicar los notables casos de endemismos (particularmente evidente entre los Xenarthra Cingulata) y la gran diversidad de formas ecológicas observadas.

Agradecimientos

Deseo expresar mi sincero agradecimiento a G.J. Scillato-Yané, a A.A. Carlini y a G. Esteban por las sugerencias efectuadas, que permitieron mejorar la calidad de este trabajo. Se hace extensivo a D. Perea (Uruguay).

Bibliografía

- Ameghino, C. 1919. Sobre mamíferos fósiles del Piso Araucanense de Catamarca y Tucumán. 1° Reunión Nacional de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales, Actas: 151-152 + Láminas III y VII.
- Ameghino, F. 1887. Apuntes preliminares sobre algunos mamíferos extinguidos del yacimiento de "Monte Hermoso" existentes en el Museo de La Plata. *Boletín del Museo de La Plata* 1: 1-20.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Academia Nacional de Ciencias* (Córdoba), Actas 6: 1-1027.
- Ameghino, F. 1891. Sobre algunos restos de mamíferos fósiles, recogidos por el Señor Manuel B. Zavaleta en la formación miocena de Tucumán y Catamarca. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 88-101.
- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du Cretacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l' Ancien Continent. *Anales Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 1-568.
- Argañaraz, B. y Piña, C.I. 2000. Quelonios de la Formación Ituzaingó (Mioceno superior-Plioceno), en Villa Urquiza,

- Entre Ríos, Argentina. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (eds.), *El Neógeno Argentino. Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica. Serie Correlación Geológica* 14: 239-244.
- Báez, A.M. 1986. El registro terciario de los anuros en territorio argentino: una reevaluación. 4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), Actas 2: 107-118.
- Bond, M. 1986. Los ungulados fósiles de Argentina: evolución y paleoambientes. 4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), Actas 2: 173- 185.
- Bondesio, P., Laza, J.H., Scillato-Yané, G.J., Tonni, E.P. y Vucetich, M.G. 1980. Estado actual del conocimiento de los vertebrados de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno temprano) de la provincia de Buenos Aires. 2° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1° Congreso Latinoamericano de Paleontología (Buenos Aires), Actas 3: 101-127.
- Bossi, G.E. y Palma, R.M. 1982. Reconsideración de la estratigrafía del Valle de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina. 5° Congreso Latinoamericano de Geología (Buenos Aires), Actas 1: 155-172.
- Bossi, G.E. y Gavriloff, I.J.C. 1998. Terciario: Estratigrafía, Bioestratigrafía y Paleogeografía. En: M. Gianfrancesco, M.E. Puchulu, J. Durango de Cabrera y G.F. Aceñolaza (eds.), *Geología de Tucumán*. Publicación Especial Colegio de Graduados de Ciencias Geológicas de Tucumán, pp. 87-108.
- Bossi, G.E., Muruaga, C.M., Sanagua, J.G., Hernando, A. y Ahumada, A.L. 1987. Geología y Estratigrafía de la cuenca Neógena Santa María-Hualfín (Deptos. Santa María y Belén, provincia de Catamarca). 12° Congreso Geológico Argentino y 2° Congreso de Explotación de Hidrocarburos (Tucumán), Actas 2: 156-165.
- Buttler, R.F., Marshall, L.G., Drake, R.E. y Garniss, H.C. 1984. Magnetic polarity stratigraphy and ⁴⁰K- ⁴⁰AR dating of Late Miocene and Early Pliocene continental deposits, Catamarca Province, NW Argentina. *Journal of Geology* 92: 623-636.
- Cabrera, A. 1939. Sobre vertebrados fósiles del Plioceno de Adolfo Alsina. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie)* 3: 3-35.
- Cabrera, A. 1944. Los Gliptodontoideos del Araucaniano de Catamarca. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie)* 3: 5-76.
- Cabrera, A.L. y Willink, A. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos: 1-122. Washington.
- Castellanos, A. 1940. A propósito de los géneros *Plohophorus*, *Nopachthus* y *Panochthus*. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología* (Facultad de Ciencias Matemáticas, Físico-químicas y Naturales. Universidad Nacional del Litoral) 6: 1-208.
- Castellanos, A. 1946a. Una nueva especie de Clamiterio: *Vasallia maxima* n sp. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología* (Facultad de Ciencias Matemáticas, Físico-químicas y Naturales. Universidad Nacional del Litoral) 26: 1-46.
- Castellanos, A. 1946b. Un nuevo gliptodontoideo del Araucanense del Valle de Yocavil (Santa María) de la provincia de Tucumán. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología* (Facultad de Ciencias Matemáticas, Físico-químicas y Naturales. Universidad Nacional del Litoral) 27: 1-20.
- Castellanos, A. 1947. Nuevos restos de coraza de los géneros "*Proeuphractus*" y "*Macroeuphractus*" Ameghino descubiertos en el "Araucanense" del Valle de Yocavil (provincias de Catamarca y Tucumán). *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología* (Facultad de Ciencias Matemáticas, Físico-químicas y Naturales. Universidad Nacional del Litoral) 32: 1-44.
- Castellanos, A. 1948. Um novo Esclerocaliptino. Departamento Nacional da Produção Mineral. Divisão de Geología e Mineralogía. *Notas Preliminares e Estudos* 47: 1-13.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1995. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico de la región Pampeana. En: M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni (eds.), *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*. Monografías Consejo Superior de Ciencias Naturales, Madrid, 12: 47-74.

