

Los Xenarthra (Mammalia) del Mioceno tardío-Plioceno del norte de la provincia de Jujuy y su comparación con aquellos de la provincia de Buenos Aires



Tesis para obtener el título de Doctor de la Universidad Nacional del
Nordeste en Biología

Lic. Quiñones Sofía Inés

Director: Dr. Zurita Alfredo E.

Codirector: Dr. Brandoni Diego

Subdirector: Dr. Miño-Boilini Ángel R.

Año: 2020





UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE



FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES Y AGRIMENSURA

**Los Xenarthra (Mammalia) del Mioceno tardío–Plioceno
del norte de la provincia de Jujuy y su comparación
con aquellos de la provincia de Buenos Aires**

Tesis Doctoral

Lic. Quiñones Sofía Inés

Director: Dr. Zurita Alfredo E.

Codirector: Dr. Brandoni Diego

Subdirector: Dr. Miño-Boilini Ángel R.

Año: 2020

No existen más que dos reglas para escribir:

Tener algo que decir y decirlo

Oscar Wilde (1854-1900)

Agradecimientos

Me gustaría que estas líneas sirvan para expresar mis más profundos y sinceros agradecimientos a todas aquellas personas que me acompañaron y que formaron parte de este trayecto.

Agradezco a Dios por darme las fuerzas para seguir adelante y no rendirme ante los inconvenientes, por darme a todas las personas maravillosas que me rodean y que siempre han creído en mí.

A mis padres Teresita y Carlos, por ser mi apoyo incondicional y un ejemplo de vida, por demostrarme que todo es posible y por el amor y cariño que siempre me brindaron.

A mis hermanos, gracias por creer en mí, por su apoyo y ayuda, y también les agradezco por todos los momentos inolvidables llenos de alegrías que hemos compartido.

A mi abuela María, por seguir confiando en mí y por festejar conmigo cada paso que doy. A mis abuelos José, Roberto y Elisa porque por más lejos que estén, siempre los tengo presente y sé que donde se encuentran festejan conmigo este nuevo logro.

Al resto de mi familia (tios/as, primos/as, etc) por brindarme su afecto y apoyo siempre. A Coti (mi hermana mayor) y Paola (mi nueva hermana) por estar y formar parte de mi vida. También agradezco a los nuevos integrantes de la familia, mis hermosos sobrinos Oscar, Aitana y Bauti, quienes me cargan las pilas con cada visita.

Agradezco a mis directores: Alfredo Zurita, Diego Brandoni y Ángel Miño Boilini.

A Alfredo Zurita y Ángel R. Miño Boilini, por darme la posibilidad de desarrollar este trabajo, por todas las enseñanzas, paciencia, confianza y consejos otorgados.

A Diego Brandoni que sin casi conocerme, aceptó codirigir mi beca de CONICET. Gracias por responsabilizarse y creer en este trabajo; por su confianza y palabras de aliento durante todo este tiempo.

Al Centro de Ecología Aplicada del Litoral, por abrirme las puertas y darme un espacio para desarrollar las actividades de investigación y crecer en esta profesión.

A los integrantes del Instituto de Geología y Minería de la Universidad Nacional de Jujuy, Natalia Solís y María Camacho; a los del Instituto de Eco-regiones Andinas (INECOA), Marcos Ercoli y Alicia Alvarez. Por siempre estar dispuestos a recibirnos, por su hospitalidad y confianza.

A las autoridades y a la comunidad de Cieneguilla, Calahoyo, Casira y Santa Catalina por su hospitalidad durante el trabajo de campo.

A quienes participaron conmigo en las campañas a las localidades de Casira y Calahoyo, nuevamente a Alfredo Zurita y Marcos Ercoli, a Carlos Luna, Pedro Cuaranta, Silvina Contreras y Marcelo Claros, sin la ayuda y la experiencia de campo de estas personas, las campañas no se podrían haber llevado a cabo. Gracias por los días compartidos y las anécdotas que quedaron de esos viajes.

A Carlos Luna, quien aparte de acompañarme en las campañas, ser una palabra de aliento, bancarme en lo que me propongo y en mis arranques de locura, por ser un excelente amigo, y por enseñarme a entender la geología del noroeste argentino.

Al Dr. Gustavo Scillato-Yané, a pesar de no contar con su presencia física hoy en día, le sigo estando agradecida por abrir las puertas de su laboratorio en cada una de mis visitas al Museo de La Plata y atender a mis consultas sobre los xenartros y guiarme en la búsqueda de la respuesta de las mismas; por el envío de sus publicaciones y la pronta respuesta a mis inquietudes.

A Dr. Alvaro Mones por su predisposición, rápida respuesta y la bibliografía brindada.

A Silvia de Cruz del Instituto de Geología y Minería de la Universidad Nacional de Jujuy por brindarnos el acceso a bibliografía geológica de la provincia.

A los curadores y encargados de las diferentes colecciones visitadas: Marcelo Reguero, Alejo Scarano y Martín de los Reyes (Museo de La Plata, Paleontología Vertebrados – MLP); Laura Chornogubsky, Martín D. Ezcurra,

Marcelo Miñana y Guillermo Aguirrezabala (Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Paleontología Vertebrados - MACN); Fernando Scaglia (Museo de Ciencias Naturales de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia", Paleontología Vertebrados - MMP); Ariel Quintana (Museo de Ciencias Naturales "Lic. Miguel A. Arra"); Alicia M. Kirschbaum (Decana de la Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Salta), Natalia Solis (Museo de Geología, Mineralogía y Paleontología, Instituto de Geología y Minería, Universidad Nacional de Jujuy- UNJu); Ángel Miño-Boilini, Veronica Espindola, Carlos Luna y Pedro Cuaranta (Colecciones Paleontológicas de la UNNE "Dr. Rafael Herbst", Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, CTES-PZ); Natalia Sánchez (Museo de Ciencias Naturales Vicente Di Martino- "Dim"); Ricardo Caputo y Rodrigo Tomassini (Museo Municipal de Ciencias Naturales "Carlos Darwin").

A mis compañeros y amigos por su amistad, quienes de distintas maneras contribuyeron a que este trabajo pudiera concluir. A todos mis amigos y compañeros de ruta: Johanna Baez, Francisco Cuadrelli, Silvina Contreras, Cecilia Mendez, Alizia Núñez, Carlos Salvador, Daniel Barasoain, Humberto Smichowsky, Pedro Cuaranta, Carlos Luna e Ignacio Contreras, sin los asados, las reuniones de los fines de semana y los corta semana, concretar este trabajo hubiese sido muy difícil. A los amigos que me dio la vida Pamela González, Yenhy Ponce de León, Laura Esquivel, Sergio Méndez, Constanza Casaro, Alejandra Vallejos, Juan Vallejos, Martin Molina, Karina De Gerardo, Soledad González, Ruth Gonzales y Patricia Solis, por los grandes momentos de risas y alegrías, por escucharme y alentarme.

Dedicatoria

La vida se encuentra plagada de retos, y uno de ellos es la formación profesional que uno elige. Tras verme dentro en este nivel académico tan importante como es el Doctorado, me he dado cuenta que más allá de ser un reto, es una base no solo para mi entendimiento del campo en el que me he visto inmersa, sino en lo que concierne a la vida y a mi futuro.

Dedico este trabajo a mis padres, porque creyeron en mí y me sacaron adelante, dándome ejemplos dignos de superación y entrega, porque en gran parte gracias a ustedes, hoy puedo cumplir los objetivos que deseo, ya que siempre están impulsándome en los momentos más difíciles de mi carrera y a llegar hasta el final.

De igual forma, dedico esta tesis a mi abuela que hasta hoy me acompaña y me da su apoyo y fuerza para salir adelante, al igual que para mis tres abuelitos que ahora no están en este mundo, pero que siempre estarán dentro de mi corazón y me cuidan y guían desde allá arriba. Este trabajo va por todos ustedes, por lo que valen, porque admiro su fortaleza y por lo que han hecho de mí.

También se lo dedico a mis hermanos y amigos, porque ustedes me dan la fortaleza para alcanzar los objetivos que me he propuesto.

Índices de Capítulos

Resumen	I
Abstract	VIII
I. Introducción	
I.1. Introducción general.....	1
I.2. Objetivos	
I.2.1 Objetivo general	9
I.2.2 Objetivos específicos.....	9
I.3. Hipótesis	10
II. Materiales y Métodos	
II.1. Abreviaturas y Acrónimos.....	11
II.2. Repositorios y abreviaturas institucionales.....	12
II.3.Trabajo de gabinete.....	13
II.3.1. Análisis sistemático.....	13
II.3.1.1. Medidas.....	16
II.3.2. Metodología del análisis bioestratigráfico, paleobiogeográfico y comparaciones paleofaunísticas.....	23
II.4.Trabajo de campo	27
III. Antecedentes	
III.1. Geología y estratigrafía.....	29
III.2. Antecedentes paleontológicos y bioestratigráficos de la Costa Atlántica y del NOA, con énfasis en la Puna Argentina.....	40
III.3. Xenarthra.....	51
III.3.1. Cingulata.....	55

III.3.2. Pilosa.....	57
IV. Marco geográfico, geológico y estratigráfico	
IV.1. Contexto geográfico.....	60
IV.2. Marco geológico y estratigráfico.....	62
V. Resultados	
V.1. Resultados sistemáticos.....	72
V.2. Resultados bioestratigráficos.....	201
Vi. Discusión	
VI.1. Geografía y estratigrafía del área del estudio.....	228
VI.2. Análisis de los registros geográficos, estratigráficos y ambientales de los taxones reconocidos.....	233
VI.3. Interpretación de los análisis bioestratigraficos.....	242
VII. Conclusiones.....	248
Apéndice.....	253
Bibliografía.....	272

Índice de Figuras

Capítulo I: Introducción

Figure 1.1. Reconstrucción de Xenarthra extintos	8
--	---

Capítulo II: Materiales y Métodos

Figura 2.1. Descripción gráfica utilizada para la coraza de Glyptodontidae.....	15
Figura 2.2. Descripción gráfica utilizada para la coraza de Dasypodidae.....	15
Figura 2.3. Detalle de osteodermos.....	16
Figura 2.4. Dimensiones del cráneo y dentición	18
Figura 2.5. Dimensiones de la mandíbula y dentición.....	20
Figura 2.6. Dimensiones del postcráneo	21
Figura 2.7. Dimensiones de la coraza dorsal de Glyptodontidae	22
Figura 2.8. Dimensiones del tubo caudal de Glyptodontidae	23

Capítulo III: Antecedentes

Figura 3.1. Mapa mostrando las provincias geológicas reconocidas para Jujuy	30
Figura 3.2. Mapa de América del Sur y detalles del <i>plateau</i> Altiplano-Puna	32

Capítulo IV: Marco geográfico, geológico y estratigráfico

Figura 4.1. Ubicación geográfica de las localidades bajo estudio	60
Figura 4.2. “Cuenca” de Calahoyo.....	61
Figura 4.3. “Cuenca” de Casira	61
Figura 4.4. Columnas estratigráficas de los diferentes sectores de las “cuencas” de Calahoyo y Casira	63
Figura 4.5. Detalles de la sección inferior de la Formación nov., “cuenca” de Calahoyo	65
Figura 4.6. Detalles de la sección superior de la Formación nov., “cuenca” de Calahoyo	67

Figura 4.7. Detalles del miembro inferior de la Formación Tafna, “cuenca” de Calahoyo	68
Figura 4.8. Secuencias sedimentarias expuestas en la “cuenca” de Casira	70
Figura 4.9. Distintos tipos de depósitos piroclásticos presentes en la “cuenca” de Casira	71

Capítulo V: Resultados

Figura 5.1. Hemimandíbula y Osteodermos de <i>Stenotatus planus</i> (JUY-P-0091).....	78
Figura 5.2. Osteodermos de Eutatini indet. (JUY-P-0171)	81
Figura 5.3. Osteodermos de <i>Macrochorobates scalabrinii</i> (JUY-P-0090)	88
Figura 5.4. Osteodermos de <i>Macrochorobates scalabrinii</i> (JUY-P-0033)	89
Figura 5.5. Coraza dorsal de <i>Eosclerocalyptus</i> sp. (JUY-P32)	93
Figura 5.6. Osteodermos del anillo caudal de <i>Eosclerocalyptus</i> sp. (JUY-P32).....	94
Figura 5.7. Tubo caudal de <i>Eosclerocalyptus</i> sp. (JUY-P32).....	96
Figura 5.8. Porción distal del fémur derecho de Mylodontidae indet. (JUY-P-0081) ...	99
Figura 5.9. Porción posterior de cráneo de <i>Simomyiodon</i> sp. (JUY-P-0173)	101
Figura 5.10. Cráneo de <i>S. uccasamamensis</i> (JUY-P-0084)	115
Figura 5.11. Cráneo de <i>S. uccasamamensis</i> (JUY-P-0084)	116
Figura 5.12. Cráneo de <i>S. uccasamamensis</i>	117
Figura 5.13. Mandíbula en vista lateral de <i>S. uccasamamensis</i>	123
Figura 5.14. Mandíbula, forámenes mentonianos de <i>S. uccasamamensis</i>	124
Figura 5.15. Mandíbula en vista oclusal de <i>S. uccasamamensis</i>	125
Figura 5.16. Fragmento de clavícula de <i>S. uccasamamensis</i> (JUY-P-0085)	126
Figura 5.17. Atlas de <i>S. uccasamamensis</i> (JUY-P-0084)	128
Figura 5.18. Axis de <i>S. uccasamamensis</i> (JUY-P-0084)	130
Figura 5.19. Tercera vértebra cervical de <i>S. uccasamamensis</i> (JUY-P-0084)	131
Figura 5.20. Vértebra dorsal de <i>S. uccasamamensis</i> (JUY-P-0089)	133
Figura 5.21. Vértebras caudales articuladas de <i>S. uccasamamensis</i> (JUY-P-0084)...	134

Figura 5.22. Vértebra caudales de <i>S. uccasamamensis</i> (JUY-P-0085).....	136
Figura 5.23. Fragmento de ulna de <i>S. uccasamamensis</i> (JUY-P-0085)	138
Figura 5.24. Fémur de <i>S. uccasamamensis</i> (JUY-P-0185).....	141
Figura 5.25. Cara posterior de fémur de <i>S. uccasamamensis</i> (JUY-P-0082).....	142
Figura 5.26. Porción distal del fémur de <i>S. uccasamamensis</i> (JUY-P-0084)	143
Figura 5.27. Extremo distal de tibia de <i>S. uccasamamensis</i> (JUY-P-0085)	145
Figura 5.28. Astrágalo izquierdo de <i>S. uccasamamensis</i> (JUY-P-0085).....	147
Figura 5.29. Astrágalo derecho de <i>S. uccasamamensis</i> (JUY-P-0085)	148
Figura 5.30. Porción de calcáneo de <i>S. uccasamamensis</i> (JUY-P-0177)	150
Figura 5.31. Osículos dérmicos de <i>S. uccasamamensis</i> (JUY-P-0089)	151
Figura 5.32. Cráneo de <i>Pyramiodontherium bergi</i> (JUY-P 31).....	156
Figura 5.33. Ulna izquierda de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P-0180)	161
Figura 5.34. Radio izquierdo de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P-0180)	164
Figura 5.35. Autopodio izquierdo de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P-0180)	166
Figura 5.36. Escafoides de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P-0180)	168
Figura 5.37. Lunar izquierdo de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P-0180)	170
Figura 5.38. Cuneiforme izquierdo de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P-0180).....	173
Figura 5.39. Pisiforme izquierdo de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P-0180)	174
Figura 5.40. Trapezoide izquierdo de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P-0180).....	176
Figura 5.41. Magnum izquierdo de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P-0180)	178
Figura 5.42. Unciforme izquierdo de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P-0180)	179
Figura 5.43. Complejo Trapecio- Primer metacarpo (CMC) de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P-0180)	181
Figura 5.44. Dígito uno izquierdo de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P-0180)	183
Figura 5.45. Segundo metacarpal izquierdo de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P- 0180)	185
Figura 5.46. Falange proximal del dígito dos izquierdo de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P-0180).....	186

Figura 5.47. Segunda falange del dígito dos izquierdo de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P-0180).....	188
Figura 5.48. La falange ungueal del dígito dos de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P-0180)	189
Figura 5.49. Tercer metacarpal izquierdo de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P-0180)	191
Figura 5.50. Co-osificación entre la falange proximal y la segunda falange del dígito tres de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P-0180).....	193
Figura 5.51. Falange ungueal del dígito tres de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P-0180)	194
Figura 5.52. Cuarto metacarpal izquierdo de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P-0180).....	196
Figura 5.53. Falange proximal del cuarto dígito izquierdo de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P-0180).....	197
Figura 5.54. Segunda falange del cuarto dígito izquierdo de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P-0180).....	198
Figura 5.55. Falange ungueal del dígito cuatro, de <i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i> (JUY-P-0180)	199
Figura 5.56. Cuadro de distribución temporal de los Xenartha	217
Figura 5.57. Mapa de ubicación de las unidades fosilíferas del Mioceno–Plioceno analizadas mediante análisis de PAE y similitud.....	218
Figura 5.58. Primer cladograma de máxima parsimonia obtenido con PAE.....	220
Figura 5.59. Segundo cladograma de máxima parsimonia obtenido con PAE.....	221
Figura 5.60. Cladograma de consenso obtenido con PAE.....	223
Figura 5.61. Dendrograma de similitud.....	226

Índice de Tablas

Tabla 1. Tabla taxonómica comparativa en relación a la diversidad de Xenarthra.....	202
Tabla 2 Matriz indicando la riqueza de taxones compartidos por las asociaciones de mamíferos analizadas....	225

Índice de Apéndices

Apéndice 1. Lista de taxones bajo estudio.....	253
Apéndice 2. Tablas de medidas de los taxones bajo estudio.....	255
Apéndice 3. Matriz y lista de taxones incluidos.....	260
Apéndice 4. Unidades de Bolivia y Chile utilizadas en el análisis.	264
Apéndice 5. Géneros de mamíferos continentales presentes en las unidades analizadas.	269

Resumen

Xenarthra (Mammalia) constituye un clado de mamíferos placentarios endémicos de la región Neotropical de América del Sur, con sus registros más antiguos provenientes del Paleoceno tardío/Eoceno temprano. Durante la mayor parte del Cenozoico los integrantes de este clado alcanzaron una gran diversificación taxonómica y ecológica, con más de 220 géneros reconocidos, proceso estimulado por la notable amplitud latitudinal de América, su heterogénea topografía y los numerosos cambios paleoambientales registrados durante ese período. Durante el Plioceno (ca. 5,3 a 2,6 Ma) Xenarthra formó parte del contingente de mamíferos sudamericanos que llegaron a América Central y América del Norte durante el Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA), registrando incluso casos de reingreso a América del Sur en el Pleistoceno superior. Su relictual diversidad actual es una pobre muestra de aquella que alcanzaron durante la mayor parte del Cenozoico, y más precisamente durante el Mioceno superior–Plioceno (ca. 11,6 a 2,6 Ma). La evidencia morfológica y molecular indica que Xenarthra constituye un grupo monofilético, en el cual dos grandes clados son reconocidos, Cingulata (“xenartros acorazados”) y Pilosa (perezosos terrestres y arborícolas y osos hormigueros). Cingulata (Paleoceno tardío/Eoceno temprano–Reciente) se caracterizan por la presencia de una coraza cefálica, una coraza dorsal y una coraza caudal formada por cientos de osteodermos que cubren y protegen el cuerpo, constituyendo el subclado más diversificado dentro de Xenarthra. En él se incluyen armadillos, pampatéridos, peltefílidos, paleopéltidos, pachyarmatéridos y gliptodontes. El otro gran clado, Pilosa (Eoceno tardío–Reciente), se encuentra integrado por dos subclados, Vermilingua

(Cyclopedidae y Myrmecophagidae) y Folivora que tradicionalmente incluye cuatro familias: Megatheriidae, Megalonychidae, Nothrotheriidae y Mylodontidae. Desde una perspectiva histórica, la mayor parte del conocimiento de la historia evolutiva de Xenarthra proviene del sur de América del Sur y ha sido extensamente estudiada desde el siglo XIX. Sin embargo, en los últimos años ha habido notables avances en el conocimiento de áreas intertropicales, de latitudes bajas y medias, incluyendo áreas andinas y subandinas, especialmente en los actuales territorios de Colombia, Venezuela, Brasil, Bolivia, Perú y el norte de Argentina. Particularmente, entre los 30° y 15° S, diversos autores han reportado la existencia de numerosas localidades neógenas portadoras de una abundante paleofauna, en las que Xenarthra constituye uno de los clados con mayor frecuencia de registros. Entre las localidades más conocidas es posible encontrar los yacimientos fosilíferos de Quebrada Honda, Inchasi y Cerdas en Bolivia, Chucal en Chile y el valle de Santa María, Puerta Corral Quemado y Uquía en la región noroeste de Argentina, con afloramientos asignables al Mioceno inferior–Plioceno; ca. 18–2,6 Ma). La provincia de Jujuy (Argentina) tiene una de las secuencias continentales del Mioceno superior–Pleistoceno más importantes de América del Sur. Más precisamente en la Quebrada de Humahuaca (Cordillera Oriental), las localidades de Uquía, Esquina Blanca, Chucalezna, San Roque y Maimará han aportado una gran diversidad de vertebrados continentales en la que los xenartros están bien representados por la cantidad y calidad de restos fósiles. Sin embargo, el conocimiento de otras asociaciones en áreas vecinas, como la Puna Oriental, es casi inexistente. Recientemente, Zurita y col. reportaron los primeros hallazgos de xenartros fósiles de una nueva localidad, Calahoyo, en el

extremo oriental de la Puna. Estos restos fueron exhumados de varios niveles de la Formación Tafna y sugirieron una edad asignable al Mioceno–Plioceno para la secuencia portadora. En este marco, nuevos trabajos de campo efectuados durante el desarrollo de este trabajo de Tesis Doctoral han arrojado un importante número de nuevos restos asignables a *Xenarthra*, tanto en Calahoyo como en una nueva localidad, Casira, con procedencia geográfica y estratigráfica precisa. Esto brindó la oportunidad de efectuar una revisión sistemática del grupo en una región muy poco conocida como lo es la Puna Oriental, analizar la distribución estratigráfica de los distintos taxones reconocidos y establecer posibles correlaciones entre las asociaciones de xenartros reconocidas para las localidades fosilíferas de Casira y Calahoyo. También permitió establecer comparaciones confiables con la diversidad de *Xenarthra* reconocida para el Mioceno superior–Plioceno de las regiones Pampeana y Noroeste de Argentina y otras localidades de latitudes medias (e.g. Cerdas, Nazareno) del actual territorio de Bolivia. Los taxones registrados en la localidad de Calahoyo incluyen: Cingulata Dasypodidae: Eutatini indet., *Stenotatus planus* y *Macrochorobates scalabrinii*; Glyptodontidae: *Eosclerocalyptus* sp.; y Folivora Megatheriidae *Pyramiodontherium bergi*. A su vez, aquellos registrados en la nueva localidad de Casira incluyen: Folivora Mylodontinae *Simomylodon* sp., *Simomylodon uccasamamensis* y Thalassocninae *Thalassocnus* cf. *T. natans*. Desde una perspectiva geológica, biocronoestratigráfica y paleobiogeográfica, en la localidad fosilífera de Calahoyo puede reconocerse y caracterizarse una nueva unidad estratigráfica, incluyendo una sección inferior en la que se registra la presencia del Cingulata Dasypodidae *Stenotatus planus* junto a roedores como *Prolagostomus*

(también registrados en la localidad de Nazareno, sur de Bolivia); y una sección superior de donde se exhumaron los Cingulata *Macrochorobates scalabrinii*, y el roedor *Neophanomys*, lo que sugiere un lapso correlacionable al Mioceno medio–Mioceno superior (ca. 15,9 a 5,3 Ma), involucrando probablemente la última parte del Optimo Climático del Mioceno Medio (OCMM). Esta interpretación es congruente con la evidencia fitolítica, la que permite interpretar para estos niveles el desarrollo de ambientes tropicales/subtropicales, coincidiendo con la finalización del Óptimo Climático del Mioceno Medio. A su vez, la presencia del Dasypodidae *M. scalabrinii* en la sección superior indica condiciones climáticas templado-cálidas y ambientes abiertos, semiáridos, con el desarrollo de pastizales o áreas parcialmente forestadas. Desde un punto de vista paleobiogeográfico, y teniendo en cuenta que algunos taxones como *Stenotatus*, *Prolagostomus* y *Macrochorobates* se encuentran ampliamente distribuidos, es posible hipotetizar que la ausencia de grandes barreras geográficas estimuló una mayor comunicación biogeográfica de estas áreas con las regiones del sur de Sudamérica. Suprayaciendo a esta nueva unidad se encuentra el miembro inferior de la Formación Tafna, representada por potentes depósitos de conglomerados asignados al Mioceno superior, cuya presencia implica un cambio muy importante en las condiciones estructurales de la localidad fosilífera de Calahoyo. En esta secuencia, los registros de los Cingulata *Macrochorobates scalabrinii* (Dasypodidae), *Eosclerocalyptus* sp. (Glyptodontidae) y el Folivora *Pyramiodontherium bergi* (Megatheriidae) sugieren condiciones climáticas templado-cálidas y ambientes abiertos, semiáridos, con el desarrollo de pastizales o áreas parcialmente forestadas. Si bien no hay estudios paleoecológicos relacionados a

Pyramiodontherium, el registro de este Megatheriinae sugiere el desarrollo de áreas arboladas, coincidiendo con la evidencia obtenida a partir de los estudios fitolíticos. Esto podría estar evidenciando un evento posterior al OCMM, caracterizado por el enfriamiento del clima global, proceso que se ha denominado Transición Climática del Mioceno Medio (TCMM). En síntesis, las secuencias sedimentarias de la localidad fosilífera de Calahoyo sugieren cronológicamente un lapso correspondiente al Mioceno medio–Mioceno superior (ca. 15,9 a 5,3 Ma), probablemente involucrando el (OCMM) y (TCMM), con una altitud entre los 1.000 y 2.000 m s.n.m. Por otra parte, la localidad de Casira se encuentra ubicada a unos 9 km en línea recta respecto a la localidad de Calahoyo. En este lugar se encuentra expuesto el miembro superior de la Formación Tafna, en donde la diversidad de Xenarthra reconocida hasta ahora es completamente diferente a la de Calahoyo y se encuentra restringida a perezosos terrestres asignados a Thalassocninae *Thalassocnus* cf. *T. natans*, Mylodontidae indet., *Simomyodon* sp. y *Simomyodon uccasamamensis*. Esta última especie presentaba una distribución geográfica y estratigráfica restringida, hasta la realización de este trabajo de Tesis Doctoral, a diversas localidades del Altiplano de Bolivia, para el Mioceno superior–Plioceno superior, con una extensión temporal de 5,3–2,6 Ma. En este sentido, aquí se presenta el primer registro para Argentina. A estos se suma el hallazgo del Thalassocninae *Thalassocnus* cf. *T. natans*, un registro con interesantes implicancias paleobiogeográficas y paleoambientales, ya que este taxón fue hallado previamente asociado a una biota marina en la costa de Perú y centro-norte de Chile. La presencia de *Thalassocnus* en este tipo de ambientes respalda la hipótesis de un proceso evolutivo más complejo

(incluyendo varias radiaciones) para los Thalassocninae que lo originalmente supuesto. Desde una perspectiva paleoambiental, los estudios fitolíticos de los niveles fosilíferos de Casira muestran una abundancia de elementos de Dicotiledoneas y gramíneas C3, congruente con el aumento regional de C3 durante el Plioceno inferior hacia el noroeste de Argentina. Esto, junto con la presencia de roedores asociados estratigráficamente a los xenartros registrados, como los Octodontidae (relacionados a un modo de vida subterráneo y ambientalmente adaptados a climas más secos) y *Prodolichotis* (asociado con hábitats de estepas semiáridas, pastizales y desiertos de arbustos espinosos), respalda la hipótesis de una progresiva aridización del área durante ese período. La evidencia indica que la paleofauna del miembro superior de la Formación Tafna que aflora en Casira, se desarrolló a altitudes similares a las actuales, es decir, a más de 3.000 m s.n.m. Por otra parte, y en un escenario paleobiogeográfico, los análisis efectuados a través de Análisis de parsimonia de endemismos (PAE por sus siglas en inglés *Parsimony Analysis of Endemicity*) y un índice de similitud (Jaccard) han mostrado las relaciones entre las unidades fosilíferas y el grado de similitud entre ellas. En líneas generales, teniendo en cuenta a las unidades fosilíferas presentes en la localidad fosilífera de Calahoyo se aprecia que la Formación nov. así como el miembro inferior de la Formación Tafna, tienden a relacionarse tanto con unidades características del Altiplano Boliviano (Loc. Cerdas, Fm. Nazareno y Loc. Quebrada Honda) debido a la presencia de *Stenotatus* y *Prolagostomus*, como con las del NOA a partir de los registros de *Macrochorobates*, *Eosclerocalyptus* sp., *Pyramiodontherium bergi*, *Neophanomys* (Formación Chiquimil, Formación Andalhuala, Formación Corral Quemado). Estos

resultados se pueden explicar dado que toda esta secuencia sedimentaria presenta una extensión temporal que abarca el Mioceno medio–Mioceno superior, caracterizada por taxones de ambos periodos. Desde una perspectiva paleobiogeográfica, y teniendo en cuenta la presencia de algunos taxones con una amplia distribución y que a nivel geológico-estructural esta área no habría sufrido mayores cambios ni habría sido afectada por grandes barreras geográficas, permite hipotetizar la posibilidad de que haya ocurrido una comunicación biogeográfica entre la región sur de Argentina y Bolivia.

A continuación, el miembro superior de la Formación Tafna se ha encontrado fuertemente relacionado con las unidades del Plioceno presentes en Bolivia. Tal afinidad faunística, como se expresó anteriormente, puede deberse a una correlación temporal, así como a una similitud y continuidad de ambientes y características ecológicas entre las localidades consideradas. De esta forma, se considera que esta región comienza a pertenecer al dominio biogeográfico de la Puna durante el Plioceno.

Abstract

Xenarthra (Mammalia) represents a clade of placental mammals endemic to the Neotropical region of South America, with its oldest records coming from the late Paleocene/Early Eocene. During most part of the Cenozoic, the representatives of this clade achieved a huge taxonomic and ecological diversity, with more than 220 recognized genera; a process which was stimulated by the outstanding latitudinal amplitude of the Americas, its heterogeneous topography during the Pliocene (ca. 5.3 to 2.6 Ma) Xenarthra became part of the group of South American mammals that reached Central and North America during the Great American Biotic Interchange (GABI), even giving place to cases of reentries to South America in the late Pleistocene. Their current relictual diversity is a poor reflection of that achieved during most of the Cenozoic, more precisely during the late Miocene–Pliocene (ca. 11.6 to 2.6 Ma). Both morphological and molecular evidence reveal that Xenarthra constitutes a monophyletic group, in which two large clades are recognized, Cingulata ("armoured xenarthrans") and Pilosa (terrestrial and arboreal sloths and anteaters). Cingulata (Late Paleocene/Early Eocene) are characterized by the presence of a cephalic shield, a dorsal carapace and a caudal armor formed by hundreds of osteoderms that cover and protect the body, and constitute the most diversified subclade within Xenarthra. It includes armadillos, pampatheres, peltephilids, paleopeltids, pachyarmaterids and glyptodonts. The other major clade, Pilosa (late Eocene–Recent), is composed of two subclades, Vermilingua (Cyclopedidae and Myrmecophagidae) and Folivora, which traditionally includes a total of four families: Megatheriidae, Megalonychidae, Nothrotheriidae and Mylodontidae. From a historical perspective, most of the knowledge about

Xenarthrans evolutionary history comes from southern South America and has been widely studied since the 19th century. Nevertheless, in the last few years there have been notable advances in the knowledge of intertropical, low and mid-latitude areas, including Andean and sub-Andean areas, particularly in the current territories of Colombia, Venezuela, Brazil, Bolivia, Peru and northern Argentina. More specifically, between the 30° and 15° S, several authors have documented the existence of numerous neogene localities bearing an abundant paleofauna, in which Xenarthra constitutes one of the most frequently recorded clades. Among the best known localities it is possible to mention the fossiliferous sites of Quebrada Honda, Inchasi and Cerdas in Bolivia, Chucal in Chile and the Santa María valley, Puerta Corral Quemado and Uquía in northwestern Argentina, with deposits belonging to the early Miocene–Pliocene; ca. 18–2.6 Ma). The province of Jujuy (Argentina) preserves one of the most important Late Miocene/Pleistocene continental sequences in South America. More precisely, in the Quebrada de Humahuaca (Eastern Cordillera), the towns of Uquía, Esquina Blanca, Chucalezna, San Roque and Maimará have provided a great diversity of continental vertebrates, in which xenarthans are well represented both by the quantity and the quality of the fossil remains. However, our knowledge of other associations in nearby areas, such as the Puna Oriental, is almost nonexistent. Recently, Zurita and collaborators reported the first findings of fossil xenarthrans from a new location, Calahoyo, in the eastern end of the Puna. These remains were recovered from various levels of the Tafna Formation, and suggested a Miocene–Pliocene age for the bearing levels. In this context, new field work performed during the development of the present Doctoral Thesis has provided a significant number of new remains

assignable to Xenarthra, both in Calahoyo and in a new fossiliferous locality, Casira, with precise geographical and stratigraphical procedure. In turn, this offered an excellent opportunity to carry out a systematic review of the group in the poorly known region of the Puna Oriental, to analyze the stratigraphic distribution of the different recognized taxa, and to determine possible correlations between the xenarthran associations recognized for the Casira and Calahoyo basins. It also allowed to perform reliable comparisons with the diversity of Xenarthra known for the late Miocene–Pliocene from the Pampean and Northwestern regions of Argentina, and other mid-latitude localities (e.g. Cerdas, Nazareno) from Bolivia. Recorded taxa at Calahoyo included: Cingulata Dasypodidae: Eutatini indet., *Stenotatus planus* and *Macrochorobates scalabrinii*; Glyptodontidae: *Eosclerocalyptus* sp.; and Folivora Megatheriidae *Pyramiodontherium bergi*. In turn, those recorded at the new locality of Casira include: Folivora Mylodontinae *Simomylodon* sp., *Simomylodon uccasamamensis* y Thalassocninae *Thalassocnus* cf. *T. natans*. From a geological, biochronostratigraphical and paleo-biogeographical perspective, a new geological unit can be recognized and characterized in the Calahoyo basin, including a lower section with presence of the Cingulata Dasypodidae *Stenotatus planus* along with rodents such as *Prolagostomus* (also recorded in the locality of Nazareno, southern Bolivia); and an upper section with presence of the Cingulata Dasypodidae *Macrochorobates scalabrinii* and the rodent *Neophanomys*, suggesting a lapse which can be correlated to the middle to late Miocene (ca. 15.9 to 5.3 Ma), probably involving the last part of the Middle Miocene Climatic Optimum (MMCO). This interpretation is consistent with the phytolith evidence, which interpretation infers the development of

tropical/subtropical environments at these levels, which in turn coincides with the end of the Middle Miocene Climate Optimum. In addition, the presence of Dasypodidae *M. scalabrinii* in the upper section indicates warm-temperate climatic conditions and open, semi-arid environments, with development of grasslands or partially forested areas. From a paleobiogeographical point of view, and considering that some taxa such as *Stenotatus*, *Prolagostomus* and *Macrochorobates* are widely distributed, it is possible to hypothesize that the absence of large geographical barriers stimulated a greater biogeographical communication of these areas with the southern regions of South America. Overlying this new unit it is possible to find the lower member of the Tafna Formation, represented by huge deposits of conglomerates assigned to the late Miocene, and which presence implies a very important change in the structural conditions of the Calahoyo basin. In this sequence, the records of Cingulata *M. scalabrinii* (Dasypodidae), *Eosclerocalyptus* sp. (Glyptodontidae) and the Folivora *Pyramiodontherium bergi* (Megatheriidae) suggest moderate-warm climatic conditions and open, semi-arid environments, with development of grasslands or partially forested areas. While there are no palaeoecological studies concerning *Pyramiodontherium*, the record of this Megatheriinae suggests the development of wooded areas, coinciding with the evidence obtained from phytolytic studies. This could be evidence of a post-MMCO event, characterized by a cooling of the global climate, a process that has been called the Middle Miocene Climate Transition (MMCT). In summary, the sedimentary sequences of the Calahoyo "basin" chronologically suggest a period corresponding to the middle to late Miocene (ca. 15.9 to 5.3 Ma), probably involving the (MMCO) and (MMCT), with an altitude between 1.000 and 2.000

m a.s.l. In turn, the locality of Casira is located about 9 km in a straight line from the locality of Calahoyo. In this location outcrops the upper member of the Tafna Formation, in which the xenarthran diversity recognized so far is completely different to that of Calahoyo, restricted to ground sloths assigned to Thalassocninae *Thalassocnus* cf. *T. natans*, Mylodontidae indet., *Simomylodon* sp. and *Simomylodon uccasamamensis*. Previous to the development of this Doctoral Thesis, this last species showed a geographical and stratigraphic distribution restricted to various late Miocene–late Pliocene localities of the Bolivian Altiplano, with a temporal range of 5.3–2.6 Ma. In this sense, this represents the first record for Argentina. Moreover, it is also added the record of the Thalassocninae *Thalassocnus* cf. *T. natans*, with interesting paleobiogeographic and paleoenvironmental implications, since this taxon was previously found associated with a marine biota on the coast of Peru and north-central Chile. The presence of *Thalassocnus* in this kind of environment supports the hypothesis of a more complex evolutionary process (including various radiations) for Thalassocninae than originally assumed. From a palaeoenvironmental perspective, phytolytic studies of fossiliferous levels in Cassira show an abundance of dicotyledonous and C3 grasses elements, which is congruent with the regional increasement in C3 during the early Pliocene towards the northwest of Argentina. This evidence, together with the presence of rodents stratigraphically associated with the recorded xenarthrans, such as the Octodontidae (related to an underground lifestyle and environmentally adapted to drier climates) and *Prodolichotis* (associated with semi-arid steppe habitats, grasslands and thorny bush deserts), support the hypothesis of a progressive aridization of the area during this period. Evidence also indicates

that the paleofauna of the upper member of the Tafna Formation, which outcrops in Cassira, was developed at similar altitudes to current ones, i.e. at more than 3.000 m a.s.l. Besides, in a paleobiogeographic scenario, the analyses carried out through Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) and a similarity index (Jaccard) have shown the relationships between fossiliferous units and the degree of similarity between them. In general, regarding the fossiliferous units present in the Calahoyo Basin, it can be seen that the New Formation and the lower member of the Tafna Formation, tend to be related both to those characteristic units of the Bolivian Altiplano (Loc. Cerdas, Fm. Nazareno y Loc. Quebrada Honda) due to the presence of *Stenotatus* and *Prolagostomus*; and to those of the NOA (northwestern Argentina), due to the presence of *Macrochorobates*, *Eosclerocalyptus* sp., *Pyramiodontherium bergi*, *Neophanomys* (Formation Chiquimil, Formation Andalhuala, Formation Corral Quemado). These results can be explained since the whole basin presents a temporal extension which covers the middle–late Miocene, being characterized by taxa from both time periods. From a paleobiogeographical perspective, given the presence of some taxa with a wide distribution, and the fact that at a geological-structural level this area would not have suffered major changes, or been affected by large geographical barriers, it is able to hypothesize a biogeographical communication between the southern region of Argentina and Bolivia. Finally, the upper member of the Tafna Formation has been strongly related to the Pliocene units outcropping in Bolivia. Such faunal affinity, as above mentioned, may derive from a temporal correlation, as well from a similarity and continuity of environments and ecological characteristics between

the considered localities. This way, it is considered that this region started to pertain to the biogeographical domain of the Puna during the Pliocene.

Capítulo I

Introducción

I. Introducción

I.1. Introducción general

América del Sur es un subcontinente con una gran extensión geográfica, que incluye desde aproximadamente los 12° latitud Norte hasta los 56° de latitud Sur. Involucra una distancia norte-sur de casi 8.000 km, y una distancia este-oeste máxima de 5.000 km (latitud 6°00'25" S aproximada), incluyendo en esta última los actuales territorios de Colombia, Perú, Ecuador y Brasil (Croft, 2016).

Desde una perspectiva biogeográfica, América del Sur se caracteriza por presentar una gran heterogeneidad de climas y topografías (Roig-Juñent et al., 2006; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006; Garzzone et al., 2008; Hoorn et al., 2010; Gibb et al., 2016); a esto debe sumarse el aislamiento que sufrió durante gran parte del Cenozoico, hecho popularmente conocido como “*splendid isolation*” (ver Simpson, 1980). El comportamiento de América del Sur como “continente isla” involucró una duración de aproximadamente 80 Ma (Simpson, 1980; Flynn y Wyss, 1998) hasta la formación definitiva del Istmo de Panamá (Pascual, 1986, 2006; Webb, 2006; Woodburne, 2010) en torno a los 2,8 Ma (ver O'Dea et al., 2016). Sin embargo, en los últimos años la evidencia paleontológica ha mostrado una reducción en el tiempo de aislamiento, que ha llevado a algunos investigadores a proponer que éste tuvo una duración de 50 Ma (Ezcurra y Agnolín, 2012; Bacon et al., 2015). Asimismo, nuevas líneas de evidencia han sugerido que el aislamiento de Sudamérica durante el Cenozoico nunca fue completo, siendo interrumpido en numerosas ocasiones por

diferentes fases de intercambio faunístico (Ezcurra y Agnolín, 2012; Wilf et al., 2013; Pelegrin et al., 2018; ver citas incluidas en ellos).

Este conjunto de factores generaron un complejo escenario evolutivo y paleobiogeográfico que permitió, entre otras cosas, el origen y radiación de Litoperna, Notoungulata y Xenarthra, clados de mamíferos endémicos de América del Sur (Pascual, 2006; Croft, 2012; Goin et al., 2012). Xenarthra cuenta con sus primeros registros certeros en el Paleoceno tardío/Eoceno temprano (Gaudin y Croft, 2015). En la actualidad se reconocen 31 especies de Xenarthra vivientes, ubicadas en 15 géneros (Gaudin y McDonald, 2008; McDonald et al., 2008; Castro, 2014; Superina y Loughry, 2015). Esto contrasta notablemente con su diversidad fósil reconocida que incluye más de 200 géneros (Mones, 1986; McKenna y Bell, 1997; Superina y Loughry, 2015)

Xenarthra es uno de los clados más conspicuos de América del Sur, mostrando a lo largo de su historia evolutiva una alta diversificación y una importante frecuencia de registros en sedimentos continentales cenozoicos de América del Sur, Central y Norte (Scillato-Yané, 1986; Rose y Gaudin, 2010). La evidencia disponible sugiere que su origen fue en América del Sur, y posiblemente durante Cretácico inferior (Delsuc y Douzery, 2008). Sin embargo, la mayoría de los autores acepta que el origen de Xenarthra puede ubicarse en el Cretácico superior luego de la separación de Sudamérica y África, en torno a los 80–65 Ma (Vizcaíno y Bargo, 2014).

Desde una perspectiva filogenética, la condición de grupo monofilético de Xenarthra ha sido confirmada en varias oportunidades, en primera instancia

sobre caracteres morfológicos (Engelman, 1985; Gaudin, 1995, 2004), y luego a base de datos moleculares (e.g. Delsuc et al., 2001, 2002; Delsuc y Douzery, 2009). Son considerados como el grupo hermano de Afrotheria, o como parte integrante de los Atlantogenata (Asher et al., 2009; Meredith et al., 2011). Aunque también podrían constituir el grupo hermano de todos los demás Epitheria (O'Leary et al., 2013).

Xenarthra incluye dos grandes clados, Pilosa [Vermilingua (osos hormigueros) + Tardigrada=Folivora (perezosos) *sensu* Delsuc et al., 2001] y Cingulata (armadillos, pampatéridos, peltefilidos, paleopéltidos, pachyarmatéridos y gliptodontes (Delsuc et al., 2002; McDonald y Naples, 2007; Gaudin y Croft, 2015; Fernicola et al., 2018). Hasta el momento el registro más antiguo proviene del Paleoceno tardío/Eoceno temprano (ver Gelfo et al., 2009; Gaudin y Croft, 2015) y corresponde al Cingulata Dasypodidae *Riostegotherium yanei* (Bergqvist et al., 2004). Si bien el registro paleógeno de Xenarthra es bastante escaso y fragmentario, el inicio de las grandes radiaciones y diversificación taxonómica parecen estar estrechamente ligadas a ciertos acontecimientos climáticos-ambientales, en particular desde el Oligoceno (Delsuc et al., 2004; Gibb et al., 2016), aunque el registro paleontológico se vuelve mucho más completo a partir del Mioceno inferior (Gaudin y Croft, 2015).

En un contexto geográfico, la mayor parte del conocimiento de la historia evolutiva de este clado proviene del sur de Sudamérica (Carlini et al., 2005; Croft et al., 2016), principalmente de las unidades aflorantes en la Patagonia

Argentina y en la Costa Atlántica de la Región Pampeana de Argentina, las que constituyen en muchos casos las secciones tipo de las unidades bioestratigráficas reconocidas para el Cenozoico superior sudamericano (Tonni y Carlini, 2008; Cione et al., 2007, 2015). Cabe destacar, sin embargo, que en los últimos años se incrementó notablemente el conocimiento en latitudes medias y bajas de Sudamérica, entre ellas Brasil (Simpson y Paula Couto, 1981; Negri, 2004; Negri y Ferigolo, 2004; Cozzuol, 2006; Porpino et al., 2010, 2014), Perú (Ciancio et al., 2013; Tejada et al., 2015; Antoine et al., 2016), Colombia (Carlini et al., 1997; Villarroel, 2000; Zurita et al., 2012; Amson et al., 2016) y Venezuela (Bocquentin-Villanueva, 1984; Carlini et al., 2006 a, b, 2008 a, c; Rincón et al., 2015). Esta mejora en el conocimiento también incluyó áreas andinas y sub-andinas de Bolivia (Croft et al., 2009, 2016; Pujos et al., 2012; Boscaini et al., 2019; Cuadrelli et al., 2020), norte de Chile (Croft et al., 2004, 2007; Canto et al., 2008; Rojas et al., 2012), el noroeste de Argentina (Esteban y Nasif, 1996; Reguero y Candela, 2008, 2011; Bonini et al., 2017; Zurita et al., 2017; Quiñones et al., 2019) y los Andes centrales de Argentina (Contreras y Baraldo, 2011; Contreras et al., 2013). Esto es particularmente evidente entre los 30° y 15° S, en donde diversos autores han reportado en los últimos años numerosas localidades neógenas portadoras de una abundante paleofauna (algunas de ellas a más de 2.500 m s.n.m. en la actualidad) en las cuales los xenartros son uno de los clados mejor representados. Entre estas localidades se destacan las siguientes, que en orden cronológico son: Chucal en el norte de Chile (Croft et al., 2004, 2007), Cerdas (Croft et al., 2009, 2016), Quebraba

Honda (Croft et al., 2011, 2013) e Inchasi en el sur de Bolivia (MacFadden et al., 1994; Anaya y MacFadden, 1995; Saint André et al., 2010), Valle de Santa María, Chiquimil, Andalhuala y Uquía en la región Noroeste de Argentina (Reguero y Candela, 2011; Esteban et al., 2014, 2017), con afloramientos de antigüedades asignables al lapso Mioceno inferior–Plioceno (ca. 18–2,5 Ma) (ver Marshall et al., 1984; Reguero y Candela, 2011; Esteban et al., 2014, 2017).

Si bien el estudio paleontológico de estas localidades, actualmente ubicadas entre los 2.300 y 3.800 m s.n.m., es aun escaso comparado con el conocimiento de otras de menor altitud (e.g. regiones Pampeana y Mesopotámica de Argentina), la evidencia sugiere la existencia de un complejo escenario paleobiogeográfico durante gran parte del Neógeno y Pleistoceno (Marshall et al., 1984; Reguero y Candela, 2011; Esteban et al., 2014; Zurita et al., 2017; Quiñones et al., 2019). Sin embargo, las paleoaltitudes inferidas para esas localidades durante el Neógeno estuvieron entre los 750 y 2.000 m s.n.m. (ver, entre otros, MacFadden et al., 1994; Anaya y MacFadden, 1995; Charrier et al., 2005; Jordan et al., 2010; Garzione et al., 2014; Cadena et al., 2015)

Particularmente, la provincia de Jujuy (Argentina) posee una de las secuencias continentales que abarca el lapso Mioceno superior–Pleistoceno más importante de Sudamérica, en áreas que actualmente se encuentran cercanas a los 2.700 m s.n.m. (Pingel et al., 2012). Más precisamente, en la Quebrada de Humahuaca (Cordillera Oriental) se encuentran las localidades de Uquía, Esquina Blanca, Chucalezna, San Roque y Maimará (ver Salfity et al.,

1984; Reguero et al., 2007; Reguero y Candela, 2008, 2011; Pujos et al., 2012; Pingel et al., 2012; Abello et al., 2015; Galli et al., 2016; Bonini et al., 2017). En estas localidades afloran varias unidades litoestratigráficas en las que se han registrado una gran diversidad de vertebrados principalmente mamíferos, en las que los xenartros constituyen un clado que necesita, en la mayoría de los grupos, de un estudio con mayor profundidad, en parte porque los materiales son bastante fragmentarios o porque no han sido estudiado en detalle (ver Reguero y Candela, 2008, 2011; Pujos et al., 2012).

Por lo tanto, a pesar del restringido conocimiento que existe sobre la diversidad de Xenarthra del Neógeno superior de la Quebrada de Humahuaca en la provincia de Jujuy, existen otras localidades que han demostrado poseer un gran potencial paleontológico, especialmente en aquellas regiones de altura ubicadas en el extremo noroeste de Jujuy en la Puna norte (Camacho et al., 2015 a, b). En este contexto, y recientemente, Zurita et al. (2017) y Quiñones et al. (2019) dieron a conocer los primeros hallazgos de Xenarthra fósiles de dos nuevas localidades (Calahoyo y Casira) ubicadas en el extremo oriental de la Puna. Estos fueron exhumados de niveles de la Formación Tafna (Turner, 1964, ver discusión en este trabajo) y el ensamble de perezosos y cingulados sugirió una antigüedad correspondiente al Mioceno tardío–Plioceno para esta secuencia (Zurita et al., 2017; Quiñones et al., 2019). Además, recientemente se dio a conocer un nuevo nivel fosilífero en la localidad de Calahoyo, el que fue asignado mediante el registro fósil al Mioceno medio (ver Quiñones et al.,

2019). En síntesis, la evidencia sugiere que toda la secuencia incluye desde el Mioceno medio al Plioceno.

En este marco, los recientes hallazgos de fósiles en estas dos nuevas localidades con un buen control geográfico y estratigráfico, brindó la oportunidad de realizar una revisión con criterios sistemáticos modernos de los xenartros en una región muy poco conocida como lo es la Puna en la Cordillera Oriental de Argentina. A su vez, permitió llevar a cabo un análisis detallado de la distribución estratigráfica de los distintos taxones de perezosos y cingulados reconocidos, como así también establecer las posibles correlaciones entre las asociaciones de xenartros reconocidas para las localidades de Casira y Calahoyo. Esto también permitió, en última instancia, establecer comparaciones confiables con la diversidad de Xenarthra reconocida para el Mioceno superior–Plioceno de las regiones Pampeana y Noroeste de Argentina, remarcando diferencias y similitudes.

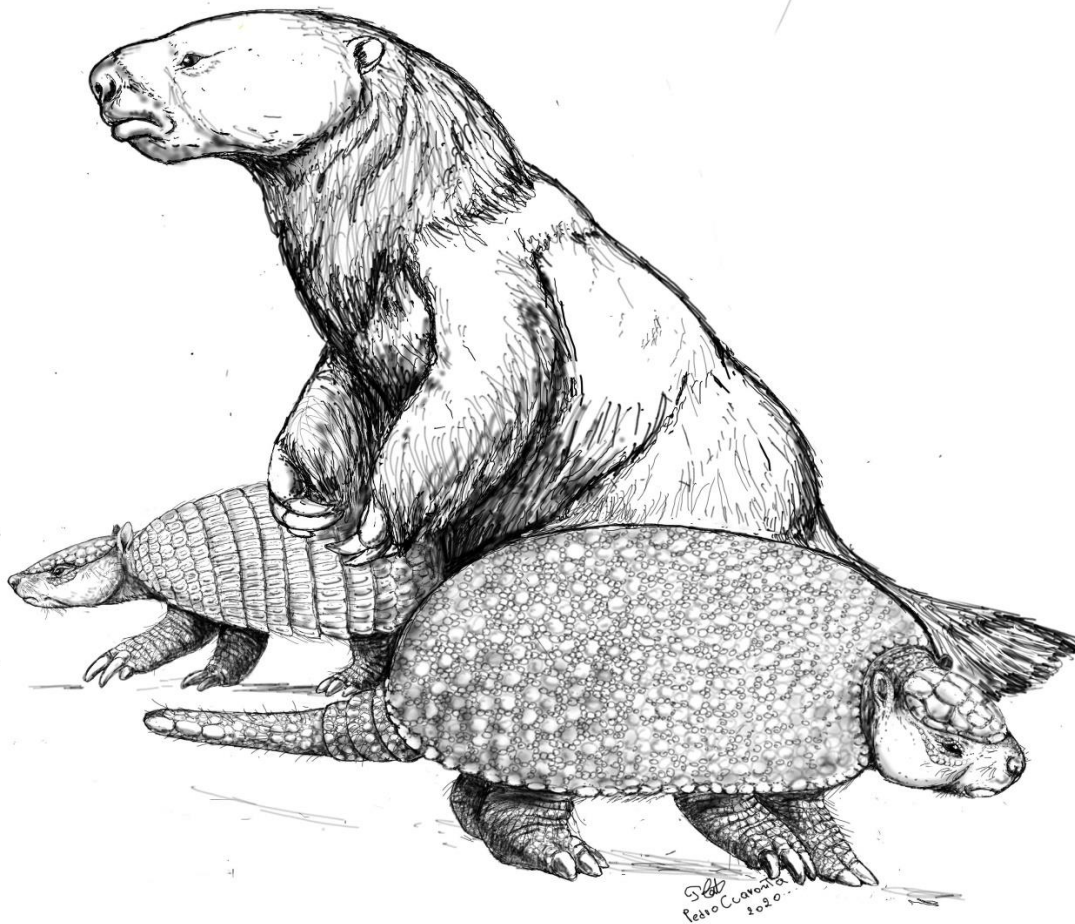


Figura 1.1. Reconstrucción de Xenarthra extintos. Créditos: Pedro Cuarenta.

I.2. Objetivos

I.2.1. Objetivo General:

Llevar a cabo un estudio de la diversidad de Xenarthra registrada en la Formación Tafna (Mioceno tardío–Plioceno) en las localidades de Casira y Calahoyo (provincia de Jujuy) y establecer comparaciones principalmente con aquella registrada en las formaciones Monte Hermoso, Chapadmalal y El Polvorín, provincia de Buenos Aires.

I.2.2. Objetivos Específicos:

- 1- Realizar trabajos de prospección y colecta paleontológica en la Formación Tafna (localidades Casira y Calahoyo) a fin de obtener nuevos especímenes con control geográfico y estratigráfico preciso.
- 2- Determinar la paleodiversidad de Xenarthra presente en la Formación Tafna del norte de la provincia de Jujuy.
- 3- Comparar los ensambles de Xenarthra de las localidades de Casira y Calahoyo (provincia de Jujuy) con el objeto de establecer inferencias biocronológicas.
- 4- Establecer comparaciones entre Xenarthra de la Formación Tafna con aquellos conocidos para las formaciones Monte Hermoso, Chapadmalal y El Polvorín (provincia de Buenos Aires). Adicionalmente, con Xenarthra reconocidos para las formaciones Chimiakil, Andalhuala y Corral Quemado (provincias de Tucumán y Catamarca), Uquía y Maimará (provincia de Jujuy).

5- Realizar inferencias paleoambientales a base de los requerimientos ecológicos de los taxones registrados.

I.3. Hipótesis

1- La diversidad de Xenarthra reconocida para la localidad de Casira es diferente a aquella registrada en la localidad de Calahoyo.

2- Xenarthra de la localidad de Casira indican una edad más joven para la Formación Tafna con respecto a Calahoyo.

3- El ensamble de Xenarthra reconocido para la Formación Tafna muestra similitudes taxonómicas con aquellos registrados en las formaciones Andalhuala, Corral Quemado (provincias de Tucumán y Catamarca), Uquía y Maimará (provincia de Jujuy) y se diferencia de aquel registrado en las formaciones Monte Hermoso, Chapadmalal y El Polvorín.

Capítulo II

Materiales y

Métodos

II. Materiales y Métodos

Los materiales estudiados en la presente Tesis Doctoral se encuentran depositados en el Museo de Geología, Mineralogía y Paleontología, Instituto de Geología y Minería, Universidad Nacional de Jujuy (San Salvador de Jujuy, Argentina), bajo el acrónimo JUY-P. Cabe resaltar que la mayoría de los xenartros que conforman esta colección no habían sido estudiados, por lo que permanecían inéditas hasta la fecha, en tanto gran parte de ellos fueron colectados en trabajos de campo enmarcados en este trabajo de Tesis. Un listado completo de los materiales estudiados se encuentra en la revisión sistemática (Capítulo V), así como en el Apéndice 1.

II.1. Abreviaturas y Acrónimos

N: norte.

S: sur.

NOA: noroeste argentino.

GIBA: Gran Intercambio Biótico Americano.

Fm.: Formación.

ISC: INTERNATIONAL STRATIGRAPHIC CHART 2020.

ca.: *circa*, alrededor de.

Ma: *Mega-annum*, millones de años.

GSSP: *Global Boundary Stratotype Section and Point*.

m s.n.m.: metros sobre el nivel del mar.

SALMAS: *South American Land Mammal Ages*.

II.2. Repositorios y abreviaturas institucionales

➤ Argentina

CTES-PZ: Paleozoología Corrientes, Colecciones Paleontológicas de la UNNE "Dr. Rafael Herbst", Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes.

FM: Museo Municipal "Carlos Darwin", Punta Alta, Buenos Aires.

JUY-P: Museo de Geología, Mineralogía y Paleontología, Instituto de Geología y Minería, Universidad Nacional de Jujuy, San Salvador de Jujuy.

MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (Buenos Aires), Sección Paleontología Vertebrados, Buenos Aires.

MBM-PV: Museo Provincial de Ciencias Naturales "Bartolomé Mitre", Ciudad de Córdoba, Córdoba.

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

MMP: Museo Municipal de Ciencias Naturales del Mar del Plata "Lorenzo Scaglia", Mar del Plata, Buenos Aires.

PVL: Paleontología Vertebrados Lillo, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto "Miguel Lillo". Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán, Tucumán.

PV-UNS: Colección Paleontológica de la Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Buenos Aires.

UNSa: Museo de Ciencias Naturales "Lic. Miguel Angel Arra", Salta.

➤ Bolivia

MNHN-BOL: Museo Nacional de Historia Natural de Bolivia. La Paz.

UATF: Universidad Autónoma Tomás Frías, Potosí.

➤ **Estados Unidos de América**

VPPU: Yale Peabody Museum of Natural History in New Haven, Connecticut.

II.3. Trabajo de gabinete

II.3.1. Análisis sistemático

Este trabajo tuvo sus inicios con la recopilación bibliográfica y el estudio del material depositado en las colecciones de diferentes museos e instituciones (e.g. Colección Paleontológica de la Universidad Nacional de Jujuy; Museo Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires “Bernardino Rivadavia”, Museo de Ciencias Naturales de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia”, Museo de La Plata, Colección Paleontológica de Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto “Miguel Lillo” de Tucumán, Museo de Ciencias Naturales “Lic. Miguel A. Arra” provincia de Salta), referidos a restos fósiles de Xenarthra provenientes de las unidades asignables cronológicamente al lapso Mioceno y Plioceno en la provincia de Jujuy (e.g. formaciones Uquía y Maimará, Quebrada de Humahuaca y Formación Tafna, Puna Oriental) con el fin de obtener un listado completo y actualizado de los taxones presentes en dichas unidades.

Cada ejemplar de esta Tesis Doctoral fue sometido a estudios comparativos a fin de reconocer su identidad taxonómica. Las comparaciones fueron hechas por medio de bibliografía de referencia y/o por comparación directa con los especímenes tipo de cada taxón. A su vez, se utilizaron ejemplares referidos a estos mismos taxones, para lo cual también fueron consultadas distintas instituciones del país.

En cuanto a los aspectos sistemáticos, se optó por seguir las propuestas tradicionales para los clados Cingulata y Folivora. En el caso de Cingulata, se siguieron aquellas de Paula Couto (1979), Scillato-Yané, 1980, 1982, 1986; McKenna y Bell (1997), Fernicola (2008) y Zurita et al. (2013 a), mientras que para Folivora se tuvieron en cuenta las propuestas de Gaudin (2004) y Gaudin y McDonald (2008).

Para la descripción de los materiales, se consideró la terminología anatómica propuesta por diferentes autores. Para las descripciones de la coraza dorsal de Cingulata Glyptodontidae, se siguió la propuesta de Porpino et al. (2014) (Fig. 2.1), mientras que para Dasypodidae se tuvo en cuenta la terminología utilizada por Carlini et al. (1997) y Soibelzon et al. (2010, 2012) (Fig 2.2).

Por otro lado, para la descripción morfológica de los osteodermos (Fig. 2.3) se siguió a Gillette y Ray (1981), Scillato-Yané (1982), Hill (2006), Zurita (2007a), Krmpotic et al. (2009), Porpino et al. (2010, 2014) y Ciancio et al. (2013, 2017). En cuanto a la nomenclatura utilizada para la descripción de la anatomía craneana de los folivoros Mylodontinae, se siguieron los trabajos de Esteban (1996), De Iuliis et al. (2017) y Boscaini et al. (2019); mientras que para Megatheriinae se tuvo en cuenta a Carlini et al. (2002) y Pujos et al. (2012). Para el postcráneo de Mylodontinae, se ha adoptado la terminología presente en trabajos de De Iuliis et al. (2008), Brandoni (2009), McAfee (2016) y Püschel et al. (2017), y para Thalassocninae se siguió a Amson et al. (2015 a, b).

Los ejemplares analizados fueron fotografiados con cámara digital (*Kodak PIXPRO AZ651*), medidos con calibre manual “Vernier”, con un rango

de error de 0,5 mm y figurados (tratamiento de las fotos con Photoshop CS5 Extended y Adobe Illustrator).

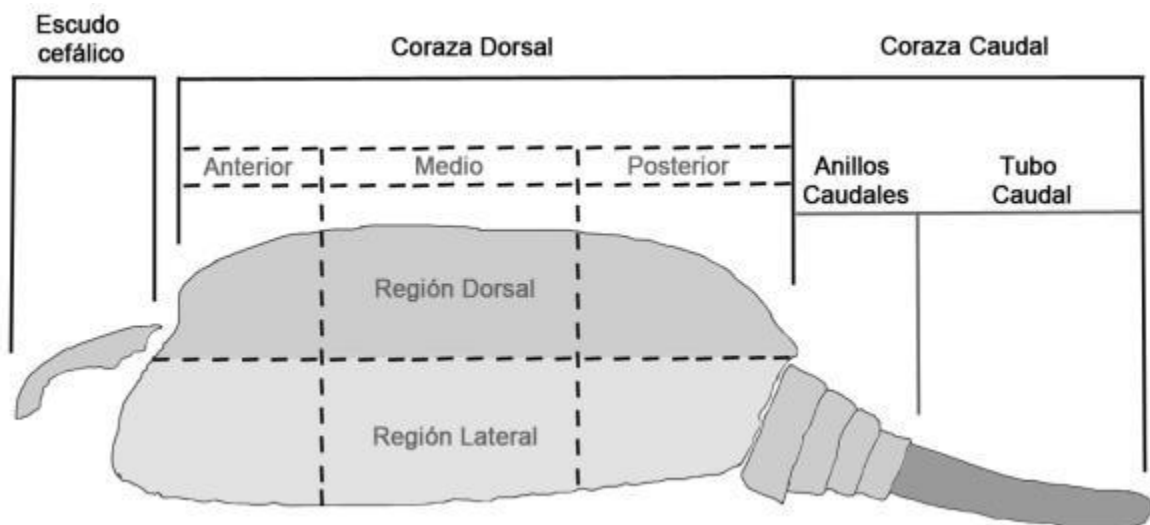


Figura 2.1. Descripción gráfica utilizada para la coraza de Glyptodontidae.

Tomado y modificado de Porpino et al. (2014).