- 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., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A.A., Casciotta, J.R., Cozzuol, M.A., de La Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F. J., Noriega, J.I., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D. y Vucetich, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina. En: F.G. Aceñolaza. *Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica. Serie Correlación Geológica* 14: 191-237.
- Doering, A. 1882. Informe oficial de la Comisión Científica agregada al Estado Mayor General de la Expedición al Río Negro, Entrega 3 (Geología) Buenos Aires, pp. 299-530.
- Esteban, G. 1998. Paleontología de vertebrados y Edades mamíferos. En: M. Gianfrancesco, M.E. Puchulu, J. Durango de Cabrera y G.F. Aceñolaza (eds.), *Geología de Tucumán. Publicación Especial Colegio de Graduados de Ciencias Geológicas de Tucumán*, pp. 105-109.
- Esteban, G.I. y Nasif, N. 1996. Nuevos Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno tardío del Valle del Cajón, Catamarca, Argentina. *Ameghiniana* 33: 327-333.
- Frenquelli, J. 1937. Investigaciones geológicas en la zona salteña del Valle de Santa María. *Obra del cincuentenario del Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata*, 2: 215-572.
- Galvan, A.F. y Ruiz Huidobro, O. 1965. Geología del Valle de Santa María. Estratigrafía de las Formaciones mesozoico-terciarias. *Acta Geológica Lilloana* 7: 217-230.
- Gasparini, Z., de La Fuente, M. y Donadío, O. 1986. Los reptiles cenozoicos de la Argentina: implicancias paleoambientales y evolución biogeográfica. 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), *Actas* 2: 119-130.
- Gavriloff, I.J.C. 2000. Las edades mamíferos como unidades cronestratigráficas: la problemática del valle de Santa María, noroeste argentino. Reunión Anual de Comunicaciones Asociación Paleontológica Argentina (San Miguel de Tucumán). *Ameghiniana Suplemento Resúmenes* 37: 9-10R.
- Herbst, R. 2000. La Formación Ituzaingó (Plioceno). Estratigrafía y distribución. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (eds.), *El Neógeno Argentino. Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica. Serie Correlación Geológica* 14: 181-190.
- Hoffstetter, R. 1958. Xenarthra. En: J. Piveteau (ed.), *Traité de Paléontologie* 6: 535-636.
- Kraglievich, L. 1932. Nuevos apuntes para la geología y paleontología uruguayas. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo* 2: 323-353.
- Kraglievich, L. 1934. La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron. Imprenta "El Siglo Ilustrado", Montevideo, pp. 17-136.
- Kraglievich, L. 1952. El perfil geológico de Chapadmalal y Miramar, Provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo de Ciencias Naturales y Tradicionales de Mar del Plata* 1: 8-37.
- Latorre, C., Quade, J. y McIntosh, W.C. 1997. The expansion of the C₄ gases and global changes in the Late Miocene: Stable Isotope evidence from the Americas. *Earth and Planet Sciences Letters* 146: 83-96.
- Lydekker, R. 1894. The extinct edentates of Argentina. *Anales del Museo de La Plata* 3: 1-118.
- Marshall, G.L. y Patterson, B. 1981. Geology and geochronology of the mammal-bearing Tertiary of the Valle de Santa María and Río Corral Quemado, Catamarca Province, Argentina. *Fieldiana, Geology* 9: 1-80.
- Marshall, L., Hoffstetter, R. y Pascual, R. 1983. Mammals and stratigraphy: Geochronology of the Continental Mammal-bearing, Tertiary of South America. *Palaeovertebrata Mémoire Extraordinaire*, 1-93 pp.
- Menéndez, C.A. 1962. Leño petrificado de una leguminosa del Terciario de Tiopunco, provincia de Tucumán. *Ameghiniana* 2: 121-126.