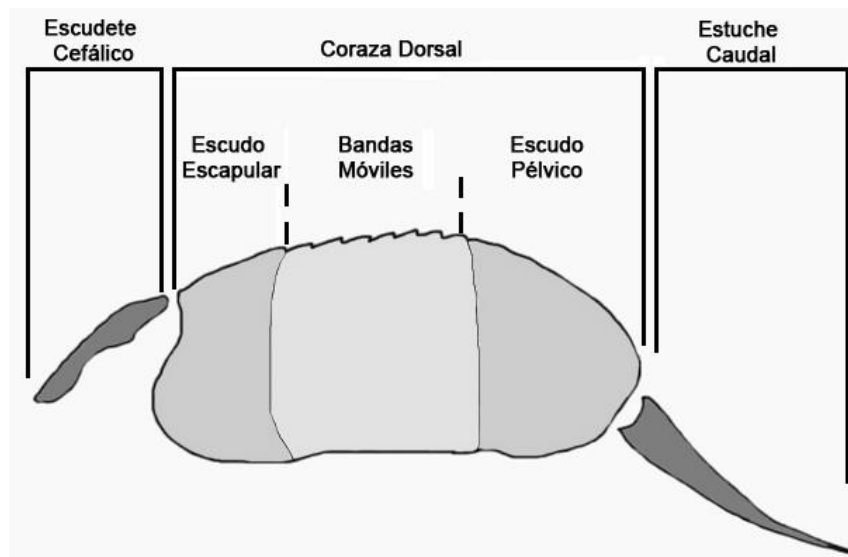


Figura 2.2. Descripción gráfica utilizada para la coraza de Dasypodidae. Tomado

y modificado de Soibelzon et al. (2010).

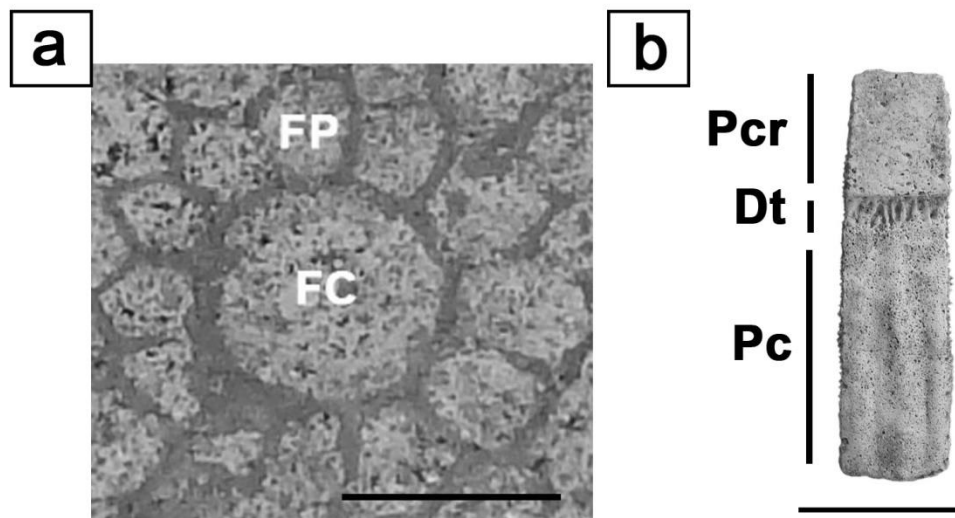


Figura 2.3. Detalle de osteoderms. a) de Glyptodontidae, b) de Dasypodidae. **Abreviaturas:** Dt, depresión transversal; FC, figura central; FP, figura periférica; Pc, porción caudal; Pcr, porción craneal. **Escala:** 20 mm.

II.3.1.1. Medidas

A continuación se detallan las dimensiones lineales obtenidas en los especímenes estudiados. Todas las medidas están expresadas en mm (excepto que se indique lo contrario). (Apéndice 2)

➤ Craneanas:

- 1) Longitud total (LT): esta medida se obtiene en vista palatal, desde el borde posterior del cóndilo occipital hasta el borde anterior del premaxilar.
- 2) Longitud palatina (LP): se obtiene desde el borde anterior de las apófisis palatinas del maxilar hasta la escotadura postpalatina.

- 3) Longitud de la serie dentaria (LSD): desde el borde anterior del Cf (en caso de no preservarse esta estructura se toma el alvéolo) al borde posterior del Mf4 (en caso de no preservar, se toma el alvéolo).
- 4) Longitud de la serie de molariformes (LSM): medida tomada desde el borde anterior del Mf1 (en caso de no preservarse esta estructura se toma el alvéolo) al borde posterior del Mf4 (en caso de no preservar, se toma el alvéolo).
- 5) Ancho anterior del paladar (AAP): esta medida se obtiene en vista palatal entre los bordes internos de los caniniformes.
- 6) Ancho posterior del paladar (APP): esta medida se obtiene en vista palatal entre los bordes internos de los Mf4.
- 7) Ancho máximo del hocico (AH): esta medida se obtiene en vista dorsal por delante del proceso postorbital a nivel de los maxilares
- 8) Ancho mínimo postorbital (AMP): esta medida se obtiene en vista dorsal por detrás del proceso postorbital a nivel de la porción más angosta del extremo anterior del frontal.
- 9) Altura del cráneo (AC): esta medida se obtiene en vista occipital en sentido dorso-ventral, desde el margen dorsal del cráneo hasta el margen ventral del *foramen magnum*.
- 10) Altura del hocico (AIH): esta medida se obtiene en vista lateral en sentido dorso-ventral a nivel del borde anterior del Cf1 se traza una línea vertical en sentido dorsal.
- 11) Diámetro bicondiloideo interno (DBI): esta medida se obtiene en vista occipital desde los bordes laterales del *foramen magnum*.

12) Diámetro bicondiloideo externo (DBE): esta medida se obtiene en vista occipital desde los bordes laterales de los cóndilos occipitales.

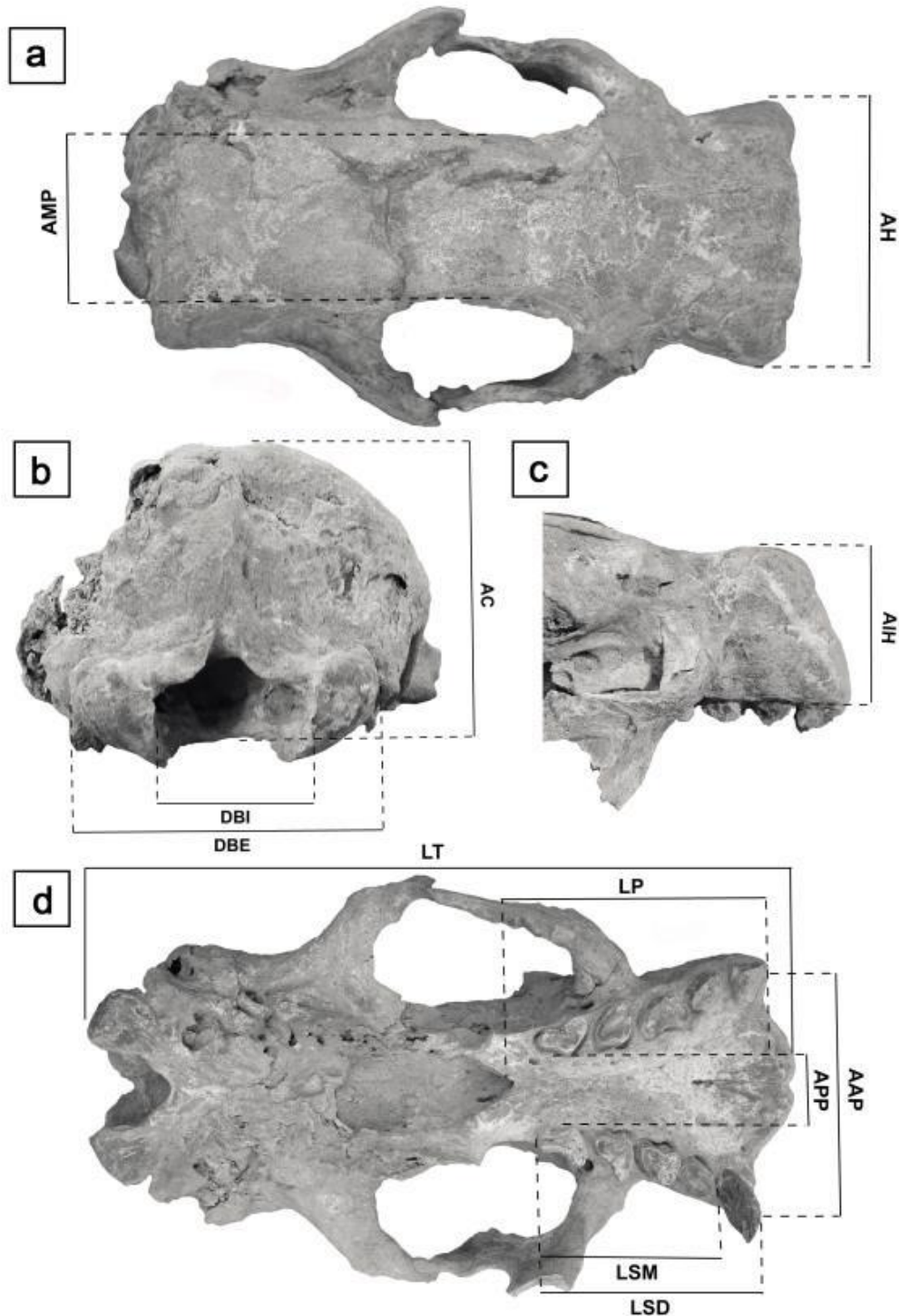


Figura 2.4. Dimensiones del cráneo y dentición (modificado de Esteban, 1996). En vista: **a)** dorsal, **b)** posterior, **c)** lateral y **d)** ventral.

➤ **Mandibulares:**

- 13) Altura de la rama mandibular (ARM): esta dimensión se toma en la cara lateral a nivel del límite entre el mf2-mf3, ya que a este nivel se encuentra la mayor altura mandibular.
- 14) Longitud total (LT): medida tomada desde el margen predentado hasta el borde posterior del cóndilo.
- 15) Longitud de la serie dentaria (LSD): desde el borde anterior del cf (en caso de no preservarse esta estructura se toma el alvéolo) al borde posterior del mf3 (en caso de no preservar, se toma el alvéolo).
- 16) Largo de la serie de molariformes (LSM): medida tomada desde el borde anterior del mf1 (en caso de no preservarse esta estructura se toma el alvéolo) al borde posterior del mf4 (en caso de no preservar, se toma el alvéolo).
- 17) Longitud pre-dentaria (Lp): esta medida se obtiene desde el margen anterior pre-dentado hasta el borde anterior del caniniforme.
- 18) Ancho del margen pre-dentado (Ami): esta medida se obtiene en vista oclusal de forma transversal desde ambos bordes laterales del margen pre-dentado

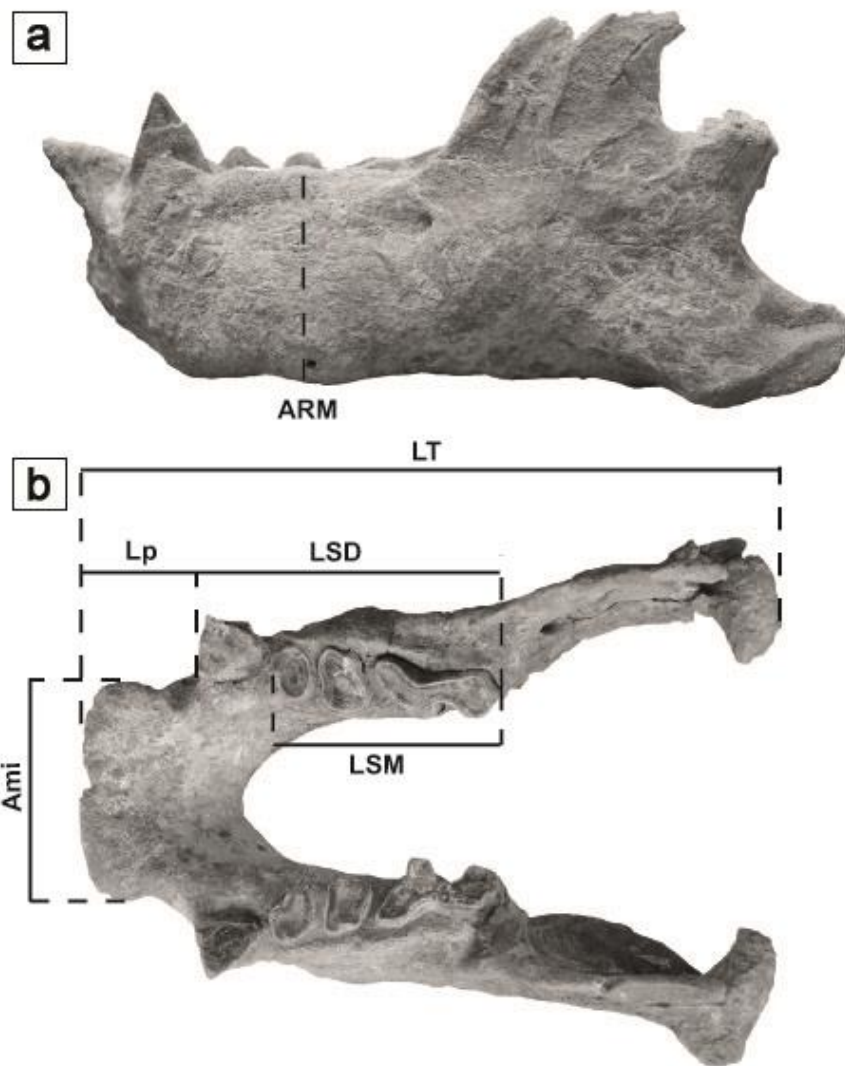


Figura 2.5. Dimensiones de la mandíbula y dentición (modificado de Esteban, 1996). En vista: **a)** lateral, **b)** oclusal.

➤ **Postcráneo:**

- 19) Longitud máxima del fémur (LTF): distancia máxima desde el borde proximal de la cabeza femoral al cóndilo medial.
- 20) Ancho distal del fémur (ADF): distancia máxima desde el punto más saliente lateral-interno al punto más saliente lateral-externo de la extremidad distal.
- 21) Longitud máxima de la ulna (LTU): distancia máxima próximo-distal.

- 22) Longitud máxima del radio (LTR): distancia máxima próximo-distal.
- 23) Longitud máxima del astrágalo (LTA): en vista fibular distancia del límite más saliente proximal de la faceta odontoidea al límite más saliente distal de la carilla calcáNeal externa.
- 24) Ancho máximo del astrágalo (ATA): distancia máxima de la faceta discoide.
- 25) Ancho proximal del fémur (APF): distancia máxima desde el punto más saliente lateral-interno al punto más saliente lateral-externo de la extremidad proximal.

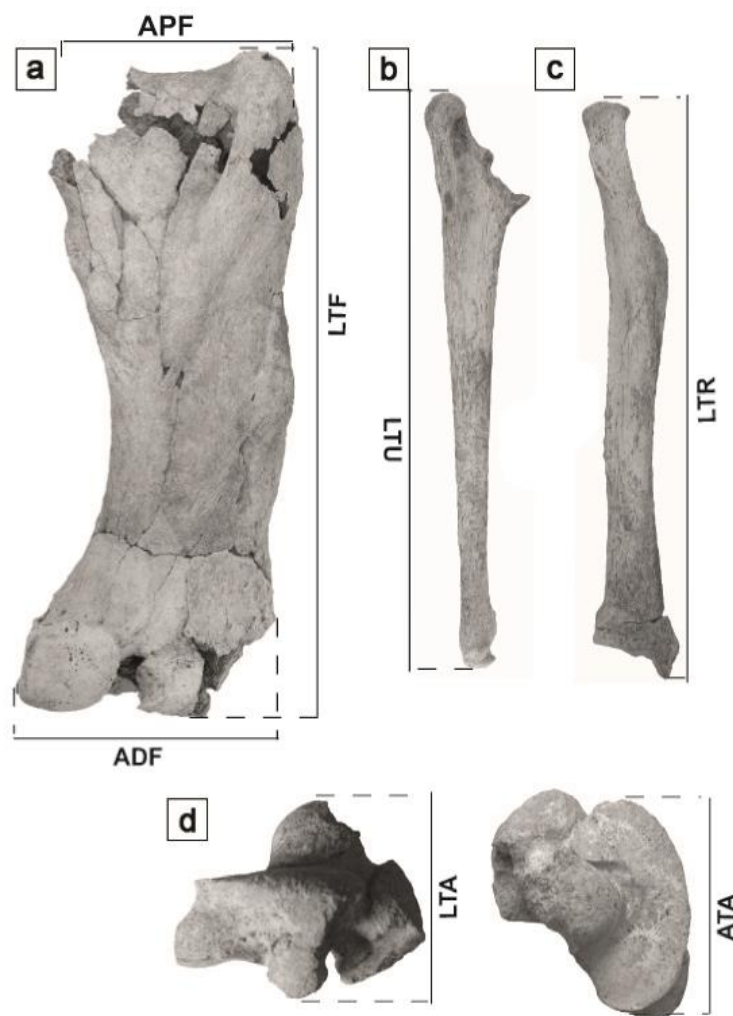


Figura 2.6. Dimensiones del postcráneo: a) fémur, b) ulna, c) radio y d) astrágalo.

➤ **Coraza dorsal:**

- 26) Longitud de la coraza con curva (LcC): distancia desde la escotadura cefálica hasta la escotadura caudal, siguiendo la circunferencia dorsal de la coraza.
- 27) Longitud de la coraza sin curva (LsC): distancia desde la escotadura cefálica hasta la escotadura caudal en línea recta.

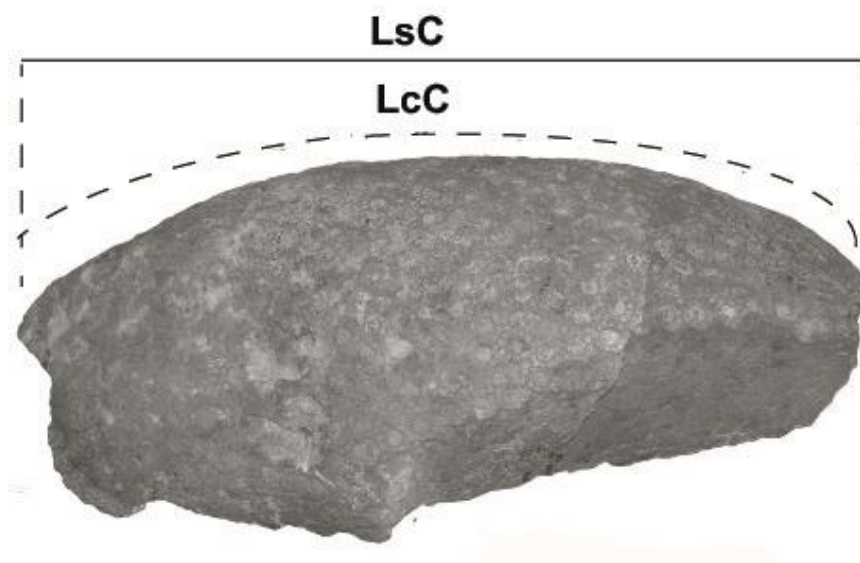


Figura 2.7. Dimensiones de la coraza dorsal de Glyptodontidae (modificado de Zurita et al., 2007). En vista lateral.

➤ **Tubo caudal:**

- 28) Longitud total (LT): distancia máxima en sentido próximo-distal del tubo caudal
- 29) Ancho del tubo a nivel: a) proximal; b) medio; c) distal (ANT).

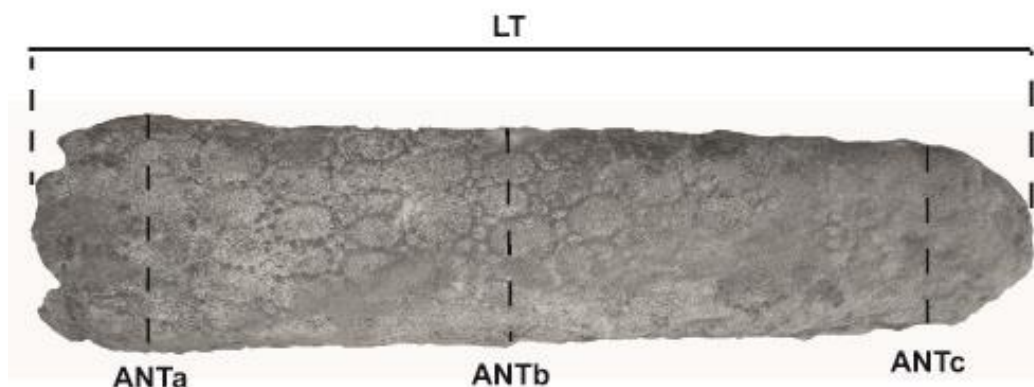


Figura 2.8. Dimensiones del tubo caudal de Glyptodontidae (modificado de Zurita et al., 2007).

II.3.2. Metodología del análisis bioestratigráfico, paleobiogeográfico y comparaciones paleofaunísticas

Todos los ejemplares bajo estudio presentan un buen control de procedencia estratigráfica y geográfica. Una vez reconocidas y ubicadas las localidades bajo estudio (Calahoyo y Casira) se confeccionó un mapa geológico actualizado (ver Capítulo IV) en el que se situaron estas localidades y se mapearon los afloramientos de las unidades estratigráficas reconocidas (Quiñones et al., 2019). A partir de la información de la procedencia geográfica y estratigráfica precisa de los materiales recolectados y el mapeo de la distribución geográfica de los afloramientos asignables a la Formación Tafna y a una nueva unidad reconocida (ver Capítulo IV), se procedió a la comparación del conjunto de Xenarthra identificado en cada localidad fosilífera. Esto también incluyó la comparación con los conjuntos de taxones reconocidos de otros yacimientos neógenos de la Argentina, Bolivia y Chile. Para esto se hizo énfasis en las localidades de la Quebrada de Humahuaca (Chucalezna, Esquina Blanca, Maimará, San Roque, Uquía, provincia de Jujuy) y aquellas

del Neogeno de los Valle inter e intramontanos del centro y norte de Catamarca (Entre Ríos y Andalhuala del Valle de Santa María; Puerta Corral Quemado, Valle de Hualfín). De igual modo, se estableció la diversidad de *Xenarthra* reconocida para el mismo lapso (Mioceno tardío–Plioceno) en las principales localidades de la provincia de Buenos Aires (e.g. Monte Hermoso, Mar del Plata y Olavarría). Adicionalmente, se incluyeron comparaciones con *Xenarthra* de otras unidades equivalentes, entre ellas: Cerdas, Nazareno, Quebrada Honda, Inchasi, Potamata-Ayte y Ayo Ayo-Viscachani (Bolivia) y Chucal (Chile).

Posteriormente, con el objetivo de actualizar el conocimiento de la diversidad de géneros de mamíferos continentales presentes en las localidades en estudio, y establecer la relación y comparar afinidades de estas localidades con otras unidades geológicas referidas al Mioceno–Plioceno, se llevaron a cabo dos métodos aplicados para este tipo de comparaciones: un análisis de parsimonia de endemismos (PAE) y un análisis de similitud (Jaccard).

Si bien en Argentina afloran numerosas unidades que registran restos de mamíferos y están referidas al lapso Mioceno–Plioceno, para este estudio se seleccionaron solo cinco unidades: tres de la provincia Catamarca (Formación Andalhuala, Formación Chiquimil y Formación Corral Quemado) y dos de la provincia de Buenos Aires (Formación Monte Hermoso, Formación Chapadmalal). Por otro lado, se incluyeron seis unidades de países limítrofes: la Formación Chucal de Chile; la Formación Umala, Formación Nazareno y las localidades fosilíferas de Cerdas, Inchasi, Quebrada Honda en Bolivia. Estas unidades han sido incluidas dentro del lapso Mioceno–Plioceno, contando la mayoría con datos radiométricos y una alta diversidad de mamíferos (Apéndice 4). La fauna registrada en la Formación El Polvorín de la localidad de Olavarría

no fue tomada en cuenta, dado que la actualización de su diversidad faunística está en progreso y todo indica que se podría tratar de una unidad más joven.

La diversidad de mamíferos de las unidades incluidas en este análisis se obtuvieron a partir de datos bibliográficos. Allí se contabilizaron 26 géneros para la Formación Chiquimil (ver Esteban y Nasif, 1999; Reguero y Candela, 2011; Esteban et al., 2014; Nasif et al., 2019); 38 para la Formación Andalhuala (ver Cabrera, 1944; Marshall y Patterson, 1981; Brandoni y Carlini, 2009; Forasiepi et al., 2009; Reguero y Candela, 2011; Bonini, 2014; Esteban et al., 2014; Bonini et al., 2016; Esteban et al., 2019); 17 géneros para la Formación Corral Quemado (ver Cabrerías, 1944; Marshall y Patterson, 1981; Reguero y Candela, 2011; Esteban et al., 2014, 2019); 66 para la Formación Monte Hermoso (Ver Zurita y Tomassini, 2006; Tomassini et al., 2013); 41 géneros en la Formación Chapadmalal (Peña, 1997; Quintana, 2008; Oliva et al., 2010; Miño Boilini et al., 2011; Elissamburu et al., 2011; Zurita et al., 2011; Taglioretti et al., 2014; Isla et al., 2015); 25 géneros en Quebrada Honda (ver Croft, 2007, Croft et al., 2011, 2013; Pujos et al., 2011, 2014; Brandoni, 2014; Brandoni et al., 2018); 14 para la Formación Umala (Saint-André, 1994; Saint-André et al., 2010; Pujos et al., 2016); 12 para la asociación fosilífera de la localidad de Inchasi (MacFadden et al., 1993; Anaya y MacFadden, 1995); 9 géneros para la Formación Nazareno (Oiso, 1991, Croft y Anaya, 2020); 8 géneros para la localidad de Cerdas (Croft et al., 2009, 2016); y 12 para la Formación Chucal (Croft et al., 2004, 2007) (Apéndice 5).

Como se mencionó anteriormente, con los datos recopilados se realizó un análisis de parsimonia utilizando la metodología Parsimony Analysis of Endemicity (PAE, Rosen, 1988). Este es un método sugerido originalmente por

Rosen (1984) y desarrollado por Rosen (1988) y por Rosen y Smith (1988), siendo posteriormente modificado por Craw (1988), Cracraft (1991) y Morrone (1994). Consiste en obtener las distribuciones de distintos taxones monofiléticos que habitaron un conjunto de áreas que se pretende analizar. Para esto se construyó una matriz de presencia (1) y ausencias (0) de géneros (Apéndice 3), donde las columnas representaron los taxones (caracteres) y las filas las áreas comparadas (unidades geológicas); para enraizar el árbol se incorporó una unidad adicional (Unidad hipotética) en que se consideró ausente a todos los taxones. Además, las unidades bajo estudio en esta tesis, fueron consideradas como unidades por separado para un mejor análisis. Al mismo tiempo, solo se tuvieron en cuenta aquellos géneros que se encontraban presentes en dos o más unidades, eliminándose aquellos que se registraron en una sola unidad, en cuanto a las localidades con muy pocos taxones respecto a las demás, fueron omitidas del análisis o, de ser posible, se fusionaron (Rosen, 1988). De esta forma, la matriz quedó constituida por 14 unidades y 72 géneros (Apéndice 3). Para el análisis de parsimonia se utilizó el software TNT (Tree Analysis Using New Technology; Goloboff et al., 2008). Se realizó una búsqueda exacta utilizando la regla de colapsamiento de “minimum length”. El soporte de las ramas fue basado en un análisis de Jackknife. A fin de caracterizar las áreas se utilizaron las especies exclusivas (sinapomorfías) para cada área, que equivalen a un clado. Así con la aplicación de este método se obtuvo un cladograma de áreas que representó una hipótesis de relación entre las áreas de endemismo que forman parte del análisis.

En el análisis de similitud (Jaccard), las áreas son agrupadas mediante algoritmos matemáticos que muestran las distancias relativas entre grupos en

relación con su composición taxonómica y consideran los taxones compartidos, así como ausencias compartidas y especies únicas. Esto lo diferencia de PAE que se basa exclusivamente en especies compartidas. Para construir la matriz de similitud al igual que en el análisis anterior se codificaron las presencia (1) y ausencias (0) de géneros, donde las columnas representaron los taxones (caracteres) y las filas las áreas comparadas (unidades geológicas), para este análisis las unidades bajo estudio en esta tesis, fueron consideradas como unidades por separado. Se aplicó el coeficiente de Jaccard, comúnmente utilizado en comparaciones faunísticas (Van Jaarsveld et al., 1998) y se construyó el dendrograma mediante el método de agrupamiento promedio no ponderado (UPGMA). Se obtuvo el coeficiente cofenético para evaluar el grado de distorsión del análisis. Los análisis de conglomerados fueron realizados mediante el programa PAST (Hammer et al., 2001).

II.4.Trabajo de campo

Desde el inicio de esta tesis se llevaron a cabo dos viajes de campaña a cada una de las localidades, Casira y Calahoyo (provincia de Jujuy), en donde se encuentran los afloramientos paleontológicos bajo estudio. Para la prospección y extracción de los restos fósiles en estas localidades se dispuso del permiso paleontológico correspondiente, otorgado por la Secretaría de Cultura de la Provincia de Jujuy. Durante estas campañas se colectaron numerosos ejemplares (más de 50), de los cuales 19 fueron analizados taxonómicamente en este trabajo (ver Capítulo V).

Los materiales recuperados en las campañas realizadas en ambas localidades se encuentran en préstamo en la colección CTES-PZ

(Paleozoología Corrientes, Colecciones Paleontológicas de la UNNE "Dr. Rafael Herbst", Corrientes) para su estudio. Conjuntamente con el desarrollo del estudio taxonómico, los ejemplares fueron preparados e ingresados al listado de la colección del Museo de Geología, Mineralogía y Paleontología, Instituto de Geología y Minería, Universidad Nacional de Jujuy (San Salvador de Jujuy), bajo el acrónimo JUY-P.

Durante las campañas efectuadas en ambas localidades se realizaron perfiles estratigráficos en cada una de las zonas reconocidas como fosilíferas, describiéndose la litología, textura, tipos de contactos y rumbo e inclinación de los estratos. En éstos se destacó además la presencia de restos fósiles, así como de estructuras sedimentarias haciendo énfasis en los estratos tobáceos (ver Capítulo IV); con estos datos se confeccionó un perfil general en cada una de las áreas, las cuales sirvieron de guía para vincular los niveles fosilíferos y tobáceos muestreados en las dos localidades Casira y Calahoyo.

Al mismo tiempo, se prospectaron grandes superficies en ambas localidades, recolectándose los restos de vertebrados fósiles, diferenciando para cada uno de ellos su respectiva procedencia. Los niveles portadores fueron ubicados estratigráficamente de acuerdo a los perfiles locales realizados. Asimismo, se registró la ubicación geográfica de todos los restos mediante el uso de GPS modelo *Garmin Map 60 CSX*.

Capítulo III

Antecedentes

III. Antecedentes

III.1. Geología y estratigrafía

A partir de los primeros trabajos de reconocimiento y exploración geológicos realizados desde de fines del siglo XVIII y principios del XIX, el territorio de la República Argentina ha sido dividido en diversas unidades geológicas (ver entre otros, Stelzner, 1873; Brackebusch, 1883; Stappenbeck, 1910; Bonarelli, 1921). Estas unidades, si bien se basaban principalmente en criterios geográficos, no descuidaban los geológicos. Sin embargo, fue la definición de provincia geológica, propuesta originalmente por Rolleri (1976), la que permitió definir por primera vez objetivamente las diferentes unidades, en tanto: *«una provincia geológica es una región caracterizada por una determinada sucesión estratigráfica, un estilo estructural propio y rasgos geomorfológicos peculiares, siendo el conjunto expresión de una particular historia geológica»* (Rolleri, 1976: 240).

Por otro lado, las distintas unidades reconocidas en la actualidad en Argentina se remiten a Ramos (1999). En este sentido, para el noroeste argentino, y más específicamente para la provincia de Jujuy, se han dado a conocer cinco provincias geológicas (Fig. 3.1), que de oeste a este son: a) Puna, b) Cordillera Oriental, c) Sierras Subandinas, c) Sistema de Santa Bárbara, y d) de la Llanura Chaqueña (ver también Ramos y Coira, 2008).