- Moreno, F.P. 1882. Patagonia, resto de un antiguo continente hoy sumergido. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 14: 97-131.
- Moreno, F.P. y Mercerat, A. 1891. Exploración arqueológica de la provincia de Catamarca: Paleontología. *Revista del Museo de La Plata* 1: 222-236.
- Noriega, J.I., Carlini, A.A. y Tonni, E.P. 2001. Vertebrados del Pleistoceno tardío de la cuenca del arroyo Ensenada (Departamento Diamante, provincia de Entre Ríos, Argentina). Bioestratigrafía y paleobioeografía. Reunión Anual de Comunicaciones Asociación Paleontológica Argentina (Diamante), *Ameghiniana Suplemento Resúmenes* 38: 38R.
- Owen, R. 1838. Note on the *Glyptodon*. En: W. Parish (ed.), Buenos Aires and the Provinces of the Rio de La Plata, 178 pp.
- Owen, R. 1845. Descriptive and illustrated catalogue of the fossil organic remains of Mammalia and Aves contained in the Museum of the Royal College of Surgeons of London, England, 391 pp.
- Pascual, R. y Bond, M. 1986. Evolución de los marsupiales cenozoicos de Argentina. 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), *Actas* 2: 143-150.
- Pascual, R. y Bondesio, P. 1982. Un roedor Cardiatheriinae (Hydrochoeridae) de la Edad Huayqueriense (Mioceno tardío) de La Pampa. Sumario de los ambientes terrestres en la Argentina durante el Mioceno. *Ameghiniana* 29: 19-35.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, O.E. 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8: 372-412.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, O.E. 1973. Las unidades estratigráficas del Terciario portadoras de mamíferos. Su distribución y sus relaciones con fenómenos distróficos. 5º Congreso Geológico Argentino (Córdoba), *Anales* 3: 139-156.
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar, E.O. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23-60.
- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E. y Prado, J.L. 1996. Land Mammals: Paradigm for Cenozoic American Geobot Evolution. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30: 265-319.
- Paula Couto, C. de. 1957. Sobre um gliptodonte do Brasil. Divisão de Geologia e Mineralogia. Departamento Nacional da Produção Mineral, Boletim nº 165, 1-30 pp.
- Perea, D. 2003. Nueva especie de *Pseudohoplophorus* (Xenarthra, Glyptodontidae), variabilidad en Hoplophorinae y redefinición de una biozona del Mioceno Superior de Uruguay. 19º Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados (Buenos Aires), *Ameghiniana Suplemento Resúmenes* 40: 23R.
- Perea, D. 2005. *Pseudohoplophorus absolutus* n. sp. (Xenarthra, Glyptodontidae), variabilidad en Sclerocalyptinae y redefinición de una biozona del Mioceno Superior de Uruguay. *Ameghiniana* 42: 175-190.
- Piña, C.I. y Argañaraz, B. 2000. Presencia del género *Caiman* (Crocodylia: Alligatoridae) en la Formación Ituzaingó (Mioceno Superior-Plioceno), Entre Ríos, Argentina. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (eds.), *El Neógeno Argentino. Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica. Serie Correlación Geológica* 14: 255-261.
- Riggs, E. y Patterson, B. 1939. Stratigraphy of late Miocene and Pliocene deposits of the Province of Catamarca (with notes on the faunas). *Physis* 14: 143-162.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, pp. 1-250.
- Scillato-Yané, G.J. 1975. Nuevo género de Dasypodidae (Edentata, Xenarthra) del Plioceno de Catamarca (Argentina). Algunas consideraciones filogenéticas y zoogeográficas sobre los Euphractini. 1º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (San Miguel de Tucumán), *Actas* 2: 449-461.
- Scillato-Yané, G.J. 1977. Nota sobre los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno del territorio argentino. Los restos de