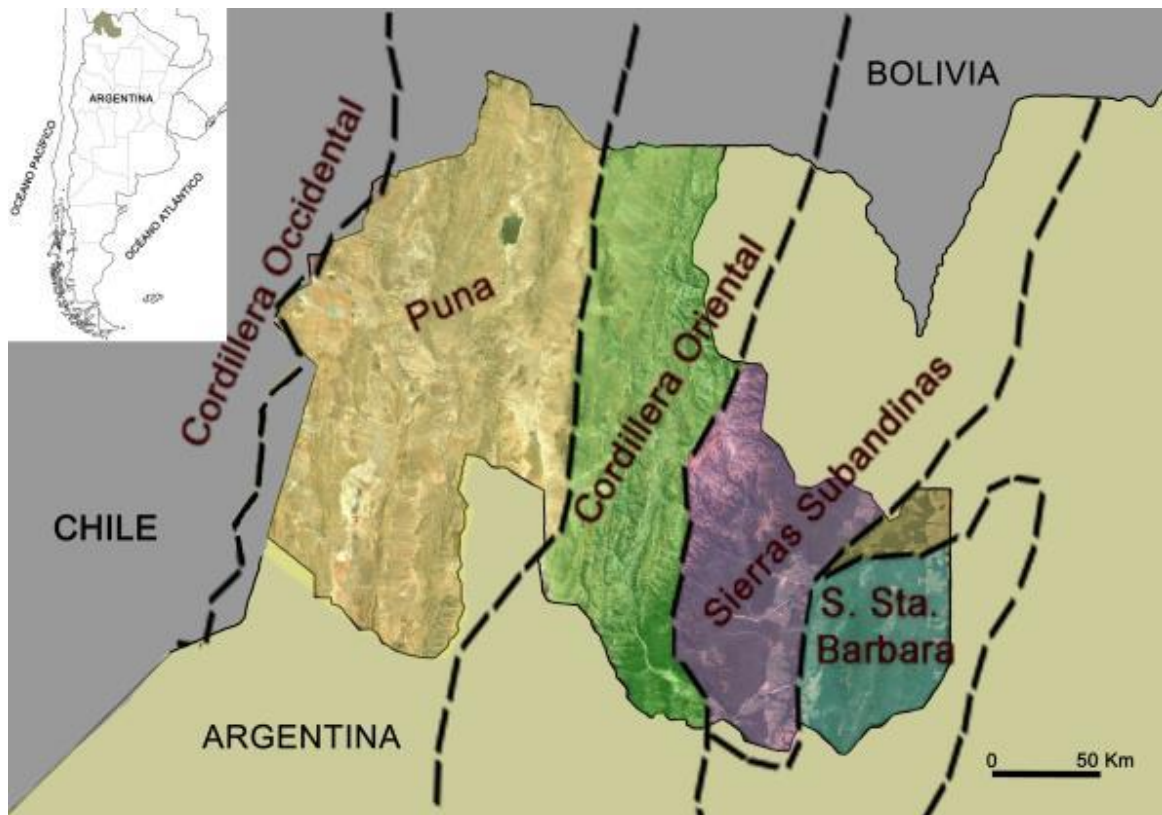


Figura 3.1. Mapa mostrando las provincias geológicas reconocidas para Jujuy

(modificado de Ramos y Coira, 2008).

La Puna, como provincia geológica, fue reconocida por Leanza (1958), quien además estableció sus límites. Asimismo, se debe a Turner (1970) su caracterización y su diferenciación respecto al Altiplano de Bolivia, debido a que la Puna es una altiplanicie de mayor elevación y características geológicas distintas. A su vez, la altiplanicie de la Puna fue dada a conocer por Isacks (1988) como un ascenso del límite de la astenósfera durante el Mioceno superior. En este contexto, la Puna constituye la terminación austral de la alta plataforma de los Andes centrales, el cual está estrechamente relacionado al

arco volcánico cenozoico (Alonso y Viramonte, 1987). En conjunto el Altiplano boliviano-Puna argentina constituye el “*plateau* Andino” (Fig. 3.2a) relacionado a un orógeno no colisional (Allmendinger et al., 1997). Éste (el “*plateau* Andino”) se encuentra distribuido en cuatro países, Argentina, Bolivia, Chile y Perú, con altitudes superiores a los 3.000 m s.n.m., extendiéndose desde los 10° de latitud (Cajamarca, Perú) a casi los 32° de latitud sur (San Juan, Argentina) (Mateucci, 2012). Algunos autores han propuesto que este *plateau* se generó por mecanismos y procesos vinculados con el margen de subducción como pueden ser el acortamiento tectónico, la adición magmática y la escasa capacidad de las cuencas para evacuar los materiales depositados (Allmendinger, 1986; Oncken et al., 2006).

En lo que respecta a la Puna argentina (Fig 3.2b), esta cuenta con una altura promedio de 3.500 m s.n.m., se extiende entre los 22° y 27° de latitud sur y abarca unos 10.000 kilómetros cuadrados, ocupando las provincias de Jujuy, Salta y Catamarca. Hacia el este, limita con las provincias geológicas de la Cordillera Oriental (Leanza, 1958; Turner, 1972; Turner y Méndez, 1979), hacia el sur con las Sierras Pampeanas Septentrionales, hacia el oeste con la Cordillera Occidental que la separa de territorio chileno (Ramos, 1999) y hacia el norte tiene continuidad con el Altiplano boliviano, que llega hasta el sur de Perú.

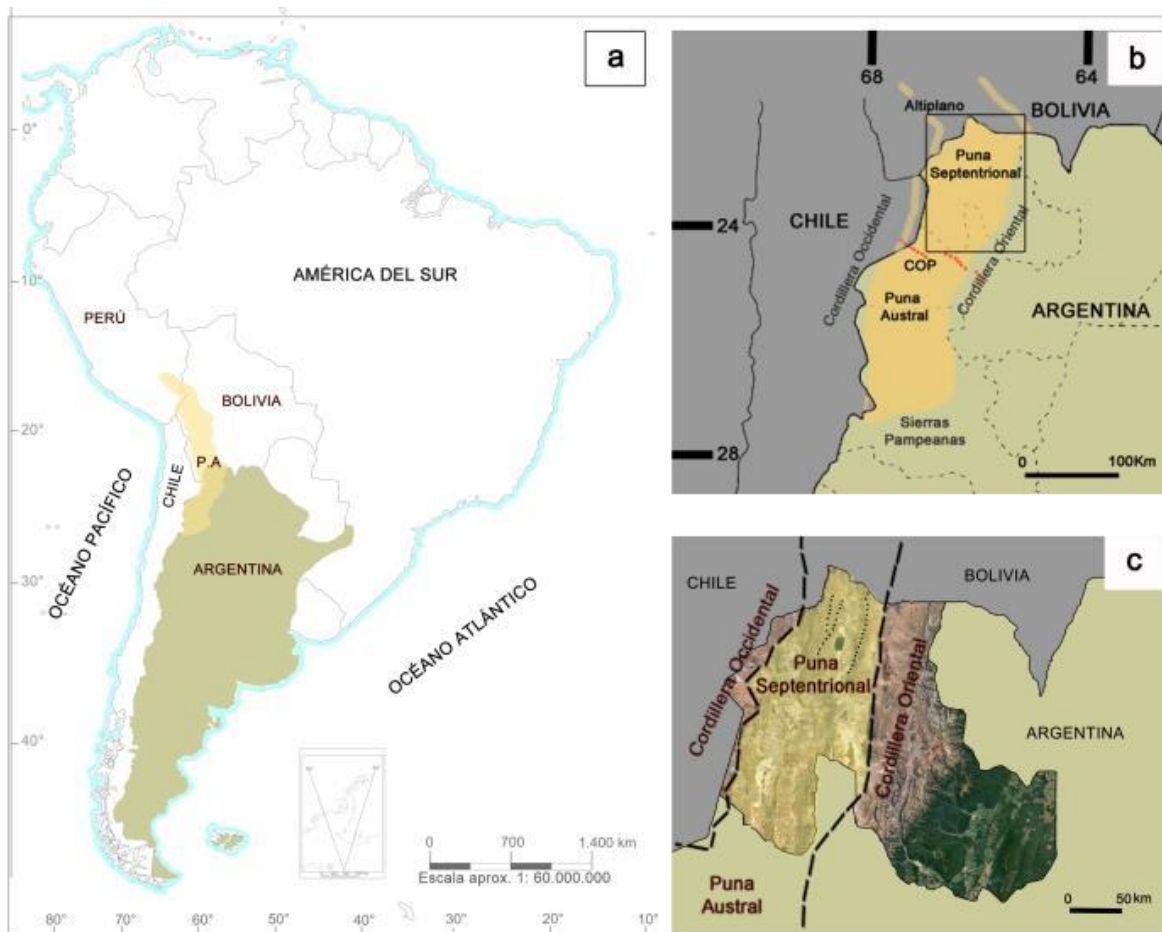


Figura 3.2. Mapa de América del Sur y detalles del *plateau* Altiplano-Puna. a) Mapa de América del Sur con la ubicación del *plateau* Altiplano-Puna (P.A) dentro de los Andes Centrales; b) Puna argentina y sus dos regiones, Puna Austral y Puna Septentrional (recuadro superior izquierdo), a uno y otro lado del lineamiento de Calama-Olacapato-El Toro (COT); c) Detalle de la Puna Septentrional o Jujena, en donde las línea de puntos delimitan depresión central del bolsón.

Por otra parte, la Puna argentina se encuentra dividida en dos regiones o sub-provincias (Fig. 3.2b), Puna Austral o Puna salto-catamarqueña y Puna Septentrional o Jujena. Estas se posicionan a uno y otro lado del lineamiento de

Calama-Olacapato-El Toro (COT) (Alonso et al., 1984), también llamado "Transpuneño" y ubicado a los 24° S (Alonso y Viramonte, 1987). Este lineamiento responde a una megafractura regional, con rumbo Noroeste-Sureste, que atraviesa además otras provincias geológicas del eje andino. La diferenciación geológica que se observa en la corteza superior sería una respuesta a la segmentación profunda de la placa de Nazca subducida. Al mismo tiempo, la variación geológica de ambas sub-provincias está condicionada a diferentes desarrollos metalogenéticos (Alonso y Viramonte, 1987). Así, la Puna Austral es considerada la región de *plateau* asociado al arco volcánico, comprendida entre los 24° y 27° S, en tanto que la Puna Septentrional es la región ubicada entre los 24° y los 22° S (Alonso y Viramonte, 1987).

Dentro de la unidad morfo-estructural de la Puna Septentrional (Fig. 3.2c), se encuentra el área del "Bolsón Laguna de los Pozuelos", ubicada al noroeste de la provincia de Jujuy, cerca de la frontera entre Argentina y Bolivia. Esta área presenta una extensión de 3.650 km² y se caracteriza por un relieve de bolsón. Este bolsón se encuentra dividido por cadenas montañosas paralelas de dirección norte a sur, lo que ha permitido que en la depresión central del mismo se formen lagunas de gran tamaño, ya sea por la acumulación del agua de las precipitaciones o por deshielo (Camacho y Kulemeyer, 2017).

En el sector norte de este bolsón se encuentran las cuencas de Calahoyo y Casira (*sensu* Camacho y Kulemeyer, 2017), que han sido generadas por

erosión retrogradante, permitiendo la exposición de extensas secuencias sedimentarias.

Desde un punto de vista geológico y estratigráfico, la Puna argentina presenta un registro que abarca un extenso lapso, con afloramientos que se inician en el Neoproterozoico–Paleozoico inferior, en la sierra de Calalaste, Puna austral (Naidoo et al., 2016), como así también es posible encontrar depósitos formados a finales del Mesozoico, representados en la Puna Septentrional, en parte de los depósitos correspondientes a la cuenca del Grupo Salta (Hongn et al., 2019), constituyendo lo que genéricamente se conoce como el basamento sobre el cual se disponen las unidades cenozoicas.

A principios del Cenozoico, más específicamente a partir del Eoceno (ca. 56 Ma), la Puna empezó a conformarse como una meseta de altura. En este lapso comienza a producirse el cierre e inversión de la cuenca extensional del Grupo Salta y la etapa de acortamiento andino, dando inicio al ciclo de construcción y elevación de la Puna y de las cuencas de antepaís hacia el este, produciéndose la reactivación de fallas y la formación de nuevas estructuras (Hongn et al., 2007, 2010).

En el Neógeno (ca. 23,03 a 2,58 Ma), en particular en el Mioceno y como consecuencia del ascenso de la Cordillera de los Andes, ocurrió una intensificación en los procesos de deformación, magmatismo y sedimentación (Hongn et al., 2019). Durante el Mioceno inferior (ca. 20 Ma) la actividad tectónica se incrementó con el desarrollo de nuevas estructuras y con la reactivación o intensificación de otras originadas durante el Paleógeno (ver,

entre otros, Mon y Salfity, 1995; Kraemer et al., 1999; Seggiaro et al., 2004, 2006). Estas estructuras son de gran interés porque estuvieron asociadas a la etapa de mayor acortamiento y espesamiento cortical, además de la expansión del volcanismo hacia el este (Guzman et al., 2014). Estos sucesos dieron inicio a la fase principal del levantamiento de la Puna, acompañado por un abundante volcanismo extendido a toda esa región. Paralelamente, evolucionaron nuevas cuencas que recibieron el aporte de sedimentos fluviales o fueron anegadas formando lagos y salares, adquiriendo hacia mediados de este período un aspecto similar al actual, aunque de mayor aridez y drenaje endorreico (Alonso et al., 1991; Vandervoort et al., 1995). En los últimos millones de años la Puna continuó recibiendo la influencia de la actividad volcánica, sumándose los efectos geomorfológicos de los cambios climáticos generados por las glaciaciones del Pleistoceno (Grosse y Guzmán, 2018; Hongn et al., 2019).

En la Cuenca de Pozuelos, Puna Septentrional o Jujehña, afloran para el intervalo del Mioceno medio–Plioceno tres unidades geológicas, las que han sido reconocidas como: Formación Cara-Cara en la vertiente occidental de la Sierra de Cochinoca (Rubiolo, 1997; Rubiolo et al., 2001), la Formación Tiomayo hacia el suroeste de la cuenca, a la que Camacho y Kulenmeyer (2017) también asignan los depósitos de la primera formación mencionada, y la Formación Tafna (Turner, 1964) que aflora en la orilla norte del bolsón Laguna de Los Pozuelos y más precisamente en las “cuencas” de Casira y de Calahoyo.

En referencia a la geología y estratigrafía de las unidades presentes en las “cuencas” de Casira y Calahoyo, las primeras menciones y descripciones

corresponden a Turner (1964). Este autor incluyó un conjunto de cuerpos de ceniza volcánica de superficie muy reducida, presentes en las inmediaciones de la localidad de Calahoyo, dentro de la Formación Tafna, a la que asignó tentativamente una edad Plioceno superior–Pleistoceno inferior, omitiendo cualquier referencia a las espesas secuencias sedimentarias presentes en Casira. Años más tarde, Claire (1969) proveyó de una descripción más amplia de estos afloramientos al proponer y describir la Formación Kasira (también mencionada como Casira por otros autores como Marshall y Sempere, 1991 y Suárez-Soruco y Díaz Martínez, 1996) para designar estas mismas unidades reconocidas por Turner (1964) expuestas dentro del territorio boliviano. Este autor (Claire *op. cit.*) las caracterizó como un *“sedimentos clásticos finos, de estratificación igualmente fina y petrográficamente compuesta de tobas volcánicas de composición dacítica y andesíticas de color blanco a gris blanquecino, arcillas rojas en la base y en el tope material esencialmente piroclástico-conglomerádico, con un espesor de unos 80 m, y coincidiendo con Turner (1964) en la interpretación de la edad de la secuencia. Anaya et al. (1989) plantearon que la edad de los depósitos aún no se encuentra establecida. Años más tarde Shockey et al. (2007) proponen para los sedimentos de esta localidad una edad Plioceno. Recientemente, Cerdeño et al. (2012), describen y reinterpretan taxonómicamente el ungulado nativo (Notoungulata, Mesotheriidae, Mammalia) exhumado y publicado por Anaya et al. (1989) como *Plesiotypotherium casirensense*, y a partir de este material sugieren una edad Mioceno superior a la Formación Kasira en Bolivia. En cuanto a las*

relaciones con otras unidades, Turner (1964) indica que la Formación Tafna se apoya sobre la Formación Acoite (Ordovícico), en tanto que su equivalente, la Formación Kasira de acuerdo a Claure (1969), se apoya sobre sedimentitas ordovícicas o sobre la Formación Oploca, la cual tendría una edad Miocena superior a Pliocena inferior (Montaño-Calderon, 1966).

En relación a las secuencias presentes en el área de estudio nominadas como Formación Tafna, su análisis es retomado recién en los últimos años por Camacho et al. (2015 a, b) y Camacho y Kulemeyer (2017), quienes indicaron que esta unidad está constituida por gravas, arenas, arcillas, tobas y tufitas depositadas en ambientes dominados por corrientes aluviales y/o fluviales, muchas de las cuales evolucionaron en episodios lacustres, y presentan intercalaciones de cenizas volcánicas y depósitos eólicos, identificando en el área dos unidades, la Formación Tafna de edad Pleistoceno y depósitos cuaternarios. Finalmente Zurita et al. (2017) proveen los primeros perfiles estratigráficos para la formación, acompañados de un análisis de las facies sedimentarias, proponiendo la distinción de dos miembros, uno basal aflorante en las proximidades de la localidad de Calahoyo (al que asignan una edad Mioceno superior–Plioceno por los mamíferos xenartros registrados), y un miembro superior aflorante en la localidad de Casira (Mioceno superior–Plioceno a partir del registro de xenartros y ungulados nativos; ver, Zurita et al., 2017; Ferrero et al., 2017; Quiñones et al., 2019).

En cuanto a la historia ambiental y climática del Neógeno de la Puna argentina más específicamente para las “cuencas” de Casira y Calahoyo, la

información es escasa, y los datos han sido aportados por las características sedimentológicas de los niveles portadores y por los mamíferos, más precisamente por los xenartros registrados en ellos. En este escenario, Zurita et al. (2017) propusieron que en Calahoyo el clima debió haber sido más húmedo que en la actualidad, teniendo en cuenta que los cingulados *Eosclerocalyptus* y *Machrochorobates*, y el perezoso *Pyramiodontherium* sugieren la presencia de bosques y áreas abiertas, siendo hasta el momento éstos los únicos vertebrados fósiles del lugar bajo estudio.

Recientemente, Contreras et al. (2019) han dado a conocer un análisis fitolítico de muestras tomadas en los niveles inferiores de Calahoyo, y registrando la presencia de microrrestos silíceos en buenas condiciones de preservación, en la que predominaron los fitolitos de gramíneas, principalmente Pooide y Stipoideae, junto a la presencia de morfotipos asignados a Dicotiledóneas herbáceas/leñosas. En pocas muestras han aparecido morfotipos de palmeras y Podostemaceae y, asociados a ellos, se encontraron no fitolitos como frústulos de diatomeas de Bacillariophyceae, quistes de algas Chrysophyceae y espículas de esponjas, permitiendo interpretar el entorno como depósitos de barro.

Por otro lado, en el caso de aquellas unidades expuestas del miembro superior de la Formación Tafna, en las muestras analizadas de la localidad de Casira se presentaron abundantes elementos de dicotiledóneas y gramíneas C₃, con presencia de Podostemaceae y pocos globulares de palmeras y no fitolitos. A su vez, al sureste de Calahoyo, en donde aflora el miembro inferior de la

Formación Tafna, también se observaron abundantes elementos de Dicotiledóneas y gramíneas C_3 , siendo rara la presencia de Podostemaceae y no fitolitos pero con abundancia de globulares de palmeras (ver Contreras et al., 2019). Los datos de los microfósiles mostraron que las condiciones climáticas y ambientales fueron muy diferentes al presente, con ambientes ocupados por vegetación leñosa (árboles/arbustos) acompañados de un estrato herbáceo abundante y en algunos sectores con palmeras. Por otro lado, el registro de elementos de Podostemaceae y de elementos no fitolíticos sugiere la presencia de cuerpos de agua dulce en algunos de los niveles analizados (Contreras et al., 2019).

Teniendo en cuenta lo anteriormente expuesto, durante el Neógeno, y especialmente durante el Mioceno superior, el levantamiento de los Andes ha contribuido a una progresiva disminución de las temperaturas y el incremento de la aridez (Barreda et al., 2007), dando origen a las condiciones ambientales actuales.

Esta interpretación paleoclimática-ambiental contrasta con la situación actual, en la que a pesar de la ubicación subtropical de la Puna, el control ejercido por la altitud hace que las temperaturas sean relativamente bajas, con un promedio de 10° , pudiendo llegar en el invierno hasta temperaturas mínimas de -15°C . A su vez, la gran aridez del ambiente hace que la amplitud térmica diaria sea muy alta (Reboratti, 2005). Las precipitaciones ocurren principalmente durante el verano, con valores mínimos al sur de 50 mm por año y al norte con valores que oscilan alrededor de 400 mm por año (Bianchi et al., 2005). Esta

baja disponibilidad de agua ha determinado que la vegetación característica actual sea de estepa, consistiendo principalmente en arbustos bajos como *Paraestrepia* sp., *Adesmia horridiscula*, y *Azorella yareta*; a estos se suman los pastos que solo se encuentran ocasionalmente en los llamados “Vegas” (bofedales o ciénagas) y escasos árboles, como *Polylepis tomentella* que se pueden encontrar formando arboledas en lugares aislados (Reboratti, 2005).

III.2. Antecedentes paleontológicos y bioestratigráficos de la Costa Atlántica y del NOA, con énfasis en la Puna Argentina

Tradicionalmente, la cronología de los mamíferos terrestres del Neógeno de los depósitos de la Argentina, particularmente los correspondientes a la Región Pampeana, se ha basado en la correlación de su contenido faunístico. Esta situación se debe a los pocos datos radiométricos o paleomagnéticos disponibles para la región. A su vez, en el noroeste de Argentina, más precisamente en las provincias de La Rioja, Catamarca, Tucumán, Salta y Jujuy se han encontrado varias secuencias portadoras de mamíferos del Mioceno superior–Plioceno, las cuales han sido objeto de numerosos estudios geológicos y paleontológicos, enfocados principalmente en los registros de mamíferos fósiles (Marshall y Patterson, 1981; Reguero et al., 2007; Reguero y Candela, 2008, 2011; Hynek et al., 2012; Pujos et al., 2012; Bonini, 2014; Esteban et al., 2014, 2019; Bonini et al., 2016, 2017; Nasif et al., 2019). Esto ha permitido describir una de las secuencias continentales neógenas más completas para el lapso Mioceno superior–Pleistoceno inferior, es decir, desde aproximadamente

los 9 Ma a menos de 2 Ma (Marshall et al., 1984; Reguero et al., 2007; Reguero y Candela, 2011; Esteban et al., 2019).

Recientes estudios (e.g. Reguero et al., 2007; Reguero y Candela, 2011) han intentado correlacionar las secuencias del Plioceno–Pleistoceno inferior del noroeste de Argentina con el clásico esquema bioestratigráfico pampeano elaborado en base a las unidades sedimentarias expuestas a lo largo de la Costa Atlántica de Buenos Aires. Estas constituyen las secciones tipo de las unidades bioestratigráficas reconocidas para el Cenozoico superior sudamericano (Cione et al., 2007, 2015). Así, en la localidad de Farola Monte Hermoso se reconoce la localidad tipo de la Formación Monte Hermoso (ver Zavala, 1993), conocida desde mediados del Siglo XIX por su abundante contenido fosilífero.

Recientemente, a base de un refinamiento en la tafonomía, estratigrafía y taxonomía de diferentes grupos de vertebrados presentes en esta unidad, Tomassini et al. (2013) propusieron la existencia de una sola biozona, denominada Biozona de Rango de *Eumysops laeviplicatus* (Mammalia, Rodentia). Cronológicamente, esta unidad abarcaría entre los 5,28 y 4,5 Ma aproximadamente y representaría la base bioestratigráfica del Piso/Edad Montehermosense (Plioceno temprano). Desde una perspectiva paleofaunística, la diversidad de Xenarthra aquí reconocida incluye 23 especies de Cingulata (10 Dasypodidae, 2 Pamphathiidae y 11 Glyptodontidae) y 2 de Folivora (2 Mylodontidae) y 1 Vermilingua (Myrmecophagidae) (Tomassini et al., 2013)

Por otro lado, la Formación Chapadmalal aflora sobre la franja del Litoral Atlántico Bonaerense, entre las localidades de Mar del Plata y Miramar (provincia de Buenos Aires), y constituye uno de los afloramientos con mayor diversidad de Xenarthra registrada para el Plioceno (ver Ameghino, 1908; Zurita et al., 2016 b). En tiempos recientes, Zárate (1989) reconoció la presencia de dos aloformaciones: Playa San Carlos y Playa Los Lobos, cronológicamente ubicadas entre los 4,5/5–3,2 Ma (Zárate, 2005; Beilinson et al., 2017). En la Formación Chapadmalal se incluye la biozona de asociación del Glyptodontinae *Paraglyptodon chapalmalensis* para la base bioestratigráfica del Piso/Edad Chapadmalalense (Plioceno tardío). Sin embargo, recientes revisiones han puesto en duda la validez de *P. chapalmalensis* (ver Cruz et al., 2016; Zurita et al., 2016 b). Como se ha mencionado anteriormente, los xenartros tienen una importante representatividad y frecuencia de registros en esta unidad (ver Zurita et al., 2011 a; Taglioretti et al., 2014) en tanto se han registrado 18 especies de Cingulata (11 Dasypodidae y 7 Glyptodontidae) y 8 de Folivora (3 Megatheriidae, 5 Mylodontidae) (ver registros (Zurita et al., 2011 a; Oliva et al., 2010; Miño-Boilini et al., 2011; Taglioretti et al., 2014; Isla et al., 2015)).

Otras secuencias del Neógeno superior de la provincia de Buenos Aires han resultado ser altamente fosilíferas, destacando en los alrededores de la localidad de Olavarría, la Formación “El Polvorín” (Poiré et al., 2005, 2007). Si bien la edad de esta unidad fue motivo de debate (ver Prado et al., 1998), Deschamps et al. (2012), basados en la presencia del roedor *Phugatherium novum* (Hydrochoeridae), sugirieron que esta debía ser correlacionada con la

“Formación Chapadmalal”. Sin embargo, en los últimos años, nuevos estudios han asignado a esta formación al Piso/Edad Marplatense, revelando un escenario más complejo para la diversidad de los Glyptodontidae (*Plohophorus*, *Nopachthus*, *Neosclerocalyptus* y *Doedicurus*), así como una etapa de transición en la renovación de la fauna típica del Montehermosense–Chapadmalalense (Plioceno) y Pleistoceno temprano (Ensenadense) (Zamorano et al., 2015; De los Reyes et al., 2019; Quiñones et al., 2020). La diversidad de Xenarthra reconocida en esta unidad incluye 7 géneros de Cingulata (1 Dasypodidae, 1 Pampateriidae y 5 Glyptodontidae) y 3 géneros de Folivora (2 Mylodontidae y 1 Nothrotheriidae) (De los Reyes et al., 2013, 2019; Zurita et al., 2014; Zamorano et al., 2015; Quiñones et al., 2017, 2020).

Sin embargo, como se expuso más arriba, existen otras regiones como las del noroeste de Argentina que se han caracterizado por poseer una importante frecuencia de registros de fósiles, las cuales han mostrado una clara diferenciación paleobiogeográfica y taxonómica con respecto a aquellas de la región pampeana. Desde un punto de vista taxonómico, las unidades del Neógeno superior (e.g. formaciones Andalhuala, Corral Quemado y Uquía) del NOA (provincias de Catamarca, Tucumán y Jujuy) contienen una alta diversidad de Xenarthra (ver Esteban et al., 2014, 2019; Nasif et al., 2019). Estas unidades han sido intensamente prospectadas desde la primera mitad del siglo XIX (ver, entre otros, Moreno, 1882; F. Ameghino, 1891 a; Rovereto, 1914; C. Ameghino, 1919; De Carles, 1912; Castellanos, 1950; Esteban et al., 2014). La identidad paleobiogeográfica de esta particular asociación de Xenarthra ha mostrado

diferencias con aquella registrada en la provincia de Buenos Aires, con notables casos de endemismos (ver Cione et al., 2000; Zurita et al., 2007 b; Esteban et al., 2014; Núñez-Blasco et al., 2019).

Los afloramientos asignados al Neógeno superior de las provincias del Noroeste de Argentina presentan una amplia distribución areal. En los valles de Catamarca y Tucumán, se encuentran reunidas en el Grupo Santa María algunas formaciones como Chiquimil, Andalhuala y Corral Quemado (Bossi y Palma, 1982). Inicialmente, Bossi y Palma (1982) establecieron la validez definitiva del Grupo Santa María propuesto por Galván y Ruiz Huidobro (1965) adhiriendo a ésta propuesta la división de Chiquimil, en Chiquimil B y Chiquimil A de Marshall y Patterson, 1981. Posteriormente, Bossi et al. (1987) correlaciona el Grupo Santa María al área de Puerta de Corral Quemado y reconoce una nueva subdivisión dentro de lo que consideran la Formación Chiquimil, quedando así subdividida en tres miembros Chiquimil B, El Áspero y Chiquimil A. Sin embargo, en trabajos más recientes, Muruaga (2001) asigna nombres formales a estas subdivisiones, denominándose Los Baños, El Áspero y El Jarrillal respectivamente (ver Muruaga, 2001; Bossi y Muruaga, 2009). El Miembro Los Baños (la sección inferior) cuenta con un escaso registro paleontológico, consistiendo principalmente en notoungulados (*Toxodontherium* y *Pseudotypotherium*), los que han sido mencionados en Marshall y Patterson (1981). Le sigue el Miembro El Áspero (datado en $9,14 \pm 0,09$ Ma, Sasso, 1997), y el Miembro superior El Jarillal ubicado en el intervalo entre 8,7 Ma edad estimada y 7,14 Ma (Esteban et al., 2014), con un buen registro paleontológico.

Para este lapso, se han reportado numerosos registros de vertebrados fósiles. En cuanto a la diversidad de Xenarthra reconocida en esta formación se incluyen 10 géneros de Cingulata (6 Dasypodidae, 2 Pampateriidae y 3 Glyptodontidae) y 3 géneros de Folivora (3 Mylodontidae) (Marshall y Paterson, 1981; Powell et al., 1998; Herbst et al., 2000; Esteban et al., 2014; Nasif et al., 2019).

La Formación Andalhuala presenta su perfil tipo expuesto en el Valle de Santa María, específicamente en la localidad de Entre Ríos (=Chiquimil), provincia de Catamarca. Este presenta un espesor promedio de 1200 m (Bossi y Palma, 1982; Reguero y Candela, 2011). Esta es una unidad fosilífera con abundantes y diversos restos fósiles, cuyos primeros registros asignados con seguridad a diferentes unidades litológicas son los dados a conocer por Riggs y Patterson (1939) y posteriormente Marshall y Patterson (1981). Estos autores especificaron la posición estratigráfica de la gran mayoría de los ejemplares, al referirlos a los distintos niveles definidos en el perfil elaborado por Stahlecker (Marshall y Patterson, 1981). Sobre la base del contenido fosilífero, edades radiométricas y magnetoestratigrafía han sido asignadas al Mioceno superior–Plioceno (Marshall et al., 1979; Bossi y Palma, 1982; Bossi et al., 1987; Bossi y Muruaga, 2009; Butler et al., 1984; Reguero y Candela, 2011). En este sentido los niveles basales de la formación se han fechado en 7,14 Ma (Latorre et al., 1997) y en 6,02 Ma (Marshall et al., 1979) mientras que una muestra de toba de la parte superior de la secuencia fue fechada en 3,53 Ma (Marshall et al., 1979). Entre la diversidad de Xenarthra reconocida en esta formación se incluyen 13

géneros de Cingulata (7 Dasypodidae, 2 Pampateriidae y 6 Glyptodontidae) y 6 géneros de Folivora (1 Megatheriidae, 4 Mylodontidae, 1 Nothrotheriidae) (Reguero y Candela, 2011; Bonini, 2014; Esteban et al., 2014; Bonini et al., 2016; Esteban et al., 2019).

Por otro lado la Formación Corral Quemado, en el área de Villavil- Puerta de Corral Quemado, tiene un espesor de 850 m (Bossi y Muruaga, 2009). Actualmente se considera que la base de esta unidad litológica se encuentra en la toba del nivel 29 del perfil estratigráfico descrito por Rudolf Stahlecker en 1929 (Muruaga, 1998; Esteban et al., 2014). Sobre este nivel se realizaron tres dataciones que determinaron la edad de la base de esta formación, $3,54 \pm 0,03$ Ma y $3,53 \pm 0,04$ Ma mediante $40\text{K}/40\text{Ar}$ (Marshall et al., 1979; Butler et al., 1984 respectivamente) y $3,66 \pm 0,05$ Ma mediante $40\text{Ar}/39\text{Ar}$ (Latorre et al., 1997) y el tope con una edad de 2,35 Ma (Bossi y Muruaga, 2009). Sobre la base de estas consideraciones de edad, la unidad puede ser asignada al intervalo Plioceno inferior–Plioceno superior. Se infiere un ambiente dominante de abanico aluvial dominado por flujos diluidos y gravitatorios catastróficos, donde la escasa participación de arcillas indica su ocurrencia bajo un clima árido con escasa meteorización de la roca madre (Blair y McPherson, 1994). Por otro lado, a partir de las modificaciones en los límites de las formaciones en el área de Puerta de Corral Quemado, los taxones de mamíferos registrados para esta formación han disminuido. Actualmente, entre la diversidad de Xenarthra fósil reconocida se incluyen 3 géneros de Cingulata (1 Dasypodidae, 1

Pampateriidae y 1 Glyptodontidae) y 1 género de Folivora (1 Nothrotheriidae) (Esteban et al., 2014, 2019).

En la provincia de Jujuy, en la Quebrada de Humahuaca (en el ámbito de la Cordillera Oriental) se han reportado yacimientos de interés paleontológico (ver Reguero et al., 2007; Reguero y Candela, 2008, 2011). En ellos, los xenartros constituyen uno de los clados de alta frecuencia de registro, pero requiere de un estudio con criterios taxonómicos actualizados. Entre las localidades más importantes pueden mencionarse Uquía, Esquina Blanca, Chuculezna, San Roque y Maimará. En ellas se han reconocido afloramientos de las formaciones Maimará (Mioceno superior–Plioceno) y Uquía (Plioceno–Pleistoceno) (Salfity et al., 1984; Reguero et al., 2007; Reguero y Candela, 2008, 2011; Pujos et al., 2012; Pingel et al., 2012; Abello et al., 2015; Galli et al., 2016; Bonini et al., 2017).

Desde principios del siglo XX, estas secuencias han provisto de un interesante registro fosilífero de vertebrados. De Carles (1912) fue el primero en explorar los afloramientos de la Quebrada de Humahuaca, notando la abundancia de mamíferos fósiles en los afloramientos de la Formación Uquía, principalmente en la localidad de Esquina Blanca. Esto dio inicio a la descripción de la paleofauna perteneciente a esta unidad (De Carles, 1912), como también la descripción preliminar de nuevos taxones (Castellanos, 1927; Rusconi, 1930; Kraglievich, 1934) y al estudio de su conjunto (Castellanos, 1950). Reguero et al. (2007) realizaron un análisis bioestratigráfico, teniendo en cuenta la

información geológica y geocronológica provista por diferentes autores (Castellanos, 1950; Marshall et al., 1982; Walther et al., 1996, 1998).

La Formación Maimará fue definida y descrita por Salfity et al. (1984), y se encuentra ubicada en el margen izquierdo del arroyo Huasamayo, en la localidad de Maimará (Quebrada de Humahuaca). En lo que respecta a la fauna recuperada de esta formación se destacan xenartros como Scelidotheriinae (*Proscelidodon patrius*; ver Pujos et al., 2012) y gliptodóntidos “Sclerocalyptinae” (ver Reguero y Candela, 2008). En los niveles basales de dicha unidad se registró la presencia del carnívoro prociónido perteneciente al género *Cyonasua*; a partir de ese descubrimiento, Berman (1989) sugirió una Piso/Edad Huayqueriense (Mioceno tardío) para los horizontes portadores, dado que este género fue comparado con el asignado al Piso/Edad Huayqueriense de las formaciones Andalhuala y Chiquimil de la provincia de Catamarca (Riggs y Patterson, 1939).

A su vez, los estudios llevados a cabo por Reguero et al. (2007) establecieron el esquema bioestratigráfico de la Formación Uquía en su localidad tipo, Esquina Blanca, además de la identificación y caracterización de las tres secciones que componen esta unidad geológica. Para estos autores, la sección inferior está caracterizada por la presencia de xenartros asignados a los taxones *Paraglyptodon*, *Plaina*, *Doellotatus chapadmalensis* y *Scelidotheridium*, sugiriendo una edad correlacionable al Chapadmalalense tardío (Plioceno) (Reguero y Candela, 2008). A su vez, la sección media (de donde se obtuvieron el mayor número de fósiles) incluye taxones como *Paraglyptodon*, *Urotherium*,

Pseudomacrauchenia, *Microcavia* y *Ctenomys chapadmalensis* (ver Reguero y Candela, 2008), todos ellos sugiriendo una edad correlacionable al Chapadmalalense y Marplatense (Plioceno–Pleistoceno más temprano). Por último, para la sección superior se han registrado los géneros *Glyptodon* y *Scelidotherium*, sugiriendo una piso/edad Ensenadense (Pleistoceno temprano–medio) (Reguero et al., 2007; Reguero y Candela, 2008). Además, es de destacar el registro de paleofauna de origen holártico procedente de las primeras fases del GIBA en la unidad media (Piso/Edad Marplatense) y en la unidad superior (Piso/Edad Ensenadense). Ellos incluyen camélidos (*Palaeolama*), cérvidos (*Morenolaphus?*), pecaríes (*Platygonus*), équidos (*Hippidium*), y proboscideos (*Notiomastodon*) (ver Reguero y Candela, 2011).

Por otra parte, y en lo concerniente a la Puna argentina, las formaciones sedimentarias están representadas por extensos afloramientos en los cuales se han identificado diversos niveles fosilíferos (Mon y Salfity, 1995; Hongn et al., 2019). No obstante, a pesar de la gran extensión geográfica de estas unidades, la información paleontológica es escasa. Esta situación podría deberse a que sus unidades han sido poco exploradas ya que el área se encuentra geográficamente aislada y resulta, por tanto, de difícil acceso. Esto difiere de lo que ocurre con aquellas unidades más cercanas a los principales centros urbanos del noroeste argentino, como los Valles Calchaquíes, el Valle de Lerma y la Quebrada de Humahuaca (Rovereto, 1914; Kraglievich, 1932; Riggs y Patterson, 1939; Marshall y Patterson, 1981; Reguero, 2007; Reguero y Candela, 2008, 2011; Hynek et al., 2012; Pujos et al., 2012; Esteban et al.,

2014; entre otros). Sin embargo, a pesar de las limitaciones, desde mediados del siglo XIX numerosos investigadores han contribuido a la comprensión de la evolución de la biota de esta región.

En cuanto a la paleofauna de vertebrados cenozoicos de la Puna argentina, los registros provienen principalmente de unidades fosilíferas como las formaciones Geste (Eoceno superior, provincias de Catamarca y Salta, ver Pascual, 1983; Goin et al., 1998; Gelfo, 2006; Reguero et al., 2008; Armella et al., 2016; Ciancio et al., 2016) y Sijes (Mioceno superior–Plioceno inferior, provincia de Salta, ver Guantay y Alonso, 1989; Alonso, 2012).

Por otro lado, datos recientes de la Puna Jujeña o Septentrional, reportan la presencia de otras localidades que han demostrado poseer un gran potencial paleontológico, especialmente en aquellas regiones de altura ubicadas en el extremo noroeste de Jujuy, en la Puna norte (Camacho et al., 2015 a, b). En este contexto, en los últimos años se han llevado a cabo los primeros registros de Xenarthra de la Formación Tafna (Mioceno superior–Plioceno, Camacho et al., 2015 a, b; Zurita et al., 2017, Quiñones et al., 2019). En lo que respecta a esta formación, los sedimentos fosilíferos se encuentran expuestos en la cuenca del río Casira (Camacho et al., 2015 a; Quiñones et al., 2019) y en las cercanías de Calahoyo (Camacho et al., 2015 b; Zurita et al., 2017; Quiñones et al., 2019). En relación al registro fósil, se han encontrado restos de roedores caviomorfos (cuises y taxones relacionados) y xenartros (específicamente armadillos y perezosos). Estos últimos están representados por *Eosclerocalyptus* sp. (Cingulata, Glyptodontidae), *Macrochorobates chapalmalensis* (Cingulata,

Dasypodidae), *Pyramiodontherium bergi* (Megatheriidae) (ver Camacho et al., 2015 b; Zurita et al., 2017), *Glossotherium* (Mylodontidae) (ver Camacho et al., 2015 a) y recientemente Eutatini indet.; *Stenotatus* indet. y *Macrochorobates scalabrinii* (Cingulata, Dasypodidae), Mylodontinae indet. y *Simomylodon* cf. *uccasamamensis* (Mylodontidae) (ver Quiñones et al., 2019). En este sentido, los resultados preliminares habían indicado para los sedimentos portadores una edad entre el Mioceno superior–Plioceno y una importante diferenciación taxonómica con respecto a la diversidad de Xenarthra reconocida para las unidades del Neógeno superior de la región Pampeana (Zurita et al., 2017).

III.3. Xenarthra

Xenarthra se registra desde el Eoceno temprano hasta el Reciente (Scillato-Yané, 1986; Vizcaino, 1994; Olivera y Bergqvist, 1998; Carlini et al., 2005; Zurita et al., 2016 a). Constituye un grupo de mamíferos placentarios característicos de los ensambles faunísticos de la mayor parte del Cenozoico de América del Sur (Gaudin y McDonald, 2008; Vizcaíno y Bargo, 2014). Su diversidad fósil, de más de 200 géneros (Mones, 1986; McKenna y Bell, 1997; Superina y Loughry, 2015), contrasta con las 31 especies actuales clasificadas en 15 géneros (Gaudin y McDonald, 2008; McDonald et al., 2008; Castro, 2014; Superina y Loughry, 2015), distribuidas actualmente por todo el continente Americano en comparación con su registro fósil. Este grupo se ha dispersado por América Central y América del Norte en diferentes momentos del Neógeno y durante el Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA) (McDonald, 2005;

McDonald y Naples, 2007; Carlini et al., 2008 a; Cione et al., 2015; Gillette et. al, 2016; Zurita et al., 2018). McDonald (2005) sugirió que su éxito en América del Norte pudo deberse a su capacidad de adaptación, creando estrategias para sobrevivir a los depredadores, convirtiéndose así en un elemento común en la fauna local.

Xenarthra presenta una larga historia en cuanto a su nomenclatura y composición, los que se van modificando con cada nuevo aporte reflejando la gran diversidad de hipótesis sobre el grupo (ver, entre otros, Scillato-Yané, 1982; Glass, 1985; Gaudin, 2004; Gaudin y McDonald, 2008; Fernicola, 2008; Gaudin y Croft, 2015; Zurita et al., 2013, 2016 a). En este sentido, las primeras clasificaciones taxonómicas y sistemáticas se basaron esencialmente en características morfológicas, utilizadas como parámetro principal para establecer las relaciones entre los taxones. El punto de partida fue el trabajo de Linnaeus (1758), quien agrupó a perezosos, osos hormigueros, pangolines, manatíes y elefantes en el orden Bruta, mientras que los armadillos fueron incluidos en el orden Bestiae junto a los suidos, algunos insectívoros y marsupiales. Posteriormente, Cuvier (1798) estableció el orden Edentata, incluyendo a perezosos, osos hormigueros, armadillos, pangolines y cerdos hormigueros, además de reconocer una estrecha relación entre *Megatherium americanum* con los perezosos vivientes. Probablemente el nombre del orden retoma, sin la debida mención, a “Edentés” o Edentati de Vicq-D’Azyr (1792), refiriéndose a la pérdida o reducción dentaria de sus componentes.

Años después, Huxley (1872) excluyó a los pangolines y cerdos hormigueros de Edentata, sugiriendo que la reducción dentaria de estos era producto de una convergencia con los demás taxones. Con el creciente conocimiento de los fósiles, otros grupos (como los perezosos terrestres y gliptodontes) fueron incorporados a Edentata (Ameghino, 1889), mientras que otros como taeniodontos y palaeonodontos, fueron posteriormente excluidos, debido a que sus semejanzas son interpretadas como morfologías convergentes (ver Glass, 1985).

Cope fue quien propuso y formalizó en 1889 el uso del término Xenarthra (xenos= extraño y arthros= articulación), en alusión a las articulaciones vertebrales accesorias, para incluir perezosos, osos hormigueros y armadillos. Muchos autores, en trabajos modernos, posicionaron a Xenarthra y Pholidota (pangolines) en Edentata (Novacek, 1992; Patterson et al., 1992; Gaudin y Wible, 1999). Sin embargo, en tiempos más recientes se refutó la hipótesis de que Edentata *sensu* Huxley (1872) sea un grupo natural mediante estudios sistemáticos (ver McKenna y Bell, 1997) y filogenéticos basados en evidencia molecular (Delsuc et al., 2001; Madsen et al., 2001). A su vez, nuevos trabajos atribuyen la pérdida de dientes en los pangolines a una convergencia relacionada a la mirmecofagia (Reiss, 2001), y análisis filogenéticos sobre bases moleculares los posicionan próximos a los Carnivora (Delsuc et al., 2001; Madsen et al., 2001).

Xenarthra es actualmente interpretado como uno de los cuatro grandes grupos de mamíferos euterios (junto a Laurasitheria, Afrotheria, y

Euarchontoglires) (Novacek, 1992; Asher, 1999; Bininda-Emonds et al., 2007; Meredith et al., 2011). Basados en datos moleculares, se destacan tres hipótesis principales que explican sus relaciones: 1) Xenarthra sería el grupo hermano de los demás placentarios (Epitheria; ver Shoshani y McKenna, 1998); 2) Afrotheria sería el primer clado de placentarios en divergir, seguidos por Xenarthra como grupo hermano de Boreoeutheria (i.e., Euarchontoglires + Laurasiatheria) (hipótesis Exafroplacentalia; Waddell et al., 2001); y 3) un clado monofilético conteniendo Xenarthra y Afrotheria sería el grupo hermano de Boreoeutheria (hipótesis Atlantogenata; Waddell et al., 1999).

Mientras que la mayoría de los estudios de grandes conjuntos de datos moleculares favorecen la hipótesis Exafroplacentalia (Madsen et al., 2001; Murphy et al., 2001 a, b; Waddell et al., 2001; Amrine-Madsen et al., 2003), los análisis de subconjuntos de genes, secuencias de aminoácidos y el muestreo más extenso de taxones soportan la hipótesis Atlantogenata (Madsen et al., 2001; Murphy et al., 2001 a, b; Delsuc et al., 2002; Douady y Douzery, 2003; Hallström et al., 2007; Murphy et al., 2007; Prasad et al., 2008; Asher et al., 2009; Asher y Helgen, 2010). No obstante, las relaciones entre Xenarthra y los restantes mamíferos placentarios siguen actualmente bajo revisión (Gibb et al., 2016).

Actualmente la condición monofilética de Xenarthra está sustentada por caracteres moleculares (De Jong et al., 1985; Delsuc et al., 2001, 2004, 2012; Murphy et al., 2001, 2007; Amrine-Madsen et al., 2003; Gibb et al., 2016) y morfológicos, como la presencia de articulaciones xenartrales (Engelmann,

1985; Patterson et al., 1992; Gaudin, 1999), la fusión isquiosacral, porción esternal de las costillas osificadas y aquellas relacionadas a la dentición (homodoncia, atelodoncia, reducción o ausencia de esmalte, monofiodoncia y euhipsodoncia), además de su baja tasa metabólica (Engelmann, 1985; Gaudin, 1995, 1999, 2004; Rose et al., 2005; Gaudin y McDonald, 2008; Gaudin y Croft, 2015).

Xenarthra se divide en dos grandes grupos monofiléticos, Cingulata (gliptodontes, armadillos, peltefílidos, paleopéltidos, pampatéridos y pachyarmatéridos) y Pilosa [Vermilingua (osos hormigueros) y Tardigrada Latham y Davies, 1795 = Folivora *sensu* Delsuc et al., 2001 = Phyllophaga *sensu* Fariña et al., 2003 (perezosos)] (Delsuc et al., 2004; McDonald et al., 2008; Gaudin y Croft, 2015; Varela et al., 2018; Fernicola et al., 2018). En cuanto al tiempo de divergencia, por medio de relojes moleculares se han evaluado que Cingulata y Pilosa, habrían divergido hace cerca de 65 Ma, (Delsuc et al., 2004, 2012), aunque hasta el momento no hay registros fósiles que lo corroboren.

III.4.1. Cingulata

Cingulata (Eoceno temprano–Reciente) presenta desde el punto de vista morfológico como principal sinapomorfía la presencia de una coraza cefálica (que recubre la parte dorsal del cráneo), una dorsal (cuya morfología varía en los distintos grupos de cingulados) y una armadura caudal (que puede estar conformado por anillos y/o por un tubo caudal). La coraza dorsal, a su vez, está

compuesta por un alto número de osteodermos con diferentes grados de relación entre ellos, recubiertos externamente por escamas de tejido córneo (de origen epidérmico) (Wetzel, 1985; Krmpotic et al., 2009, 2015; Chen et al., 2011; Fernicola et al., 2018; Moura et al., 2019); a esto se suman la fusión del axis y otras vértebras cervicales y la fusión a nivel distal y proximal de la tibia y fíbula (Gaudin y Wible, 2006; Zurita et al., 2016 a).

Los registros más antiguos de Cingulata corresponden a su vez a los más antiguos para Xenarthra y corresponden a la familia Dasypodidae, presentando el biocrón más extenso entre los xenartros acorazados (Eoceno temprano–Reciente). El registro es de *Riostegotherium yanei* procedente del Eoceno temprano de Itaboraí (Río de Janeiro, Brasil) (Bergqvist et al., 2004).

Tradicionalmente Cingulata incluye las familias Dasypodidae, Chlamyphoridae, Pachyarmatheriidae, Paleoapeltidae, Peltephilidae, Pampatheriidae y Glyptodontidae (Scillato-Yané, 1980, 1982, 1986; McKenna y Bell, 1997; McDonald et al., 2008; Gois-Lima, 2013; Fernicola et al., 2018). Sin embargo, recientes análisis filogenéticos (basados en datos moleculares) han corroborado la monofilia de los Dasypodidae, separándolos en Dasypodinae por un lado, Euphractinae, Tolypeutinae y Chlamyphorinae por el otro (Möller-Krull et al., 2007; Delsuc et al., 2012). Estos estudios, junto con nuevas evidencias moleculares, han llevado a proponer la divergencia temprana de los Dasypodinae respecto del resto del clado (Delsuc et al., 2016; Gibb et al., 2016). A su vez, Gibb et al. (2016) proponen dividir a Cingulata en dos familias, Dasypodidae y Chlamyphoridae (que agrupa a Euphractinae, Tolypeutinae,

Chlamyphorinae), incluyendo en esta última a los gliptodontes como una subfamilia (Glyptodontinae). Más recientemente, Gaudin y Lyon (2017) propusieron un esquema taxonómico diferente, en el que Cingulata están representados por las superfamilias Dasypodoidea (Dasypodidae) y Chlamyphoroidea (Glyptodontidae, Pampatheriidae, Euphractidae, Chlamyphoridae y Tolypeutidae) bajo el argumento de que esta clasificación refleja la notable y extensa historia evolutiva que sufrieron Cingulata (Gaudin y Lyon, 2017).

III.4.2. Pilosa

En cuanto a los perezosos (Folivora = Tardigrada = Phyllophaga) (Eoceno tardío–Reciente) constituyen uno de los grupos más característicos de mamíferos que habitaron el Cenozoico de América del Sur.

Desde el punto de vista morfológico se encuentran caracterizados por la presencia de una dentición reducida (monofiodontes), con su morfología simplificada (homodontes o euhipsodontes). El primer diente se interpreta como caniniforme en *Choloepus* y en la mayoría de los ejemplares fósiles, como *Glossotherium* y *Lestodon*, y ausente en *Bradypus* y fósiles como *Myiodon*. El resto de la dentición son considerados molariformes (Naples, 1982). A nivel de sus miembros posteriores las formas extintas presentan una serie de modificaciones especializadas para su adaptación a la locomoción terrestre como: a) una fuerte torsión del fémur, b) rotación lateral de la tibia y c) modificación del pie (pie pedolateral) (De Iullis, 2003). Esto lo diferencia de lo

que ocurre en los ejemplares actuales, que han adquirido adaptaciones en sus miembros permitiéndole un comportamiento suspensor (Gaudin, 1995, 2004; Nyakatura, 2012; Pujos et al., 2012, 2017)

El registro fehaciente más antiguo del grupo corresponde a *Pseudoglyptodon* del Eoceno tardío de Chubut, que consiste en una porción de la serie dentaria inferior, con dos molariformes (Simpson, 1948: Fig. 23), y anteriormente interpretado como un Cingulata Glyptodontidae Glyptatelinae (*Glyptatelus fractus*; ver McKenna et al., 2006). Los Folivora se hicieron más frecuentes en el registro fósil a partir del Oligoceno superior, adquiriendo una mayor diversidad durante el Neógeno, hasta finales del Pleistoceno o inicios del Holoceno, momento en el que los perezosos de gran tamaño se extinguen junto con los otros representantes de la megafauna (Vizcaíno y Scillato-Yané, 1995; McDonald, 1997; Gaudin y Croft, 2015).

La historia evolutiva de los perezosos se ha reconstruido principalmente a partir de análisis filogenéticos de caracteres morfológicos, a partir de los cuales surge la clasificación que tradicionalmente incluye cuatro familias: Megatheriidae, Megalonychidae, Nothrotheriidae y Mylodontidae, cuya monofilia ha sido recientemente corroborada por diversos autores (ver Gaudin, 2004; Gaudin y McDonald, 2008). En cuanto a sus representantes actuales, solo se conocen dos géneros, *Bradypus* y *Choloepus*, cuyo origen difilético basado en la evidencia molecular y morfológica fue confirmado por numerosos estudios (Gaudin, 1995, 2004; Greenwood et al., 2001; Buckley et al., 2015). *Bradypus* incluido en Bradypodidae, es el grupo hermano de los demás perezosos, y

Choloepus en Megalonychidae (Gaudin, 2004). Sin embargo, sus relaciones aún siguen siendo debatidas.

Recientemente, Delsuc et al. (2019) y Presslee et al. (2019) a base de estudios sobre ADN antiguo y paleoproteínas, respectivamente, sugieren un nuevo marco taxonómico para los perezosos (Folivora) identificando ocho familias distintas. Algunos de estos linajes corresponden a familias tradicionales: Bradypodidae, Mylodontidae, Megatheriidae y Nothrotheriidae. Por otra parte estos autores indican que los Megalonychidae deben dividirse en familias distintas en las que Megalonychidae incluye solo a *Megalonyx* y a los géneros significativamente relacionados, y Choloepodidae al género *Choloepus*. A su vez, proponen elevar las tribus Acratocnini y Parocnini al nivel familia en Acratocnidae y Parocnidae, teniendo como referencia el tiempo de divergencia con respecto a las otras familias. Y por último, reorganizan las familias en tres superfamilias: Megalocnoidea (Acratocnidae y Parocnidae), Mylodontoidea (Mylodontidae y Choloepidae) y Megatherioidea (Megatheriidae, Megalonychidae, Nothrotheriidae y Bradypodidae).

Capítulo IV

Marco geográfico, geológico y estratigráfico

IV. Marco geográfico, geológico y estratigráfico

IV.1. Contexto geográfico

Los restos fósiles asignados a *Xenarthra* y considerados en esta Tesis Doctoral (ver apéndice 1) provienen de dos localidades fosilíferas: Casira y Calahoyo, ubicadas en el departamento de Santa Catalina, al noroeste de la provincia de Jujuy (Argentina). Ambas se ubican en la Puna septentrional, en el límite entre Argentina y Bolivia, en una depresión al norte del Bolsón Laguna de los Pozuelos (Fig. 4.1).

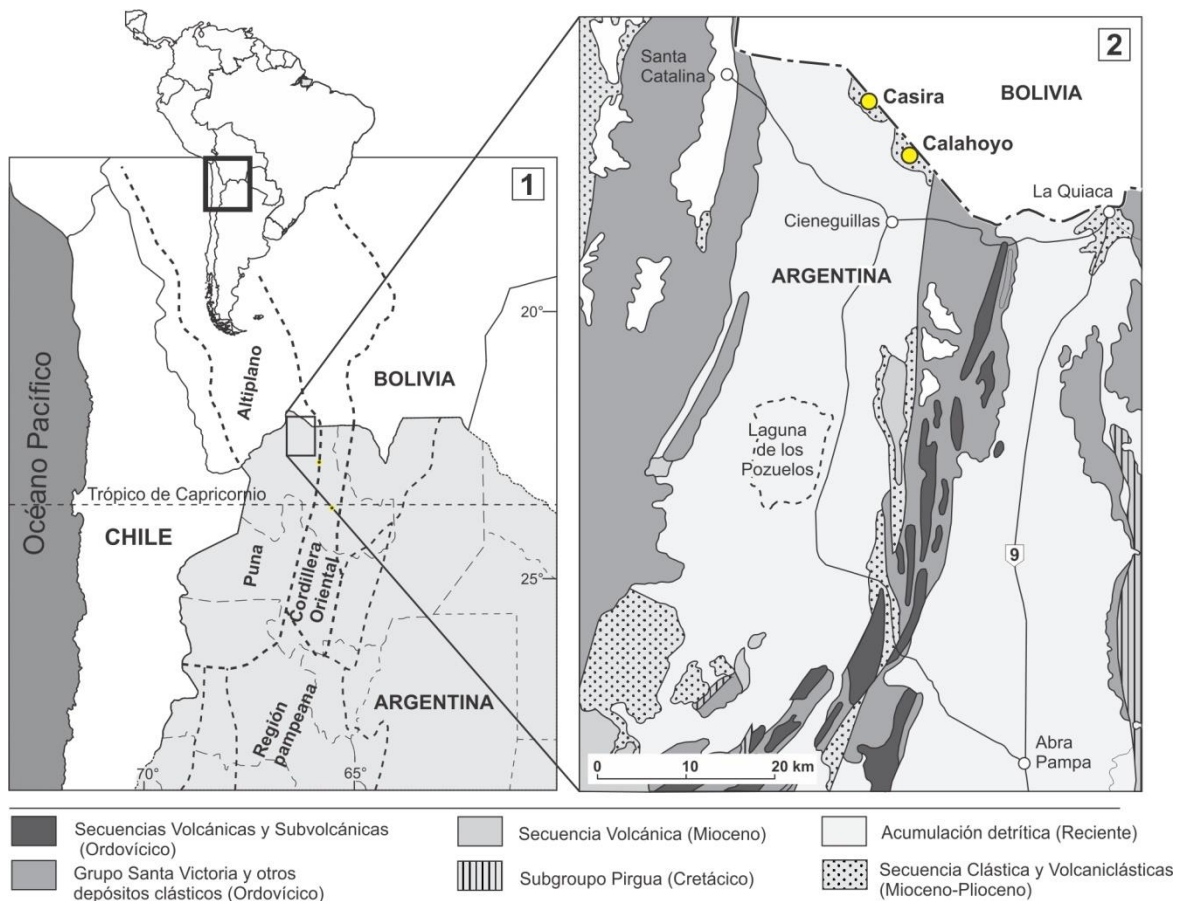


Figura 4.1. Ubicación geográfica de las localidades bajo estudio. a) Mapa de América del Sur y del noroeste de República Argentina, donde se ubican las localidades bajo estudio; 2) Contexto geológico del área de estudio, Calahoyo y Casira, al norte del Bolsón Laguna de los Pozuelos.

Calahoyo

Se sitúa en las inmediaciones de la localidad de Calahoyo a 43 km al oeste de la ciudad de La Quiaca. El área de estudio se encuentra comprendida en las coordenadas $22^{\circ}01'20,4''\text{S}$ - $22^{\circ}01'41,3''\text{S}$ y $65^{\circ}51'14,4''\text{O}$ - $65^{\circ}50'50,8''\text{O}$, actualmente ubicado a 3.639 m s.n.m.

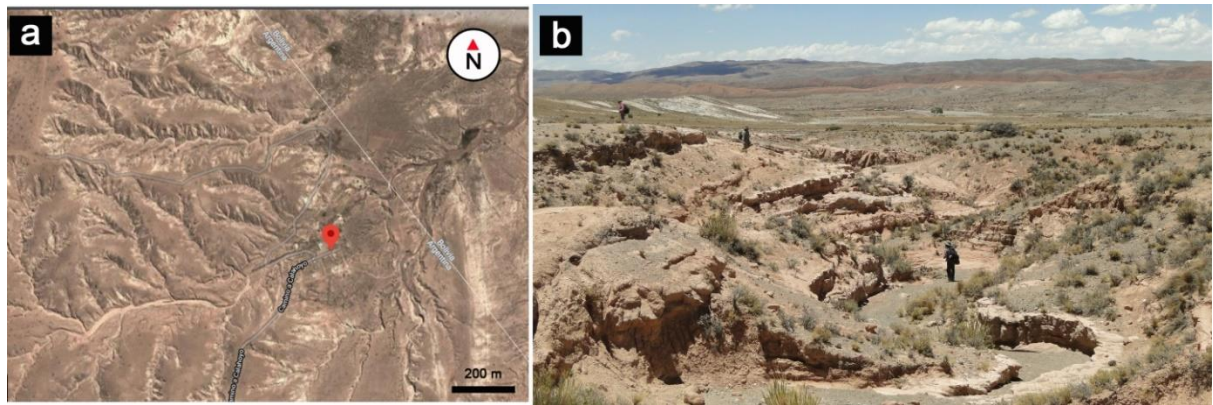


Figura 4.2. Localidad fosilífera de Calahoyo. a) Vista satelital, b) área de trabajo.

Casira

Se sitúa en las inmediaciones de la localidad de Casira ubicada sobre la ruta provincial 76, a 51 km al oeste de La Quiaca. El área de estudio se encuentra comprendido en las coordenadas $21^{\circ}57'30,5''\text{S}$ - $21^{\circ}58'40,2''\text{S}$ y $65^{\circ}55'06,3''\text{O}$ - $65^{\circ}54'19,4''\text{O}$, y actualmente ubicado a 3.684 m s.n.m.

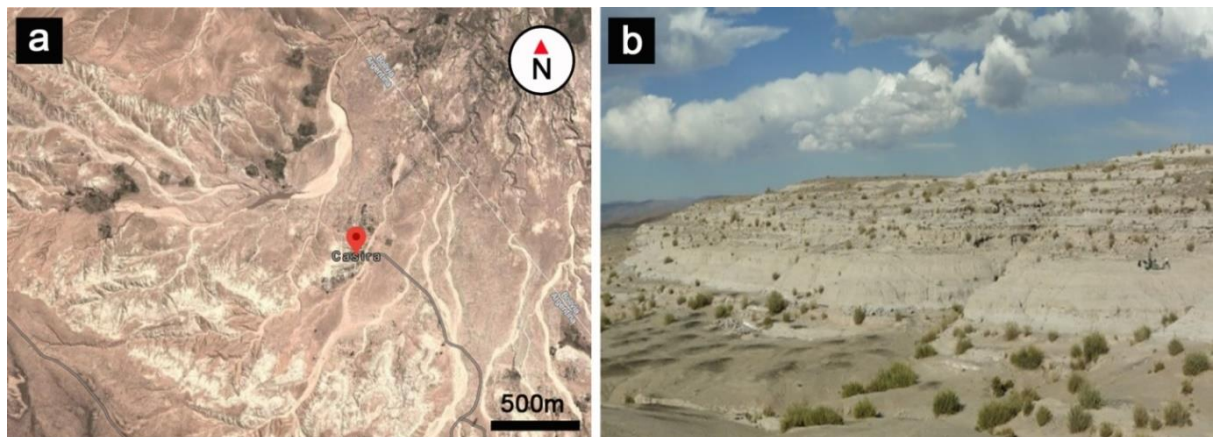


Figura 4.3. Localidad fosilífera de Casira. a) Vista satelital, b) área de trabajo.

IV.2. Marco Geológico y Estratigráfico

En el marco de esta Tesis Doctoral se han analizado y descripto las características de las unidades litoestratigráficas presentes en el área de estudio, con el objeto de elaborar perfiles estratigráficos de referencia para el sector, y poder asignar los depósitos a alguna de las formaciones mencionadas por los diferentes autores (Rubiolo et al., 2003; Camacho y Kulenmeyer, 2017; Zurita et al., 2017).

Durante los trabajos de campo realizados en los años 2017 y 2018 se llevaron a cabo perfiles estratigráficos (Fig. 4.4) en diferentes sectores de las localidades fosilíferas de Calahoyo y Casira (*sensu* Camacho et al., 2015 a).