- edad Chasiquense (Plioceno inferior) del sur de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 14: 133-144.
- Scillato-Yané, G.J. 1986. Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). 4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), *Actas* 2: 151-155.
- Scillato-Yané, G.J. y Carlini, A.A. 1998. Nuevos Xenarthra del Friasense (Mioceno Medio) de Argentina. *Studia Geologica Salmantisencia* 34: 43-67.
- Simpson, G.G. 1940. Review of the mammal-bearing Tertiary of South America. *Proceedings American Philosophical Society* 83: 649-709.
- Strecker, M., Cervený, P., Bloom, A. y Malizia, D. 1989. Late Cenozoic tectonic and landscape development in the foreland of the Andes: Northern Sierras Pampeanas (26°-28° South). *Tectonics* 8: 517-534.
- Tapia, A. 1941. Descripción geológica de la provincia de Catamarca. En Aguas minerales de la República Argentina, Comisión Nacional de Climatología y Aguas Minerales 3: 19-75.
- Tauber, A.A. 2003. Mamíferos fósiles y edad de la Formación Salicas (Mioceno tardío) de la Sierra de Velasco, La Rioja, Argentina. 19° Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados (Buenos Aires), *Ameghiniana Suplemento Resúmenes* 40: 30R.
- Tonni, E.P., Alberdi, M.T., Prado, J.L., Bargo, S. y Cione L.A. 1992. Changes of mammal assemblage in the pampean region (Argentina) and their relation with the Plio-Pleistocene boundary. *Palaeoecology, Palaeogeography, Palaeoclimatology* 95: 179-194.
- Volkheimer, W. 1971. Aspectos paleoclimatológicos del Terciario argentino. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación en las Ciencias Naturales* 1: 243-262.
- Vucetich, M.G. 1986. Historia de los roedores y primates en Argentina: su aporte al conocimiento de los cambios ambientales durante el Cenozoico. 4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), *Actas* 2: 157-165.
- Vucetich, M.G. y Verzi, D. 1995. Los Roedores Caviomorfos. En: M.T. Alberdi, G. Leone, E.P. Tonni (eds.), *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*. Monografías CSCIC 12, pp. 213-225.
- Wagler, J. G. 1830. *Natürliches System der Amphibien*. Zoological Museum, Universitaet Munich, 352 pp.
- Zurita, A.E, Scillato-Yané, G.J. y Carlini, A.A. 2005. Paleozoogeographic, biostratigraphic and systematic aspects of the genus *Sclerocalyptus* Ameghino, 1891 (Xenarthra, Glyptodontidae) of Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 20: 121-129.

Recibido: 23 de septiembre de 2004.

Aceptado: 19 de julio de 2006.