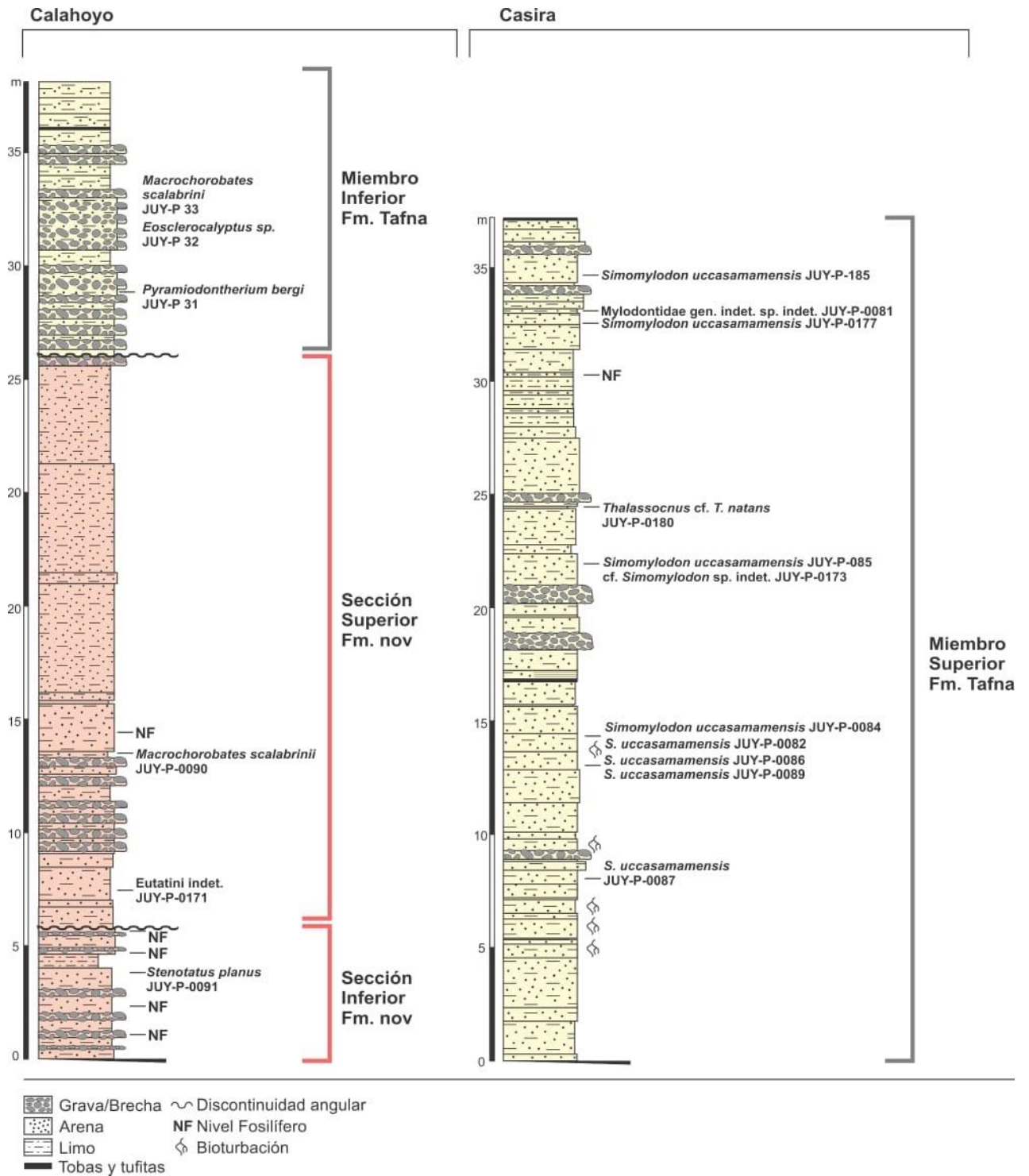


Figura 4.4. Columnas estratigráficas de los diferentes sectores de las localidades fosilíferas de Calahoyo y Casira, mostrando la ubicación precisa de los especímenes recuperados. En color rojizo Formación nov., en amarillo Formación Tafna.

En Calahoyo, se encuentra una sucesión sedimentaria de características particulares que no puede ser referida con certeza a ninguna de las Formaciones reconocidas en el sector, por lo cual es citada aquí como Formación nov. La sección inferior de esta sucesión tiene un espesor de 6 m y está conformada principalmente por sedimentitas, arenisca-limosa, masivos o con laminación débil, de coloración rojiza, interpretados como depósitos de corrientes de lodo. Intercalados entre los mismos se encuentran varios niveles de conglomerados matriz soportados, que representarían eventos de crecida. La asociación de facies permite interpretar un ambiente de abanico aluvial distal. Cerca de la base de la sucesión se observó la presencia de una crotoquina atribuible a mamíferos de mediano tamaño. Hacia el tope de la sección se encuentra un nivel de sedimentitas limosas con presencia de concreciones carbonáticas, interpretada como un paleosuelo.

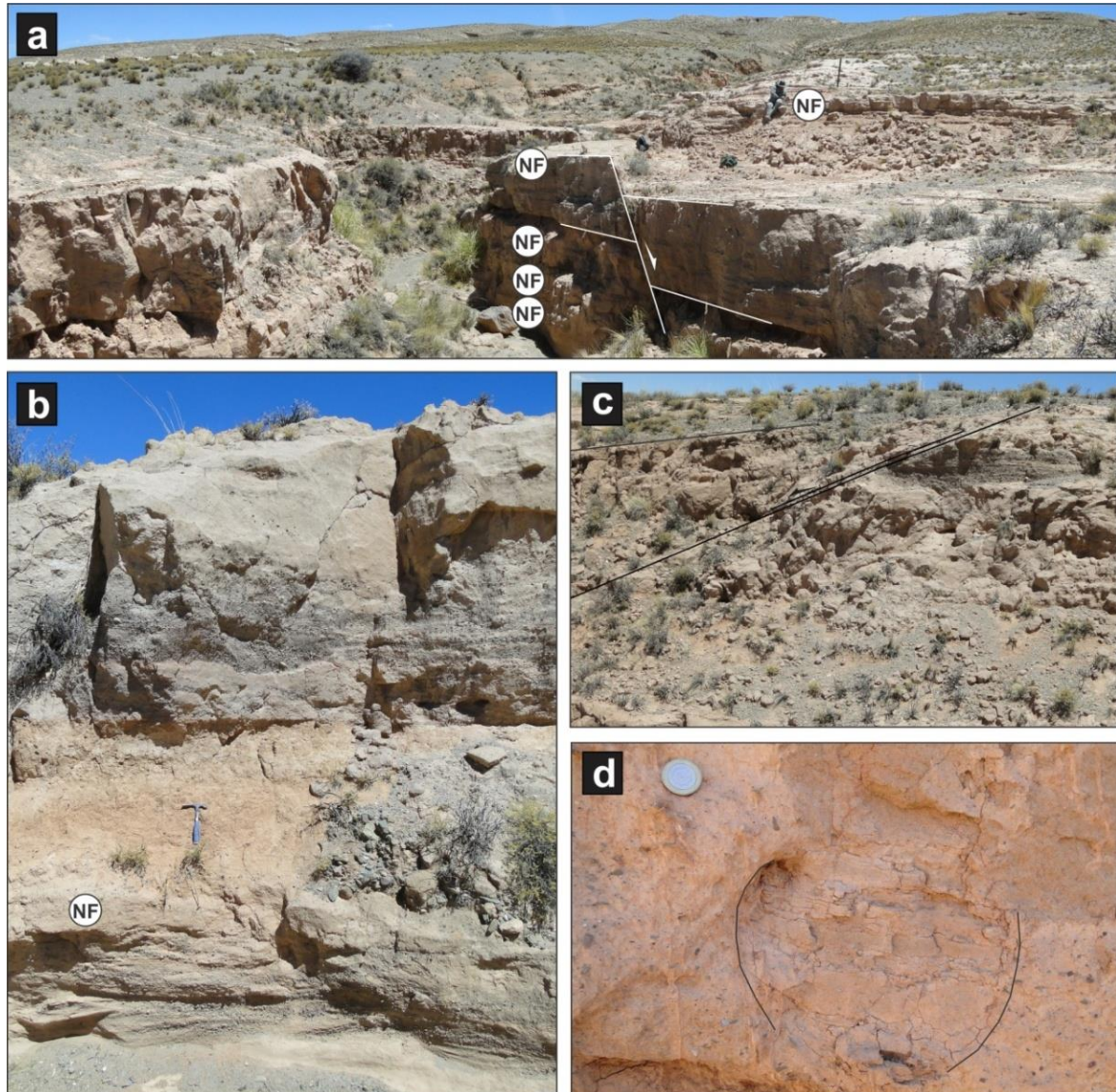


Figura 4.5. Detalles de la sección inferior de la Formación nov., localidad fosilífera de Calahoyo. a) Tramo de la sección inferior de la sucesión sedimentarios presentes en la localidad fosilífera de Calahoyo. b) Detalle sector nivel fosilífero *Stenotatus planus*. c) Fracturaciones en la depósitos. d) Crotovina. **Abreviatura: NF,** Nivel Fosilífero.

Desde un punto de vista estructural, los niveles se encuentran buzando al noreste, y en algunos sectores la secuencia presenta fallas normales correspondientes a eventos de distensión. Los restos de vertebrados fósiles se encuentran en las areniscas-limosas y corresponden casi en su totalidad a

microvertebrados (principalmente fragmentos mandibulares); algunas excepciones están representadas por unos restos indeterminados de un vertebrado de mediano tamaño y la presencia de algunos taxones, entre ellos el Dasypodidae *Stenotatus* (ver Capítulo V).

Hacia el sur de estos depósitos, se encuentra la sección superior y principal de esta sucesión, la cual está separada de la antes descrita por una discordancia angular. Esta sección se encuentra conformada principalmente por sedimentos finos areniscas-limosas masivos, de geometría tabular, aunque también se observan algunos niveles donde se puede identificar estratificación planar y entrecruzada. Hacia la base de esta sección se encuentran varios niveles de conglomerados matriz soportados. Por encima de los cuales están presentes los principales niveles fosilíferos de esta sección, los que corresponden a niveles limoarenosos, masivos, los cuales en algunos sectores presentan desarrollo de estructuras pedogenéticas (e.g. concreciones carbonáticas) y trazas de invertebrados (cf. *Coprinisphaera*). Los restos fósiles en este sector corresponden a micromamíferos y mamíferos de mediano tamaño. Por encima de estos niveles fosilíferos se encuentra un conjunto de niveles areno-limosos y limo-arenosos, de matriz tobácea, de color grisáceo blanquecino que constituyen un nivel guía de referencia para el sector por su amplia extensión areal. A continuación de estos se encuentra un conjunto de niveles limosos y areno-limosos rojizos, entre los cuales se intercalan depósitos con estratificación planar y entrecruzada, como así también algunas crotovinas. La estructura de toda la secuencia de esta sección se encuentra plegada, de rumbo N-NE, con una inclinación de 35–41° en sus flancos (Camacho et al.,

2015 b). Entre los restos de vertebrados recuperados de estos sedimentos se encuentra *Macrochorobates* (ver Capítulo V).

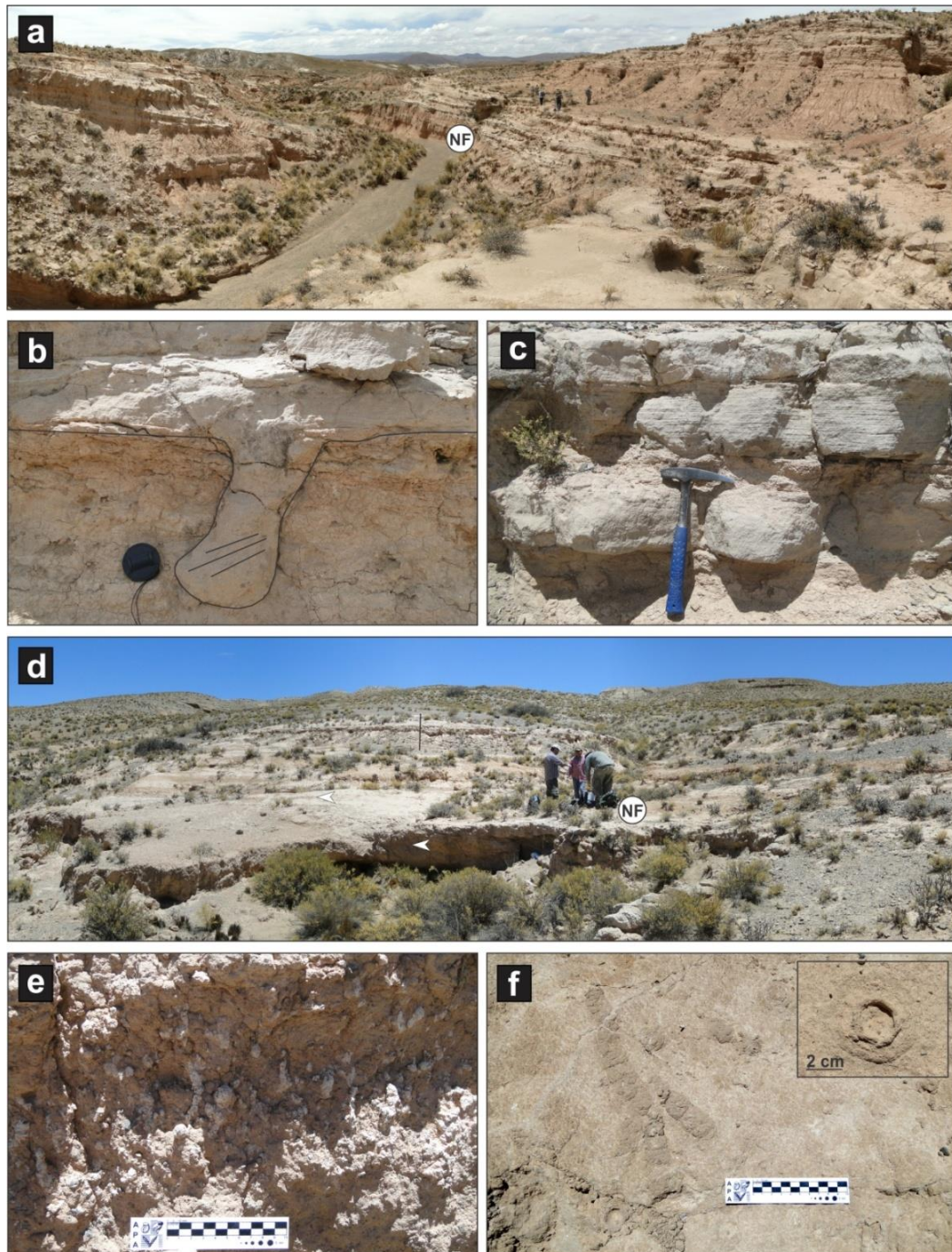


Figura 4.6. Detalles de la sección superior de la Formación nov., localidad fosilífera de Calahoyo. a) Vista general de la sección sedimentaria superior de la “cuenca” de Calahoyo. b) Crotovina. c) Areniscas limosas con laminación horizontal. d) Sitio fosilífero de la secuencia, en donde se observan concreciones carbonáticas. e)

nivel limoso interpretado como un paleosuelo, en el cual además se encuentran trazas de invertebrados f) Nivel fosilífero. **Abreviatura: NF.** Nivel fosilífero

Hacia el sector sur y oeste de la cuenca y cubriendo, en aparente concordancia los depósitos de la Formación nov., se distingue el miembro inferior de la Formación Tafna en donde se encuentran más de 50 m de potentes depósitos de brechas matriz soportados, con clastos angulosos, matriz areno-limosa, estratificación grosera, en estratos de entre 1 y 1,5 m, intercalados con niveles de areniscas-limosas, una asociación típica de flujos de escombros y flujos hiperconcentrados en ambientes de abanicos aluviales con altas pendientes. A diferencia de los depósitos anteriores, en estos depósitos los restos de vertebrados registrados comprenden especies de mediano a gran tamaño como *Eosclerocalyptus* y *Pyramiodontherium* (ver Capítulo V).

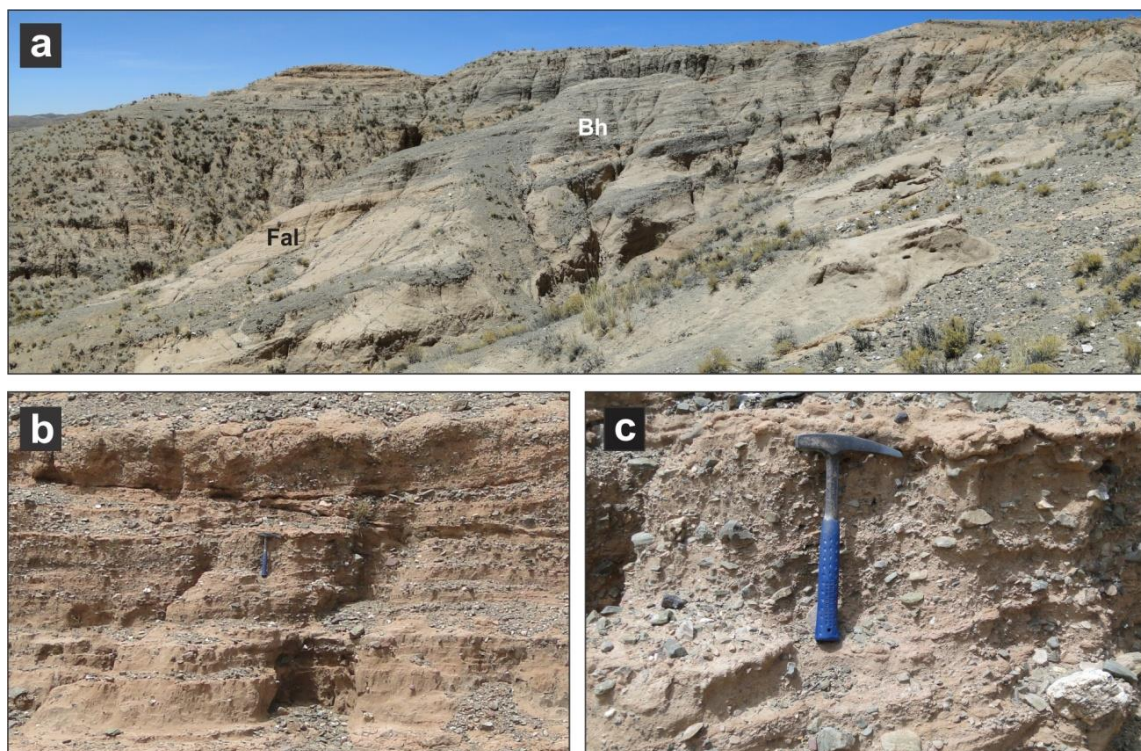


Figura 4.7. Detalles del miembro inferior de la Formación Tafna, “cuenca” de

Calahoyo. a) Depósitos de brechas del miembro inferior de la Formación Tafna expuestos en la “cuenca” de Calahoyo, con detalle de los mismos (b y c).

En la localidad fosilífera de Casira (*sensu* Camacho et al., 2015 a) se expone un amplio depósito, de más de 30 m de potencia, formada principalmente por estratos tabulares de sedimentitas finas, areniscas finas a muy finas con laminación entrecruzada y horizontal, en los cuales se intercalan algunos niveles de areniscas conglomerádicas y conglomerados matriz soporte, y tobas y tufitas de variable espesor, que corresponden al miembro superior de la Formación Tafna definida como tal por Zurita et al (2017). Los principales niveles fosilíferos corresponden en su mayoría a niveles finos, en los cuales también se observa una abundante bioturbación en forma de rizotúbulos. Las tobas y tufitas se distribuyen a lo largo de toda la sucesión o depósito sedimentaria, mientras algunas alcanzan menos de 5 cm de espesor y escasa representación areal, la más importante, de aproximadamente 1 m de espesor, se encuentra cerca del techo de la unidad. Estas unidades se corresponden con ambientes propios de las áreas más distales de un sistema aluvial, pudiendo interpretarse como una combinación de formas eólicas con otros típicamente aluviales como flujos torrenciales en manto y amplias llanuras de inundación. Toda la sucesión se encuentra cubierta por depósitos clásticos de probable edad Cuaternaria suprayaciendo mediante discordancia erosiva.

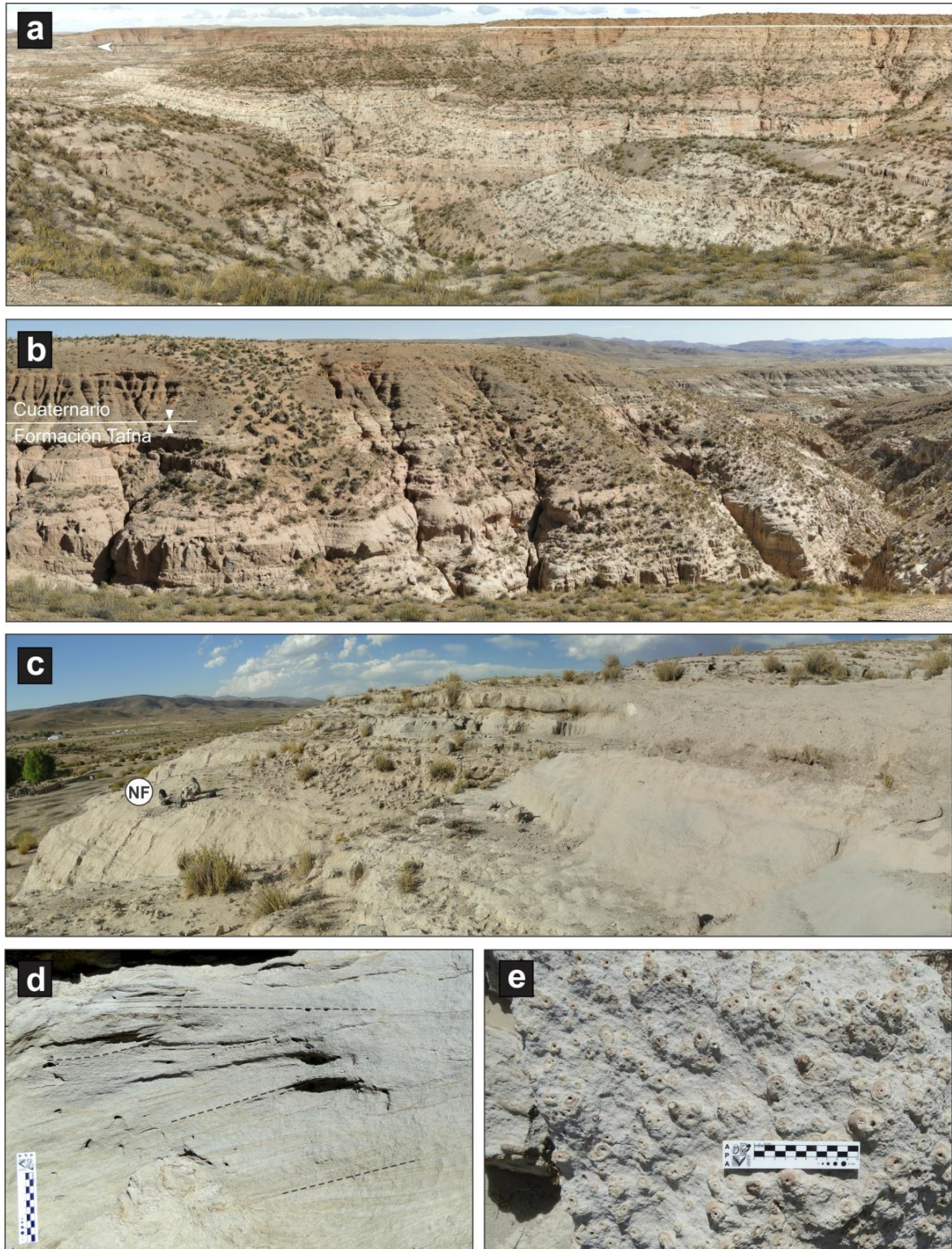


Figura 4.8. Depósitos sedimentarios expuestos en la localidad fosilifera de Casira. La línea blanca en las dos primeras imágenes (a y b) marca el límite entre la sección superior de la Formación Tafna y los depósitos cuaternarios. La flecha indica

el nivel de toba superior. c) Uno de los niveles fosilíferos, d) detalle de la laminación entrecruzada en el sector, y e) bioturbación de los niveles.

Los restos recuperados de estas unidades corresponden desde micro a megamamíferos, los cuales pueden encontrarse aislados o completamente articulados, con un excelente grado de conservación. Desde el punto de vista estructural, la secuencia se encuentra prácticamente horizontal a ligeramente inclinadas ($\sim 10^\circ$). Algunos de los registros de taxones presentes en esta secuencia son *Simomyiodon* (ver Capítulo V) asociados a *Posnanskytherium* (Notoungulata, Toxodontidae) y *Praectenomys* (Rodentia, Octodontidae).

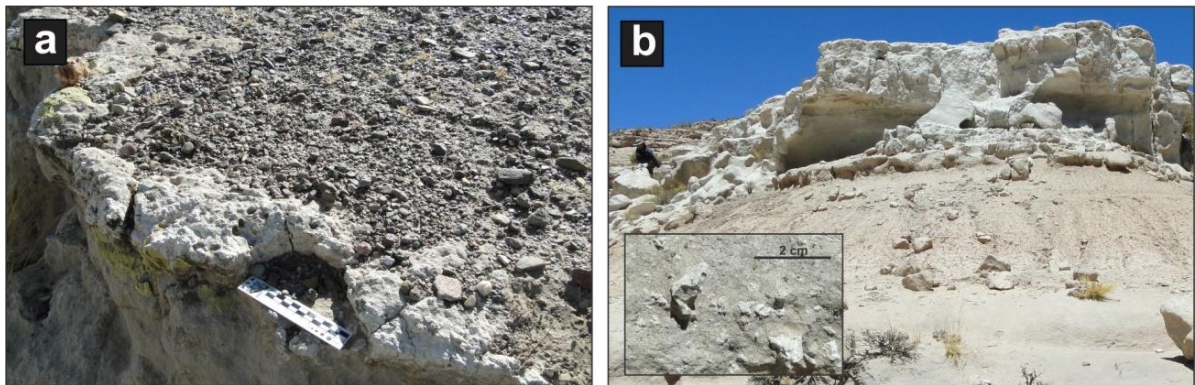


Figura 4.9. Distintos tipos de depósitos piroclásticos presentes en la localidad fosilífera de Casira. a) tufitas, b) tobas.

Capítulo V

Resultados

V. Resultados

V.1. Resultados Sistemáticos

Los linajes de xenartros estudiados en esta Tesis corresponden a cingulados (Cingulata) y perezosos terrestres (Folivora) pertenecientes a la colección paleontológica del Museo de Geología, Mineralogía y Paleontología del Instituto de Geología y Minería de la Universidad Nacional de Jujuy, San Salvador de Jujuy, Jujuy.

En este apartado se lleva a cabo la descripción y determinación taxonómica de los materiales obtenidos durante las campañas realizadas en el marco de este trabajo de Tesis doctoral. Además de la revisión de las asignaciones previas realizadas por Zurita et al. (2017), a su vez, se justifica detalladamente las determinaciones, siguiendo las últimas revisiones sistemáticas disponibles para cada uno de los taxones estudiados.

Sistemática Paleontológica

Clase **Mammalia** Linnaeus, 1758

Orden **Xenarthra** Cope, 1889.

Suborden **Cingulata** Illiger, 1811

Familia **Dasypodidae** Gray, 1821

Subfamilia **Euphractinae** Winge, 1923

Tribu **Eutatini** Bordas, 1933

Género ***Stenotatus*** Ameghino, 1891

Sinonimia

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

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

Prodasyopus Ameghino, 1894: 428.

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

Especies incluidas: *Stenotatus patagonicus* (Ameghino, 1887), *Stenotatus hesternus* (Ameghino, 1889), *Stenotatus ornatus* (Ameghino, 1897), *Stenotatus centralis* (Ameghino, 1902), y *Stenotatus planus* Scillato-Yané y Carlini, 1998.

Distribución geográfica y cronológica

En Argentina *Stenotatus* fue registrado en la Formación Deseado (SALMA Deseadense) en las provincias de Santa Cruz y Chubut (Ameghino, 1897); en la Formación Sarmiento (SALMA Colhuehuapense), provincia de Chubut (Ameghino, 1902); Formación Chichinales (SALMA Colhuehuapense) provincia de Río Negro (Barrio et al., 1989); Formación Santa Cruz (SALMA Santacrucense) provincia de Santa Cruz (Scott, 1903; Vizcaíno et al., 2006); Formación Collón-Curá (SALMA Colloncureense) en las provincias de Neuquén y Río Negro (Roth, 1898) y para el SALMA Santacrucense de Patagonia Argentina (González-Ruiz, 2010).

Fuera de Argentina, *Stenotatus* tiene registros en dos localidades al sur de Bolivia, Cerdas (Mioceno inferior–medio, 16,3–15,1 Ma) (ver Croft et al., 2009, 2016) y Nazareno (No se sabe la edad exacta pero se sugiere una edad similar a Cerdas, Mioceno medio, ca. 16–15 Ma) (ver Oiso, 1991; Croft y Anaya, 2020) y al norte de Chile, en la Formación Chucal en localidad de Chucal (SALMA Santacruceño) (ver Croft et al., 2004, 2007).

Stenotatus planus

(Figura 5.1; Apéndice 2.A-B)

Material referido: JUY-P-0091, hemimandíbula izquierda y cinco osteodermos móviles.

Procedencia estratigráfica y geográfica: sección inferior de la Formación nov. localidad fosilífera de Calahoyo, provincia de Jujuy, noroeste de Argentina.

Descripción y comparación

Hemimandíbula. La hemimandíbula izquierda posee una longitud máxima de 40 mm y su borde ventral es levemente convexo. El margen anterior del proceso coronoideo se encuentra a nivel del último molariforme, como en *Ringueletia simpsoni* (Scillato-Yané, 1982 lam. 13), y a diferencia de *Proeutatus deleo* (MACN-A 4800-4802) y *Proeutatus oenophorum* (MACN-A 4772-4795) en los que el proceso coronoideo se eleva por detrás del mf10. En vista oclusal (Fig. 5.1 a), se observa que la rama horizontal es estrecha y presenta un

adelgazamiento marcado hacia la región sinfisiaria. La serie dentaria tiene una longitud de 33 mm y está constituida por diez molariformes que tienen su eje mayor paralelo a la dirección que la serie dentaria. Los mf1 al mf4 son pequeños y lateralmente comprimidos, aumentando de tamaño desde el mf5 al mf8. A partir del mf9, los dos últimos molariformes muestran una reducción gradual. Los seis molariformes posteriores (mf5-mf10) tienen la superficie oclusal subelíptica a subrectangular, como en *Stenotatus patagonicus* (MACN 4872, Gonzalez-Ruiz, 2010 lam 17) y *Eutatus* (Vizcaino y Bargo, 1998 Fig. 2), y a diferencia de *Proeutatus deleo* (MACN-A 4800-4802), *Proeutatus oenophorum* (MACN-A 4772-4795), en los que son subtriangulares a bilobados (Fig. 5.1. b).

Osteodermos. Los osteodermos son asignados a la tribu Eutatini por la presencia de grandes forámenes pilíferos en el margen posterior (ver Scillato-Yané, 1977, 1982; Carlini y Scillato-Yané, 1999; Soibelzon et al., 2010 entre otros). Cada osteodermo (Fig. 5.1 c) presenta en su superficie expuesta una figura central que ocupa toda la porción caudal, en tanto que los forámenes pilíferos del margen posterior se disponen en una sola hilera y varían en número de cuatro a seis, como en *Stenotatus ornatus* (MACN-A 11073), *Stenotatus planus* (MLP 91-I-10-54), *Stenotatus hesternus* (MACN-A 871-878, MACN 4873) y *Chasicotatus peiranoi* (PVL 4796); estas características lo diferencian de *Ringueletia simpsoni* (MACN 10232, MLP-PV 07-V-3-12), en el que la figura central está interrumpida en la parte anterior por la presencia de dos figuras laterales y con los forámenes pilíferos dispuestos en dos hileras claramente diferenciadas. A su vez, la superficie de los osteodermos del material JUY-P-0091 es similar a la de *Stenotatus ornatus*

(MACN-A 11073), *Stenotatus planus* (MLP 91-I-10-54) y *Chasicotatus peiranoi* (PVL 4796), diferenciándose de *Doellotatus inornatus* (MACN 7946), *Doellotatus chapadmalensis* (MACN 6263), *Paraeutatus distans* (MACN-A 7972-7974) y *Proeutatus oenophorum* (MACN-A 4772-4795), *Proeutatus deleo* (MACN-A 4800-4802) los cuales se caracterizan por una evidente rugosidad (Ameghino, 1891 a; Scillato-Yané, 1982; Urrutia et al., 2008). Además, el área que separa la porción craneal de la porción caudal (depresión transversa) presenta numerosas rugosidades y surcos irregulares, como en *Stenotatus patagonicus* (MACN-A 4874-4875), *Stenotatus ornatus* (MACN-A 11073), *Stenotatus planus* (MLP 91-I-10-54), *Stenotatus hesternus* (MACN-A 871-878, MACN 4873), y difiriendo de *Chasicotatus*, que exhibe una región lisa (PVL 4796, Scillato-Yané et al., 2010 Fig 10). Este conjunto de caracteres permite asignar el ejemplar JUY-P-0091 al género *Stenotatus*. Dentro de las distintas especies descriptas para el género, algunos caracteres muestran una similitud con *S. planus* (MLP 91-I-10-54), tales como el número de forámenes pilíferos (entre 4 a 6), a diferencia de *S. ornatus* (MACN-A 11073), *S. centralis* (MACN 11753), *S. hesternus* (MACN-A 871-878, MACN 4873) y *S. patagonicus* (MACN-A 4874-4875), que presentan de 2 a 4 forámenes de gran tamaño. Los surcos longitudinales presentan pequeños forámenes en la superficie externa, como en *S. patagonicus* (MACN-A 4874-4875) y *S. planus* (MLP 91-I-10-54), pero no son tan conspicuos como en *S. hesternus* (MACN-A 871-878, MACN 4873). En algunos osteodermos se observa la presencia de surcos poco marcados como en *S. planus* (MLP 91-I-10-54), diferente a lo observado en *S. patagonicus* (MACN-A 4874-4875), en la que estos

surcos están orientados en forma oblicua con respecto al eje longitudinal de la figura lateral, dividiéndola en dos figuras más pequeñas. Sin embargo, el análisis comparativo de las características observadas en JUY-P-0091 sugiere una marcada similitud con aquellos osteodermos descritos por Croft et al. (2009, 2016) (UATF-V-000869) y reconocidos como Eutatini gen. et sp. nov. provenientes del Mioceno medio (ca. 16 Ma) de la localidad de Cerdas (Bolivia). Ambos especímenes comparten la siguiente combinación de caracteres: a) una sola hilera de grandes forámenes pilíferos (generalmente 4-6) a lo largo del margen posterior; b) dos surcos longitudinales y dos pares de surcos transversales definiendo una figura central alargada y dos pares de figuras periféricas; c) pequeños forámenes en los surcos longitudinales (3 o 4 pares).

Observaciones. Por lo expuesto anteriormente el ejemplar JUY-P-0091 es similar al material proveniente de Cerdas y que fue asignado originalmente a *Stenotatus planus* por Croft et al. (2009). Sin embargo, recientemente Croft et al. (2016) reasignaron el ejemplar UATF-V-000869, sugiriendo que correspondería a Eutatini, gen. et sp. nov. Si bien el ejemplar (JUY-P-0091) ya fue descrito y figurado en una publicación previa (Quiñones et al., 2019), como *Stenotatus*, al contar con mayor información se pudo llevar a cabo una mejor comparación con otros materiales, lo que permitió avanzar en la determinación. En consecuencia, las observaciones llevadas a cabo en este trabajo sugieren lo siguiente: a) ambos materiales corresponden a *Stenotatus*; b) la combinación de caracteres indica que corresponden a la misma entidad específica; c) los caracteres compartidos

sugieren que ambos (JUY-P-0091 y UATF-V-000869) corresponden a la especie *Stenotatus planus*.

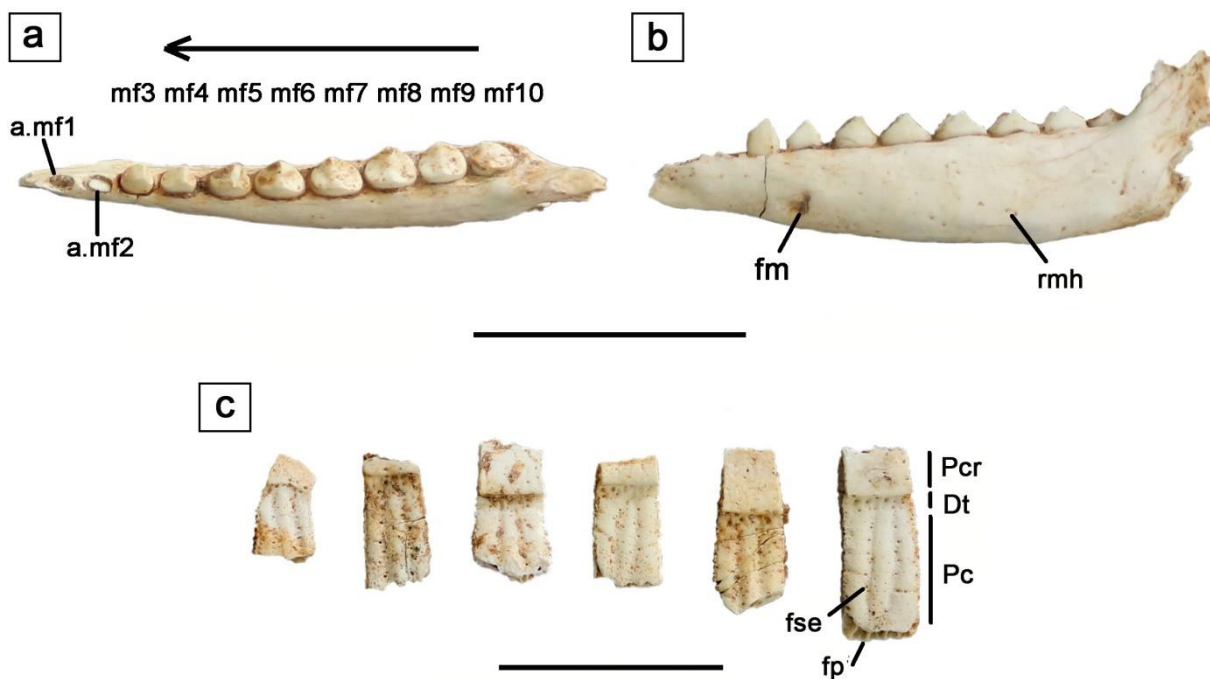


Figura 5.1. Hemimandíbula y osteodermos de *Stenotatus planus* (JUY-P-0091).

Hemimandíbula izquierda en vista: a) oclusal; b) lateral, respectivamente y c) osteodermos móviles. **Abreviaturas:** **a.mf**, alveolo de molariforme; **Dt**, depresión transversal; **fm**, foramen mentoniano; **fp**, foramen pilífero; **fse**, foramen de la superficie externa; **mf**, molariforme; **Pc**, porción caudal; **Pcr**, porción craneal; **rmh**, rama mandibular horizontal. **Escala:** 20 mm.

Eutatini indet.

(Figura 5.2; Apéndice 2.B)

Material referido: JUY-P-0171, fragmento de coraza dorsal compuesto por tres hileras de osteodermos móviles.

Procedencia estratigráfica y geográfica: sección superior de la Formación nov. localidad fosilífera de Calahoyo, provincia de Jujuy, noroeste de Argentina.

Descripción y comparación

Osteodermos. Los osteodermos son asignados a la tribu Eutatini por la presencia de grandes forámenes pilíferos en el margen posterior (ver Scillato-Yané, 1977, 1982; Carlini y Scillato-Yané, 1999; Soibelzon et al., 2010) y la figura central de los osteodermos menos estrecha que en los Euphractini (Scillato-Yané, 1982). Cada osteoderma presenta en su superficie expuesta una figura central que ocupa toda la porción caudal como en *Stenotatus ornatus* (MACN-A 11073), *Stenotatus planus* (MLP 91-I-10-54), *Stenotatus hesternus* (MACN A871-878, MACN 4873) y *Chasicotatus peiranoi* (PVL 4796), diferente de *Ringueletia simpsoni* (MACN 10232, MLP-PV 07-V-3-12) en el que la figura central está interrumpida en la parte anterior por la presencia de dos figuras laterales. A su vez, se observa la presencia de 3 o 4 surcos, orientados en forma oblicua al eje longitudinal de la figura lateral, dividiéndola en 4 o 5 figuras más pequeñas, siendo una característica que lo diferencia de *Stenotatus ornatus* (MACN-A 11073), *Stenotatus planus* (MLP 91-I-10-54), *S. centralis* (MACN 11753), *S. hesternus*

(MACN-A 871-878, MACN 4873) y *S. patagonicus* (MACN-A 4874-4875), *Doellotatus inornatus* (MACN 7946), *Doellotatus chapadmalensis* (MACN 6263), *Chasicotatus peiranoi* (PVL 4796), *Ringueletia simpsoni* (MACN 10232, MLP-PV 07-V-3-12), *Paraeutatus distans* (MACN-A 7972-7974), *Proeutatus oenophorum* (MACN-A 4772-4795) y *Proeutatus deleo* (MACN-A 4800-4802), en tanto que los forámenes pilíferos del margen posterior se disponen en una sola hilera y en número de dos a cuatro, diferente a *Doellotatus*, *Ringueletia*, *Chasicotatus*, *Paraeutatus* y *Proeutatus*. Por otra parte, los osteodermos de JUY-P- 0171 exhiben una superficie lisa como en *Stenotatus ornatus* (MACN-A 11073), *Stenotatus planus* (MLP 91-I-10-54), *S. centralis* (MACN 11753), *S. hesternus* (MACN-A 871-878, MACN 4873) y *S. patagonicus* (MACN-A 4874-4875) y *Chasicotatus peiranoi* (PVL 4796), diferenciándose de *Doellotatus inornatus* (MACN 7946), *Doellotatus chapadmalensis* (MACN 6263), *Ringueletia simpsoni* (MACN 10232, MLP-PV 07-V-3-12), *Paraeutatus distans* (MACN-A 7972-7974), *Proeutatus oenophorum* (MACN-A 4772-4795) y *Proeutatus deleo* (MACN-A 4800-4802) que muestran una evidente rugosidad en su superficie. Además, el área que separa la porción craneal de la porción caudal (depresión transversa) está muy reducida y presenta numerosas rugosidades, como en *Stenotatus*, y difiriendo de *Chasicotatus* que exhibe una región lisa.

Observaciones. Este ejemplar presenta la siguiente combinación de caracteres: (1) una sola fila de grandes forámenes pilíferos de gran tamaño (generalmente 2-4) a lo largo del margen posterior; y (2) dos surcos longitudinales y tres o cuatro pares de surcos transversales que definen una figura central

alargada y cuatro o cinco pares de figuras periféricas. En consecuencia, el espécimen JUY-P-0171 se diferencia de otros géneros ya reconocidos en Eutatini. La combinación de caracteres observados indica que este material podría corresponder a un nuevo taxón dentro de los Eutatini.

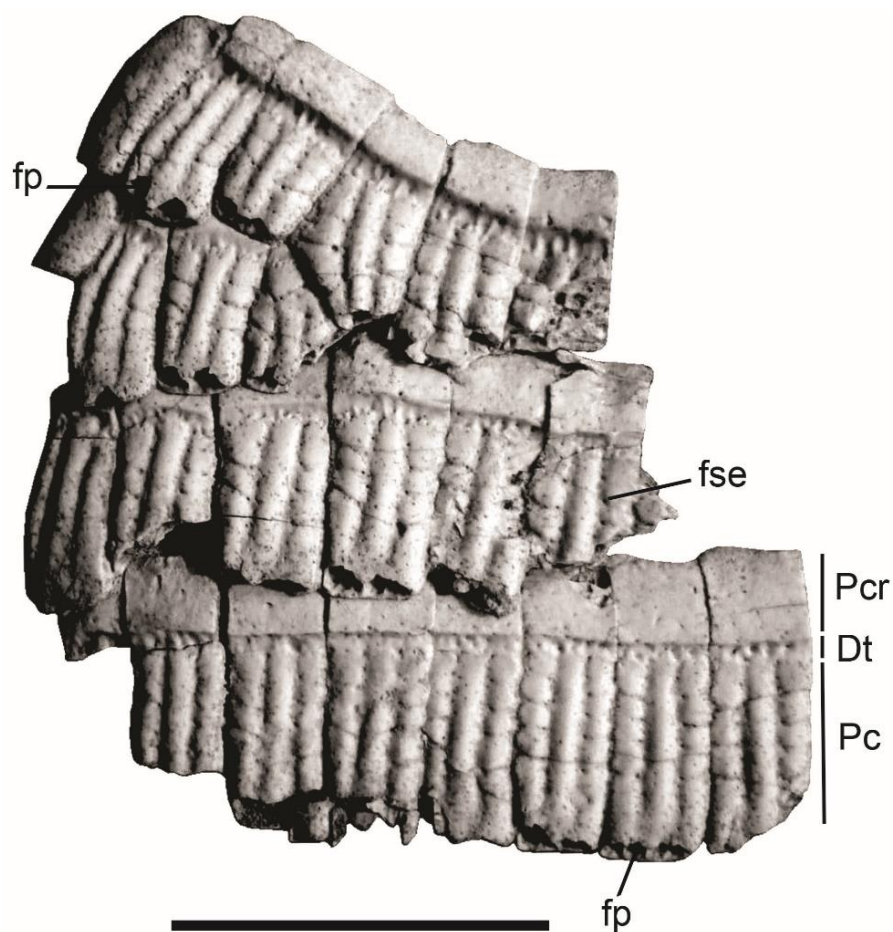


Figura 5.2. Osteodermos de Eutatini indet. (JUY-P-0171). Osteodermos móviles. **Abreviaturas:** Dt, depresión transversal; fp, foramen pilífero; fse, foramen de la superficie externa; Pc, porción caudal; Pcr, porción craneal. **Escala:** 20 mm.

Tribu **Euphractini** Winge, 1923

Genero **Macrochorobates** Scillato-Yané, 1980

Especie tipo: *Proeuphractus scalabrinii* Moreno y Mercerat, 1891.

Especies incluidas: *Macrochorobates scalabrinii* (Moreno y Mercerat, 1891) y *Macrochorobates chapalmalensis* (Ameghino, 1908).

Distribución geográfica y cronológica

Macrochorobates scalabrinii se registra en la Formación Andalhuala, provincia de Catamarca (ver Marshall y Patterson, 1981; Bossi et al., 1987; Esteban y Nasif, 1996; Esteban et al., 2001). Las dataciones radiométricas existentes para esta unidad estiman una antigüedad cercana a los 7,14–5,65 Ma (ver Marshall y Patterson, 1981; Latorre et al., 1997; Reguero y Candela, 2011; Bonini et al., 2017). Esta especie también ha sido citada para la Formación Cerro Azul (Piso/Edad Huayqueriense) en la provincia de Buenos Aires (Scillato-Yané, 1980, 1982); en la Formación Cerro Azul en la provincia de La Pampa (Esteban et al., 2001 y Urrutia et al., 2008); Formación Salicas, provincia de La Rioja (Tauber, 2005; Brandoni et al., 2012); Formación Las Flores, provincia de San Juan (Contreras, 2007, Contreras et al., 2013), en donde el nivel portador de *M. scalabrinii* tienen una edad comprendida entre los 6,9 Ma y 6,3 Ma (Ré et al., 2003, p. 44) y en las formaciones Huayquerías (edad U/Pb $5,84 \pm 0,41$ Ma, Mioceno superior) y Tunuyán (Plioceno), provincia de Mendoza (Romano-Muñoz y Esteban, 2019), donde los autores han propuesto la extensión del biocrón de *M.*

scalabrinii. Por otro lado, *Macrochorobates chapalmalensis* ha sido registrada en la Formación Cerro Azul (Piso/Edad Huayqueriense) provincia de La Pampa (Urrutia et. al., 2008); formaciones Monte Hermoso y Chapadmalal (Piso/Edad Montehermosense y Piso/Edad Chapadmalalense) provincia de Buenos Aires y Formación Uquía, (Plioceno superior–Pleistoceno inferior), provincia de Jujuy (Scillato-Yané, 1982).

Macrochorobates scalabrinii (Moreno y Mercerat, 1891) Scillato-Yané, 1980

(Figura 5.3-5.4; Apéndice 2.B)

Sinonimia

Proeuphractus scalabrinii Moreno y Mercerat, 1891, p. 226.

Macrochorobates scalabrinii, Scillato-Yané, 1980, p. 26.

Holotipo: MLP? perdido (ver Mones, 1986), osteodermos de la coraza dorsal, Valle de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; ‘Araucanense’ (Mioceno superior–Plioceno inferior).

Materiales referidos: JUY-P-0090, 3 osteodermos del escudo cefálico, 8 osteodermos de las bandas móviles, 2 osteodermos fijos, 2 osteodermos del escudo pélvico, 2 osteodermos del estuche caudal. JUY-P 33, dos osteodermos móviles completos, y un fragmento de otro.

Procedencia estratigráfica y geográfica: Sección superior de la Formación nov. localidad fosilífera de Calahoyo, provincia de Jujuy, noroeste de Argentina

Descripción y comparación

Osteodermos. Los osteodermos del escudete cefálico presentan un contorno que varía desde rectangular a romboidal. Son osteodermos de superficie expuesta lisa y convexa. Por otro lado, los osteodermos móviles de la coraza dorsal son de contorno rectangular y con un gran diámetro antero-posterior. Cada osteodermo presenta una porción craneal en forma de tecla. En el área que separa la porción craneal de la porción caudal, depresión transversa, se evidencian numerosas rugosidades. A su vez, en la porción caudal se distingue una figura central elevada en sentido longitudinal al eje mayor del osteodermo, con una desviación lateral hacia el margen externo en la porción distal, como en *Macrochorobates* (Contreras et al., 2013 Fig. 2), *Chorobates villosissimus* (MACN 2940) *Chorobates recens* (Carlini y Scillato-Yané, 1995 Fig 1), y diferente de la figura central plana anteriormente y elevada posteriormente de *Paraeuphractus* y la totalmente plana y sin desviación de *Euphractus* (ver Scillato-Yané, 1982). Esta figura central está delimitada por dos surcos anchos, presentando numerosos forámenes de pequeño tamaño en la superficie externa, como en *Macrochorobates* (Contreras et al., 2013 Fig. 2) y *Chorobates villosissimus* (MACN 2940; Urrutia et al., 2008 Fig. 2.1) *Chorobates recens* (Carlini y Scillato-Yané, 1995 Fig 1). Las figuras laterales están menos elevadas que la central, siendo estas a su vez ligeramente planas como en *Macrochorobates* (Contreras et al., 2013 Fig. 2), *Chorobates villosissimus* (MACN 2940; Urrutia et al., 2008 Fig. 2.1) *Chorobates recens* (Carlini y Scillato-Yané, 1995 Fig 1); esto lo diferencia de *Proeuphractus limpidus* (Urrutia et al., 2008 Fig. 2.1) en los que las figuras

laterales son convexas y más elevadas que la figura central (Scillato-Yané, 1982). En algunos osteodermos se observa la presencia de surcos poco marcados y orientados en forma oblicua al eje longitudinal de la figura lateral, dividiéndola en dos figuras más pequeñas, una anterior y otra posterior, como en *Macrochorobates* (ver Moreno y Mercerat, 1891 y Contreras et al., 2013 Fig. 2), *Chorobates* (Carlini y Scillato-Yané, 1995 Fig. 1), *Proeuphractus* (Urrutia et al., 2008 Fig. 2.1) y *Macroeuphractus* (Urrutia et al., 2008 Fig. 2.1). Los forámenes marginales se ubican en una sola fila, tanto en el margen posterior como en ambos márgenes laterales, como en *Proeuphractus* (Esteban et al. 2003 Fig. 3 c; Urrutia et al., 2008 Fig. 2.1) y *Macroeuphractus* (Mones y Mehl, 1990 lam. 3; Esteban et al. 2003 Fig. 3 a, b); esto lo diferencia de *Chorobates villosissimus* (MACN 2940; Urrutia et al., 2008 Fig. 2.1) *Chorobates recens* (Carlini y Scillato-Yané, 1995 Fig 1) en el que se observa una sola fila de perforaciones pilíferas en el margen posterior y lateral externo y de *Paraeuphractus* (MLP 29-IV-15-22) en el que existe una doble fila de perforaciones sobre el borde posterior (Scillato-Yané, 1982).

Los osteodermos fijos son de contorno subhexagonal. A nivel de la superficie expuesta se caracterizan por la presencia de una figura central alargada y levemente convexa, con una fuerte desviación dirigida hacia el margen lateral externo, como en *Chorobates* (Carlini y Scillato-Yané, 1995 Fig. 1), *Macrochorobates* (Contreras et al., 2013 Fig. 3) y *Proeuphractus* (Urrutia et al., 2008 Fig. 2.1), y a diferencia de *Euphractus* en el que la figura es plana y sin desviación (ver Scillato-Yané, 1982). La figura central se encuentra rodeada por

figuras periféricas levemente convexas, como en *Macrochorobates* (Contreras et al., 2013 Fig. 3); esto lo diferencia de las figuras muy convexas y globosas de *Proeuphractus* (Urrutia et al., 2008 Fig. 2.1) y *Chorobates* (Carlini y Scillato-Yané, 1995 Fig. 1). Estas figuras periféricas están delimitadas por surcos caracterizados por la presencia de numerosos forámenes en la superficie externa, como en *Macrochorobates*, *Chorobates* y *Proeuphractus* (ver Scillato-Yané, 1982; Carlini y Scillato-Yané, 1995; Urrutia et al., 2008). Los forámenes marginales son numerosos y dispuestos en una sola fila, tanto en el margen posterior como en ambos márgenes laterales, como en *Macrochorobates* (Contreras et al., 2013 Fig. 3) y *Proeuphractus* (ver Scillato-Yané, 1982; Urrutia et al., 2008 Fig. 2.1), y a diferencia de *Chorobates* en el que las perforaciones se encuentran en el margen posterior y lateral externo (ver Scillato-Yané, 1982; Carlini y Scillato-Yané, 1995 Fig 1) y *Paraeuphractus* con las perforaciones sobre el borde posterior, numerosas y en doble fila (ver Scillato-Yané, 1982). Los osteodermos semi-móviles del escudo pélvico presentan el mismo diseño que los osteodermos móviles. A nivel del margen posterior y en ambos laterales se observan numerosas perforaciones pilíferas dispuestas en una sola fila. Finalmente, los osteodermos de la armadura caudal varían de romboidales a pentagonales y de superficie expuesta lisa. En su región posterior presentan entre 1 y 2 forámenes.

Observaciones. El conjunto de caracteres propuestos permite asignar los materiales JUY-P-0090 (Fig. 5.3) y JUY-P-0033 (Fig. 5.4) al género *Macrochorobates*. En relación a la asignación específica, a pesar de que la ornamentación general de los osteodermos de *Macrochorobates scalabrinii* (ver

Contreras et al., 2013) y *M. chapalmalensis* (MACN 5285, MMP 166-S) son similares, es posible reconocer diferencias que justifican su asignación a la primera especie. Los osteodermos JUY-P-0090 y JUY-P-0033 (descrito previamente por Zurita et al., 2017, asignado a *M. chapadmalensis*). se diferencian de *M. chapalmalensis* por presentar: a) mayor tamaño; b) figura central de los osteodermos móviles con una terminación en ángulo menos agudo hacia posterior; y c) figuras periféricas de los osteodermos fijos más convexas. A su vez,, al contar con materiales más completos ahora se lo puede asignar con presicion a *M. scalabrinii*, como ya fue expuesto por Moreno y Mercerat (1891) y Contreras et al. (2013), otras dos características propias de *M. scalabrinii* y observadas en estos ejemplares son: a) en algunos osteodermos móviles se observa la presencia de surcos muy suaves, poco profundos y apenas distinguibles que dividen las figuras laterales en dos; b) perforaciones pilíferas sobre ambos márgenes laterales y el margen posterior, dispuestas en una sola fila y en número variable.

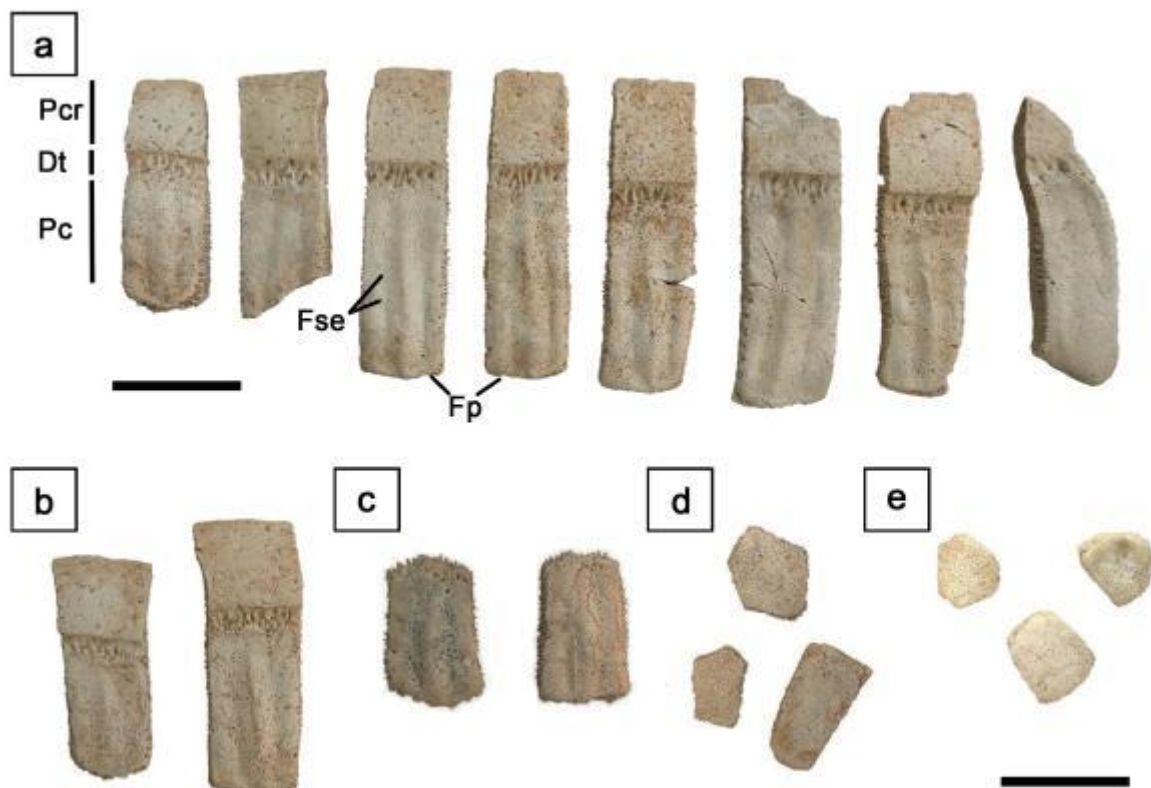


Figura 5.3. Osteoderms de *Macrochorobates scalabrinii* (JUY-P-0090). a) osteoderms móviles del escudo dorsal; b) osteoderms pélvicos del escudo dorsal; c) osteoderms fijos del escudo dorsal; d) osteoderms de escudo cefálico; y e) osteoderms de la armadura caudal. **Abreviaturas:** Dt, depresión transversal; fp, foramen pilífero; fse, foramen de la superficie externa; Pc, porción caudal; Pcr, porción craneal. **Escala:** 20 mm.



Figura 5.4. Osteoderms de *Macrochorobates scalabrinii* (JUY-P-0033). Osteoderms móviles del escudo dorsal. **Abreviaturas:** Dt, depresión transversal; Pc, porción caudal; Pcr, porción craneal. **Escala:** 20 mm.

Superfamilia **Glyptodontoidea** Gray, 1869

Familia **Glyptodontidae** Gray, 1869

Género ***Eosclerocalyptus*** C. Ameghino, 1919

Sinonimia

Eosclerocalyptus C. Ameghino, 1919

Hoplophractus Cabrera, 1939

Eosclerophorus Castellanos, 1948 n. sin.

Especie tipo: *Neuryurus proximus* Moreno y Mercerat, 1891.

Especies incluidas: *Eosclerocalyptus lineatus* Ameghino, 1919, *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891) y *Eosclerocalyptus tapinocephalus* (Cabrera, 1939).

Distribución geográfica y cronológica

Eosclerocalyptus ha sido registrado en el Piso/Edad Huayqueriense (Mioceno superior) de la localidad Adolfo Alsina (Laguna de los Paraguayos) provincia de Buenos Aires (Zurita, 2007 b; Zurita y Aramayo, 2007); en el Piso/Edad Montehermosense y Piso/Edad Chapadmalalense (Mioceno superior–Plioceno) de la provincia de Buenos Aires (Zurita y Tomassini, 2006; Zurita et al., 2011 a; Tomassini et al., 2013) y en el "Araucanense" (Mioceno superior–Plioceno) de las provincias de Catamarca, Santiago del Estero y Tucumán (Zurita, 2007 b).

***Eosclerocalyptus* sp.**

(Figuras 5.5-5.7; Apéndice 2.C)

Material referido: coraza dorsal, 12 osteodermos del anillo caudal y tubo caudal completo, todos correspondientes al mismo ejemplar.

Procedencia estratigráfica y geográfica: Sección inferior de la Formación Tafna (*sensu* Zurita et al. 2017). localidad fosilífera de Calahoyo, provincia de Jujuy, noroeste de Argentina.

Descripción y comparación

Coraza dorsal. Parte del material JUY-P-32 corresponde a una coraza dorsal casi completa y en buen estado de conservación, compuesta por aproximadamente 33 hileras transversales de osteodermos, faltando los osteodermos más latero-ventrales de ambos lados. Posee una morfología general similar a las especies de *Eosclerocalyptus* (*E. proximus*, *E. tapinocephalus* y *E. lineatus*), y claramente diferente de *Neosclerocalyptus*. Presenta una longitud total de 880 mm, mientras su diámetro antero-posterior siguiendo la circunferencia dorsal alcanza los 1.000 mm; sin embargo, este espécimen es un 25% más pequeño que *Eosclerocalyptus lineatus* (MMP 4842) y un 17% más grande que *Eosclerocalyptus proximus* (MACN 4853); también es diferente a las especies *Neosclerocalyptus*, que son aproximadamente un 30% más largas en referencia a la longitud siguiendo la circunferencia dorsal de la coraza. En vista lateral se observa que la coraza presenta un perfil dorsal convexo, como en *Eosclerocalyptus lineatus* (MMP 4842 y FM-05-266), *Eosclerocalyptus tapinocephalus* (PV-UNS 260) y *Eosclerocalyptus proximus* (MACN 4853), y diferente del género *Neosclerocalyptus* que presenta un perfil dorsal recto, confiriendo a la coraza su forma subcilíndrica, un carácter apomorfico del género (Zurita et al., 2009, 2011 b, 2013 b). La superficie expuesta de los osteodermos muestra un patrón en “roseta”, idéntico al observado en las especies de *Neosclerocalyptus*, *Eosclerocalyptus lineatus*, *Eosclerocalyptus tapinocephalus* (PV-UNS 260) y *Eosclerocalyptus proximus*. Cada osteoderma presenta una figura central plana a subcircular, rodeada de una única hilera de figuras periféricas

poligonales, presentes en número de 8 a 12, como en *Eosclerocalyptus* y *Propalaehoplophorinae* (ver González-Ruiz, 2010). En general se observa que la morfología externa de los osteodermos varía de acuerdo a su ubicación en la coraza dorsal, siguiendo el mismo patrón de variación que en *Eosclerocalyptus* y *Neosclerocalyptus* (ver Zurita, 2007).

Los osteodermos que delimitan la región anterior, sobre la línea media dorsal, presentan un contorno pentagonal a cuadrangular, con las figuras centrales de contorno más circular. En sentido distal, los osteodermos muestran una figura central circular o subcircular rodeada de una hilera de figuras periféricas angulosas y de morfología muy similar a la de los *Propalaehoplophorinae*. En la región medio-dorsal y hacia los laterales de la coraza, los osteodermos son progresivamente más pequeños, al tiempo que la figura central adquiere un contorno más circular. A su vez, los osteodermos que delimitan la escotadura caudal, sobre la línea media dorsal, presentan un contorno rectangular, con la figura central subelíptica y de superficie levemente cóncava. En esta área se distingue una única hilera de figuras periféricas poco desarrollada en el borde proximal y, como en *Eosclerocalyptus lineatus*, se puede observar la presencia de algunas figuras periféricas accesorias. En dirección a la región ventro-lateral los osteodermos adquieren un contorno rectangular y con un mayor diámetro anteroposterior. En estos osteodermos las figuras centrales tienden a ser más redondeadas aumentando de tamaño y desplazándose ligeramente hacia el margen posterior del osteoderma.

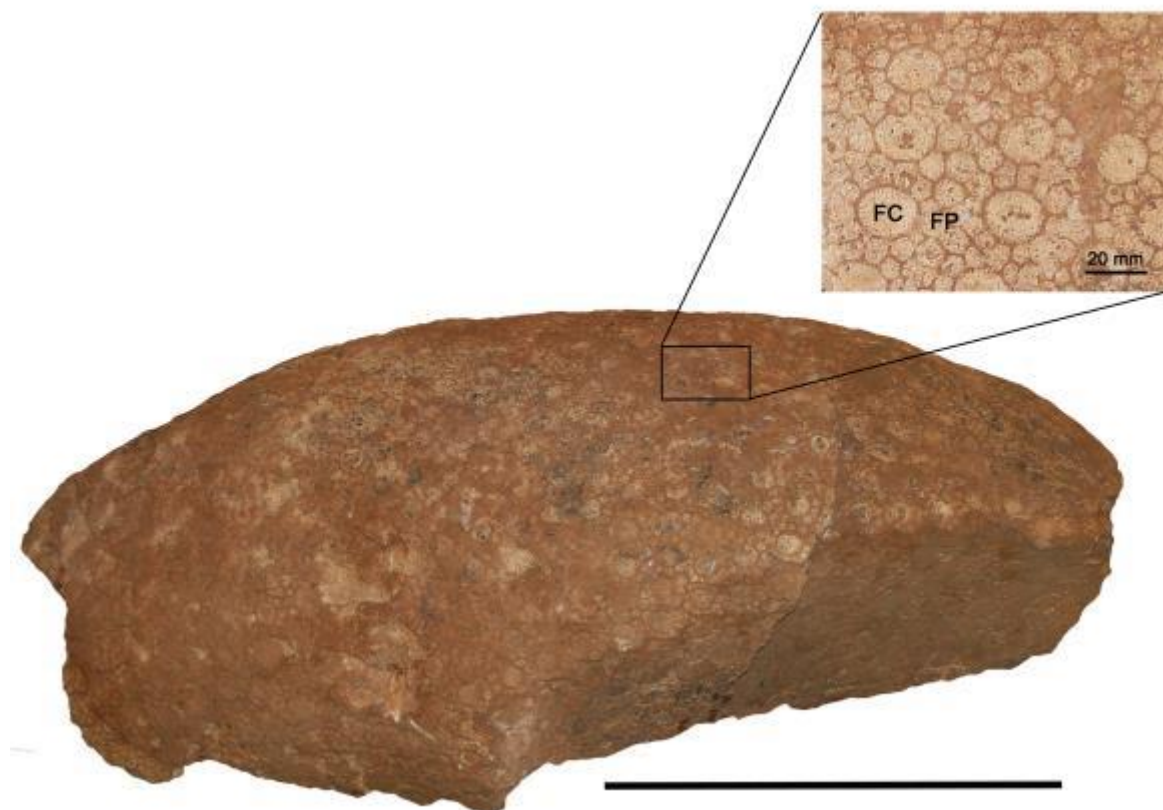


Figura 5.5. Coraza dorsal de *Eosclerocalyptus* sp. (JUY-P32). En vista lateral. **Abreviaturas:** FC, figura central; FP, figura periférica. **Escala:** 50 cm.

Anillos caudales. Se han conservado 12 osteodermos de un anillo caudal (Fig. 5.6). Estos osteodermos presentan un contorno que varía desde rectangular a cuadrangular. Cada uno de ellos en la mitad proximal cuenta con una porción craneal en forma de tecla, la que representa el área articular con el siguiente anillo caudal, mostrando la morfología típica observada en Cingulata Glyptodontidae. Seguido de esto, presentan un área deprimida donde se evidencian numerosas rugosidades que separa la porción craneal de la porción caudal. A su vez, en la mitad distal o caudal, se distingue una figura central de gran tamaño que ocupa

casi toda la superficie, en donde no se diferencian figuras periféricas. En los márgenes laterales es posible distinguir proyecciones óseas bien desarrolladas, como se observó en algunos ejemplares juveniles de Glyptodontidae (ver Zurita et al., 2016).



Figura 5.6. Osteodermos del anillo caudal de *Eosclerocalyptus* sp. (JUY-P32). Escala: 20 mm.

Tubo Caudal. Se ha preservado el tubo caudal completo en buen estado de preservación. Posee un diámetro antero posterior de 420 mm, con una morfología cilíndrico-cónico, disminuyendo su diámetro dorso-ventral en sentido próximo-distal, mientras que el margen proximal es de contorno casi completamente circular, como en *Eosclerocalyptus tapinocephalus* (PV-UNS 260) y *Eosclerocalyptus proximus* (PVL 375).

Sobre su superficie dorsal (Fig. 5.7 a) los osteodermos muestran un patrón en "roseta", en el que las figuras centrales son algo convexas y las figuras

periféricas son más pequeñas en comparación con aquellas de la coraza dorsal. Se observa que entre dos figuras centrales contiguas, existe sólo una hilera de figuras periféricas como en *Eosclerocalyptus tapinocephalus* y *Eosclerocalyptus proximus*; a diferencia de *Neosclerocalyptus pseudornatus* (MACN 7075) y *Neosclerocalyptus paskoensis* (CTES-PZ 5879) en los que es posible notar la existencia de una doble hilera de figuras periféricas. A su vez, es posible distinguir que en el tercio proximal del tubo caudal, las figuras periféricas son mucho más pequeñas; además se distingue la presencia de grandes forámenes que se ubican en el punto de intersección entre los surcos radiales y el surco anular. En la superficie ventral (Fig. 5.7 b) se observa una evidente reducción de las figuras periféricas, como en el caso de *Neosclerocalyptus ornatus* (MMP 4300) y algunos ejemplares juveniles de *Neosclerocalyptus* (véase Zurita et al., 2016 b Fig. 4 E). En ambos laterales, se encuentran presentes cinco grandes figuras subelípticas, aumentando de tamaño en sentido próximo-distal (Fig. 5.7 c). A su vez, se observa que las figuras laterales están separadas por una fila de figuras periféricas muy pequeñas, como en *Eosclerocalyptus tapinocephalus*, *Eosclerocalyptus proximus* y *Neosclerocalyptus* spp. En resumen, la morfología general no muestra diferencias significativas con las demás especies de *Eosclerocalyptus*.

Observaciones. En consecuencia, la morfología general tanto de la coraza como del tubo caudal han permitido su asignación al género *Eosclerocalyptus*. Sin embargo, la asignación específica no es posible, debido a que las principales características que diagnostican las diferentes especies reconocidas se encuentran principalmente a nivel del cráneo, siendo la morfología de las corazas

y de los tubos caudales similares en las tres especies conocidas para el género (Zurita, 2007 a; Zurita et al., 2017).

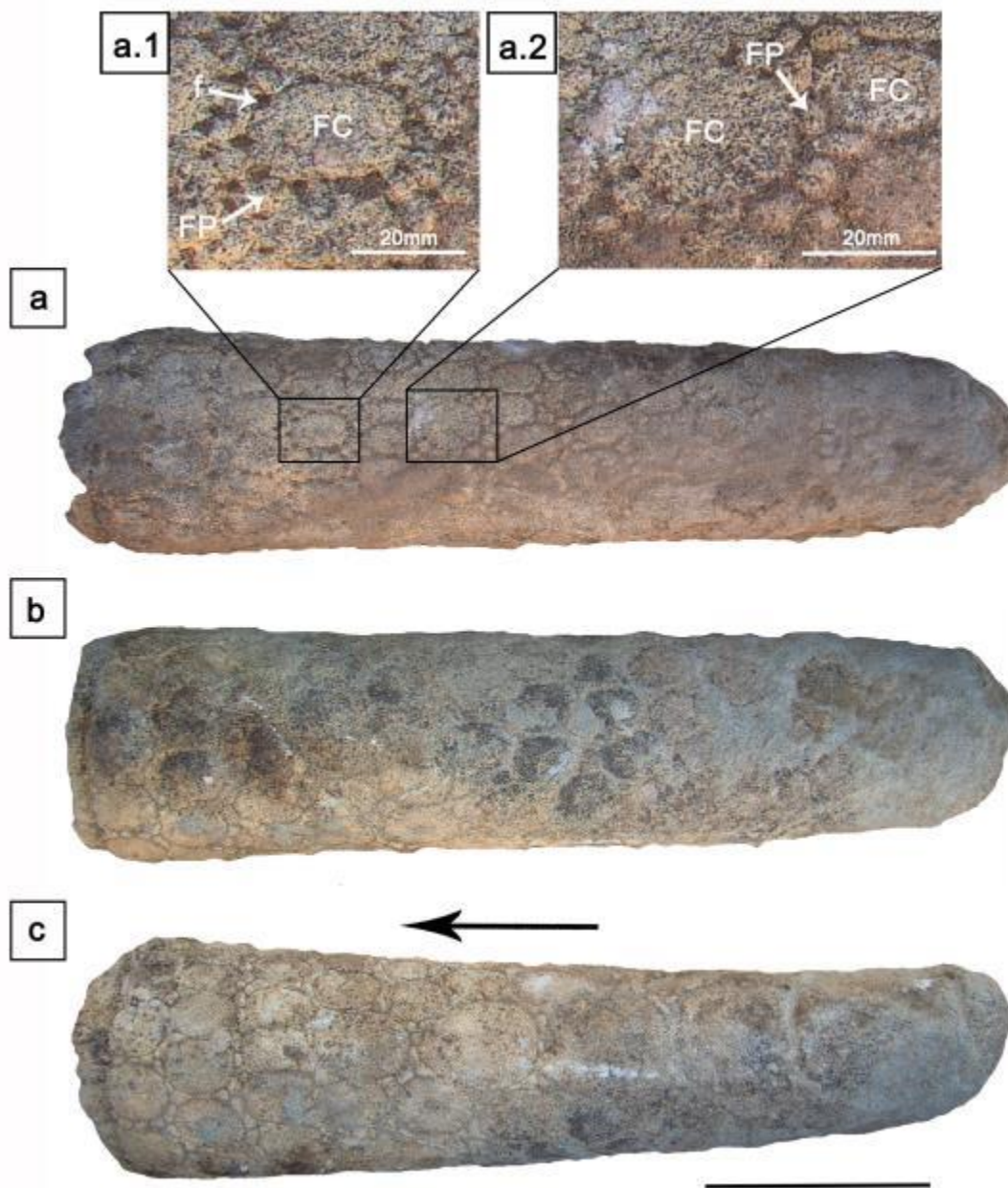


Figura 5.7. Tubo caudal de *Eosclerocalyptus* sp. (JUY-P32). En vista a) dorsal (a.1) detalle de los forámenes ubicados en la intersección entre los surcos radiales y el surco

anular; a.2) detalle de hilera de figuras periféricas entre dos figuras centrales contiguas), b) ventral, c) lateral **Abreviaturas:** f, foramen; **FC**, figura central; **FP**, figura periférica.

Escala: 100 mm.

Suborden **Folivora** Delsuc, Catzeflis, Stanhope y Douzery, 2001

Superfamilia **Mylodontoidea** Gill, 1872

Familia **Myodontidae** Gill, 1872

Myodontidae indet.

(Figura 5.8; Apéndice 2.D)

Material referido: JUY-P-0081, fragmento distal de fémur derecho.

Procedencia estratigráfica y geográfica: Sección superior de la Formación Tafna (*sensu* Zurita et al., 2017), localidad fosilífera de Casira, provincia de Jujuy, Argentina.

Descripción y comparación

Fémur. Solo conserva parte de la diafisis y la porción distal que se encuentra comprimida en sentido antero-posterior. La cara anterior (Fig. 5.8 a) es plana, excepto por una depresión poco profunda que limita distalmente con la faceta patelar la cual, junto con la faceta tibial, forma una superficie continua. La faceta patelar exhibe forma de tróclea, constituida por dos superficies articulares

ligeramente convexas e interconectadas por una región levemente cóncava en su porción medial. La cara posterior (Fig. 5.8 b) es plana, caracterizada por una región más elevada relacionada con la facies poplitea, ubicada cerca de la fosa intercondilar. Ambos márgenes del fémur (medial y lateral) son casi paralelos a ligeramente cóncavos, como en los perezosos Mylodontidae (Esteban, 1996 Fig. 37 y 38). En la extremidad distal, las superficies articulares de los cóndilos y de la faceta patelar se encuentran conectadas por el istmo articular, como en los Mylodontinae (e.g. *Glossotherium*, *Simomyodon*, *Paramylodon* y *Paraglossotherium*), Scelidotheriinae (todos a excepción de *Valgipes bucklandi*, ver Cartelle et al. 2009 Fig. 4 A) y en los Megatheriinae *Megathericulus patagonicus* y *Megathericulus primaevus* (ver Esteban, 1996; Carlini et al., 2008 c; De Iuliis et al., 2008; Pitana, 2011 y Miño-Boilini, 2012). Esto lo diferencia de otros Megatheriinae (e.g. *Urumaquia*, *Pyramiodontherium* y *Megatherium*) en los que la tróclea se continua solo con la faceta articular lateral (De Iuliis et al., 2008). También de los Nothrotheriidae y algunos Megalonychidae (e.g. *Protomegalonyx* y *Torcellia*), en los que las superficies articulares de los cóndilos están separados por hueso no articular (Brandoni, 2009 Fig. 2 y 4; De Iuliis et al., 2011 Fig. 17; Brandoni y McDonald, 2015 Fig. 2 y 3). A su vez, la fosa intercondiloidea es profunda, el cóndilo medial muestra un contorno piriforme, en tanto que el cóndilo lateral es de contorno cuadrangular y de menor tamaño que el cóndilo medial.

Observaciones. La evidencia morfológica sugiere claramente que este material (JUY-P-0081) pertenece a la familia Mylodontidae. Sin embargo, su estado fragmentario impide una identificación más precisa.

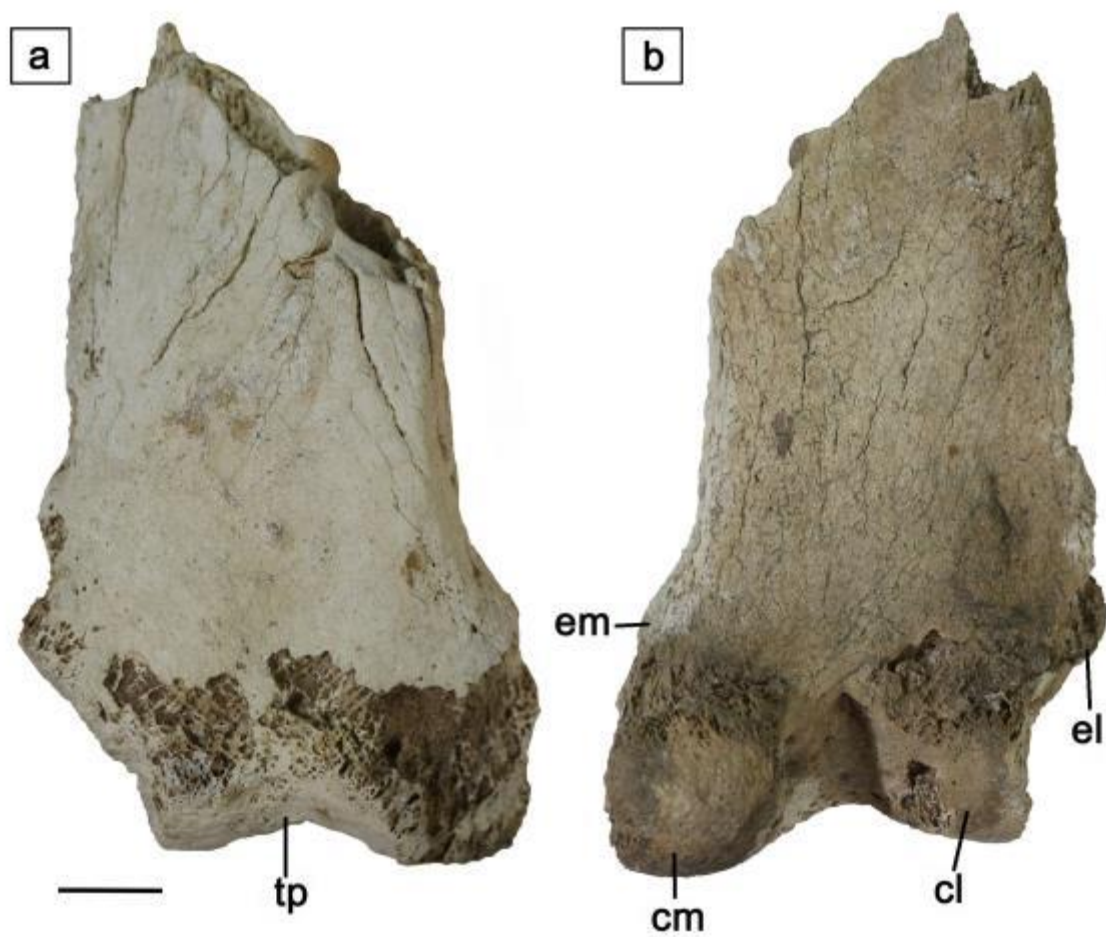


Figura 5.8. Porción distal del fémur derecho de *Mylodontidae* indet. (JUY-P-0081).

En vista: a) anterior y b) posterior. **Abreviaturas:** **cl**, cóndilo lateral; **cm**, cóndilo medial; **el**, epicóndilo lateral; **em**, epicóndilo medial; **tp**, troclea rotuliana (patelar). **Escala:** 20 mm.

Subfamilia **Mylodontinae** Gill, 1872

Género ***Simomylodon*** Saint-André et al., 2010

Especie tipo: *Simomylodon uccasamamensis* Saint-André et al., 2010

***Simomylodon* sp.**

(Figura 5.9)

Material referido: JUY-P-0173, porción posterior de cráneo y de paladar.

Procedencia estratigráfica y geográfica: Sección superior de la Formación Tafna (*sensu* Zurita et. al., 2017), localidad fosilífera de Casira, provincia de Jujuy, Argentina.

Descripción y comparación

Cráneo. El fragmento posterior de cráneo permite asignar el material a un estadio ontogenético juvenil, determinado por la presencia de suturas craneales no fusionadas, de hueso inmaduro y trabecular. En vista dorsal (Fig. 5.9 a), no se observa la cresta parasagital y son evidentes las suturas parieto-supraoccipital y fronto-escamosal; esta última sutura se encuentra a nivel del borde anterior del escamoso, como ha sido observado por Esteban (1996) en la subfamilia Mylodontinae. Preserva el escamoso del lado derecho incluyendo un fragmento de la apófisis cigomática. En vista lateral (Fig. 5.9 b), se observa que la sutura entre el escamoso y el parietal es horizontal. La porción conservada del paladar se

extiende desde el margen posterior del alveolo del Cf1 hasta el margen anterior del alveolo del Mf4 (Fig. 5.9 c). La morfología de la superficie palatina (la cual presenta numerosas perforaciones vasculares), en conjunto con la de la porción de los alveolos de los Mf2 y Mf3 y la ausencia de diastema entre el Cf y Mf1 es similar a lo observado en *Simomyodon* (ver Boscaini et al., 2019).

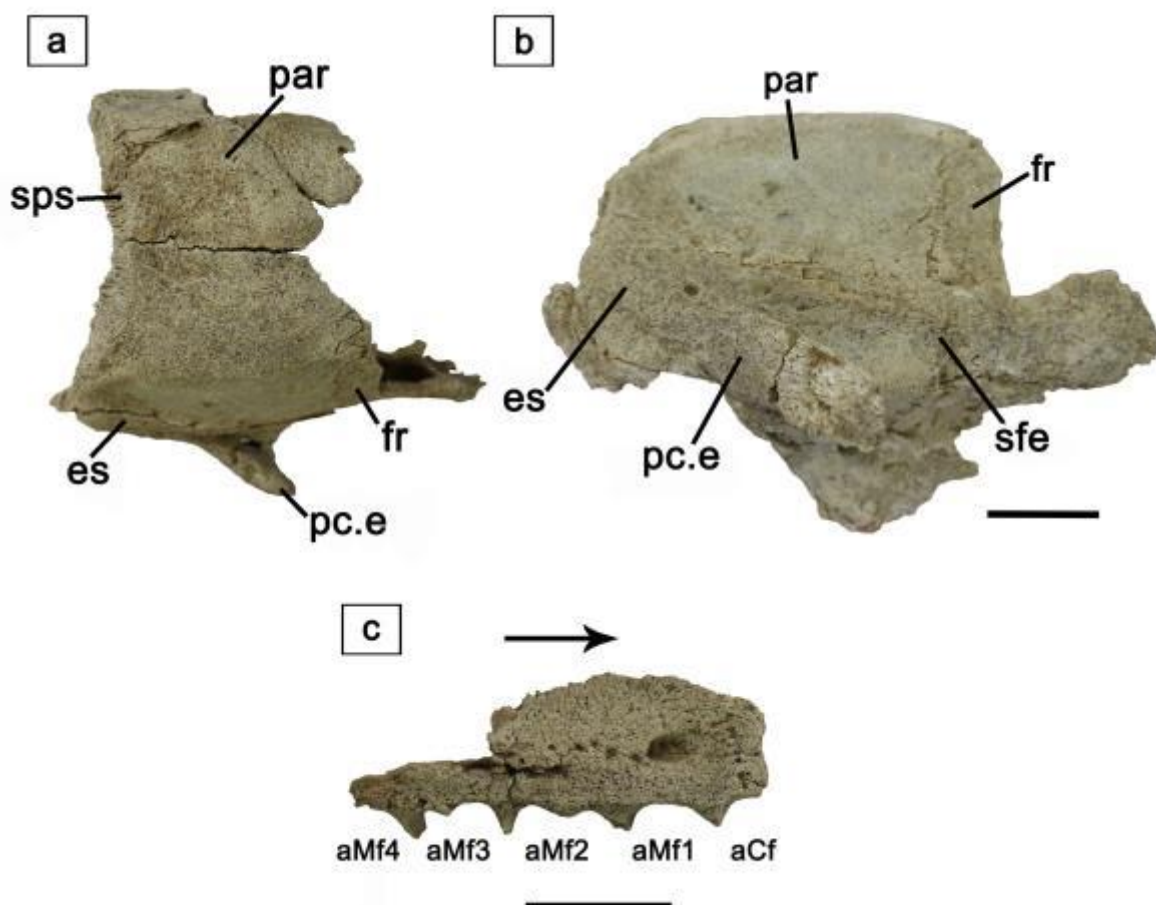


Figura 5.9. Porción posterior de cráneo de *Simomyodon* sp. (JUY-P-0173). En vista: a) dorsal, b) lateral y c) porción de paladar. **Abreviaturas:** aCf, alveolo del caniniforme; aMf, alveolo del molariforme; es, escamoso; fr, frontal; par, parietal; pc.e, proceso cigomático del escamoso; sfe, sutura fronto-escamosal; sps, sutura parieto-supraoccipital. **Escala:** 20 mm

Simomylodon uccasamamensis Saint-André et al., 2010

(Figuras 5.10-5.31; Apéndice 2.E)

Sinonimia

Glossotheriscum dalenzae Saint-André, 1994: 174–183, Fig. 18, pl. 13.

Simotherium uccasamamense Saint-André, 1994: 184–228, Fig. 19-20, pls 14-20.

Glossotheridium chapadmalense Anaya y McFadden, 1995: 94–98, Fig 3-5 b, NEC Kraglievich 1925.

Myodontinae indet. Anaya y McFadden, 1995: 98–99, Fig. 6-7.

Pleurolestodon dalenzae Saint-André et al., 2010: 261–269, Fig. 2-4.

Holotipo: MNHN-Bol V 11731 (ex GB 078), parte anterior del cráneo sin dentición (Saint-André et al., 2010).

Paratipo: MNHN-Bol V 3321, premaxilar y fragmentos del maxilar izquierdo con los Mf1-Mf3 y del maxilar derecho con los Mf2-Mf4 (Saint-André et al., 2010).

Especies incluidas: Género monoespecífico.

Localidad tipo y edad: Ayo Ayo-Viscachani (Departamento de La Paz, Bolivia); Formación Umala, Plioceno superior (Saint-André et al., 2010).

Distribución geográfica y cronológica

Se han registrado en el Mioceno superior–Plioceno inferior de la localidad de Choquecota (Saint-André, 1994; Saint-André et al., 2010); Plioceno inferior de

las localidades de Pomata-Ayte, Casira y Inchasi (Departamentos de Oruro y Potosí, Bolivia) (Saint-André, 1994; Anaya y MacFadden, 1995; Saint-André et al., 2010; Boscaini et al., 2019); Plioceno superior de Ayo Ayo-Viscachani (Departamento de La Paz, Bolivia) (Saint-André, 1994; Saint-André et al., 2010) y en Quiñones et al. (2019) dan a conocer el primer registro para Argentina en la Formación Tafna.

Materiales referidos: **JUY-P-0082**, fragmento proximal de fémur derecho; **JUY-P-0084**, cráneo, mandíbula, atlas y axis, vertebras caudales, fragmento distal de fémur; osículos dérmicos; **JUY-P-0085**, fragmento de cráneo, mandíbula, fragmento de clavícula, fragmento de ulna izquierda, dos falanges ungueales, extremo distal de tibia y 2 vertebras caudales; **JUY-P-0086**, fragmento de hemimandíbula; **JUY-P-0087**, mandíbula; **JUY-P-0089**, porción de paladar, mandíbula, astrágalo izquierdo y una vertebras dorsales, un osículo dérmico; **JUY-P-0177**, astrágalo y fragmento proximal de calcáneo izquierdo; **JUY-P-0185**, fémur derecho.

Procedencia estratigráfica y geográfica: Sección superior de la Formación Tafna (*sensu* Zurita et al., 2017), localidad fosilífera de Casira, provincia de Jujuy, Argentina.

Descripción y comparación

Cráneo. El ejemplar **JUY-P-0084** se encuentra en buen estado de conservación, mientras que el espécimen **JUY-P-0085** sólo preservó el lado derecho; en cuanto a **JUY-P-0089** solo conserva parte del paladar.

El ejemplar JUY-P-0084 en vista dorsal es de sección subrectangular, con las tres constricciones típicas propuesta por Esteban (1996) para los Mylodontinae. En vista lateral, el techo y la base de la caja craneana son aproximadamente horizontales, con una leve depresión, en el margen dorsal, a nivel de la región nasal (Gaudin, 2004; carácter 91:1). La región rostral está ensanchada anteriormente en vista dorsal y deprimida en vista lateral, como ocurre en los Mylodontinae (Esteban, 1996).

En vista dorsal (Fig. 5.10 a) se observa que los nasales se ubican por delante de los procesos post-orbitales. Presentan su margen anterior amplio y levemente convexo, estrechándose de forma gradual hacia posterior, adquiriendo una forma subtrapezoidal, para luego volver a ensancharse a nivel de la sutura naso-frontal, como se ha observado en *Simomyodon uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 2, 6, 7). Esta sutura naso-frontal pobremente marcada, presenta una ligera convexidad, con la curvatura dirigida hacia posterior. Por el contrario, las suturas naso-maxilares se encuentran bien marcadas, son levemente convexas y divergen hacia su mitad anterior. También es visible la sutura maxilo-frontal, la cual es recta y está dispuesta antero-lateralmente a la sutura naso-frontal. Posteriormente, se observa que los frontales y parietales son antero-posterior y medio-lateralmente aplanadas, con ausencia de la cresta sagital, característica compartida por los milodontinos (e.g. *Pleurolestodon*, *Simomyodon*, *Glossotherium*) (Gaudin 2004). A su vez, se observa que la fosa temporal es plana, está bien marcada y delimitada por líneas temporales rectas y paralelas entre sí, como en *Pleurolestodon acutidens* (Rovereto 1914 lám. III, Fig. 1-1 a;

Kraglievich 1923), *Paramylodon harlani* (Stock, 1925 pl. 22), *Myiodon darwini* (McAfee, 2016 Fig. 2; Brandoni et al., 2010 Fig. 4 a) y *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 a y 7 a). Estas líneas temporales divergen anteriormente hacia los procesos postorbitales del hueso frontal, mientras que posteriormente se curvan tanto lateral como ventralmente, continuándose paralelas y ligeramente anterior a la cresta nugal, como en *Pl. acutidens* (Rovereto 1914 lám. III, Fig. 1-1 a; Kraglievich, 1923) y *S. uccasamamensis* (ver Boscaini et al., 2019). A su vez, también es posible observar como el proceso cigomático del escamoso se encuentra dirigido antero-lateralmente, como en *Pl. acutidens* (Rovereto 1914 lám. III, Fig. 1-1 a, Kraglievich, 1923) y *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 a y 7 a).

En vista frontal (Fig. 5.10 b) se observa que la superficie superior de la bóveda nasal es convexa en sentido dorso-ventral, adquiriendo su mayor ancho en el margen ventral, entre los rebordes alveolares de los caniniformes, similar a lo que ocurre en *Pl. acutidens* (Rovereto 1914 lám. III, Fig. 1-1 a, Kraglievich, 1923) y en *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 y 7).

En vista lateral (Fig. 5.10 c, 5.11 a), se observa un perfil dorsal plano pero con una marcada depresión pre-frontal a nivel del borde anterior de la órbita. Por delante, los nasales ascienden ligeramente, como en *Pl. acutidens* (Rovereto 1914 lám. III, Fig. 1-1 a), *Pl. avitus* (MACN-Pv 2785) y *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 B, 6 B, 7 B); a diferencia de *G. chapadmalensis* (MACN 8675), *G. tropicorum* (De Iuliis et al., 2017 Fig. 3 B) en los que los nasales se mantienen en el mismo plano, y de *G. robustum* (MLP 3-136) en el que los nasales finalizan con

su extremo anterior inclinado hacia abajo. Asimismo, los nasales son relativamente cortos en sentido antero-posterior y presentan un contorno convexo, con su extremo anterior dirigido oblicuamente en dirección dorso-ventral, como ocurre en *Pl. acutidens* (Rovereto 1914 lám. III, Fig. 1-1 a), *Pl. avitus* (MACN-Pv 2785), *G. chapadmalensis* (MACN 8675), *G. tropicorum* (De Iuliis et al., 2017 Fig. 3 B), *G. robustum* (MLP 3-136) y *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5.B, 6 B, 7 B). Lateral a los nasales, el área pre-orbitaria es más alta que larga y está casi totalmente formado por las paredes laterales del maxilar. El maxilar se dispone verticalmente, paralelo al eje longitudinal del cráneo, como en *Pl. acutidens* (Rovereto 1914 lám. III, Fig. 1-1 a), *G. chapadmalensis* (MACN 8675), *G. tropicorum* (De Iuliis et al., 2017 Fig. 3 B), *G. robustum* (MLP 3-136) y *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 B, 6 B, 7 B). Su borde anterior libre es ligeramente convexo en la parte dorsal, con una pequeña desviación de la mitad ventral dirigida hacia adelante. La superficie externa del maxilar es convexa en sus dos vistas (lateral como frontal), presentando un reborde que corresponde a la inserción del caniniforme, al igual que lo observado en *G. chapadmalensis* (MACN 8675), *G. tropicorum* (De Iuliis et al., 2017 Fig. 3 B), *G. robustum* (MLP 3-136) y *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 B, 6 B, 7 B-D), al tiempo que no son tan prominentes como en *Pl. acutidens* (Rovereto 1914 lám. III, Fig. 1-1 a), *Pl. avitus* (MACN-Pv 2785). Por detrás del maxilar, está el lagrimal, con el foramen lagrimal extendido en sentido antero-posterior. Por debajo del foramen lagrimal, en ambos ejemplares (JUY-P-0084 y JUY-P-0085) se encuentra presente la porción yugal del arco cigomático, con un área subtriangular a nivel de su

inserción con los maxilares. La cara posterior del proceso cigomático del maxilar es curvada, formando el arco que se continúa hacia atrás dando origen a la escotadura orbitaria.

El proceso yugal en los ejemplares JUY-P-0084 (Fig. 5.10 c, 5.11 a) y JUY-P-0085 (Fig. 5.12 b) se expande en sentido antero-posterior hasta conformar una lámina amplia con tres proyecciones o procesos. El proceso ascendente presenta un contorno subrectangular, es largo, con una base ancha y estrechándose posteriormente adquiriendo una terminación redondeada, como en *G. chapadmalensis* (MACN 8675), *G. tropicorum* (De Iuliis et al., 2017 Fig. 3 B), *G. robustum* (MLP 3-136), *Pa. harlani* (Stock, 1925 pl. 24) y *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 6 b, 7 b, 8 b). Esto lo diferencia de *Pl. acutidens* (Rovereto 1914 lám. III, Fig. 1) y *Lestodon* (Bargo et al. 2006b Fig. 2 E) en los que el proceso es corto y robusto. Por otro lado, el proceso intermedio es más corto y ancho que el anterior, de área subtriangular, con su ápice agudo y dirigido hacia abajo, ubicándose próximo al proceso cigomático del escamoso, como *Glossotherium*, *Paramylodon* y *Simomyodon*. Mientras el proceso descendente es más ancho que largo y de área subcuadrangular. En cuanto al proceso cigomático del escamoso, JUY-P-0084 y JUY-P-0085 presentan una estructura digitiforme, de sección transversal subrectangular, con su cara externa plana y el borde dorsal ligeramente convexo, como en *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 b, 6 b, 8 b).

En vista lateral (Fig. 5.10 c, 5.11 a), la fosa temporal está bien definida. Las líneas temporales describen, en la región posterior, un arco que termina

ventralmente a nivel del borde dorsal de la apófisis cigomática del escamoso. Por detrás, se observa que la región occipital se encuentra inclinada en sentido anterior, como ocurre en *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 b, 6 b, 8 b), *G. chapadmalensis* (MACN 8675), *G. tropicorum* (De Iuliis et al., 2017 Fig. 3 B) y *G. robustum* (MLP 3-136). Los cóndilos occipitales presentan una superficie articular semicircular, aunque carecen de un cuello definido como ocurre en *S. uccasamamensis*, a diferencia de *Glossotherium* en el que son más elípticos, siendo ligeramente alargados dorso-ventralmente (Pitana et al., 2013).

En vista posterior (Fig. 5.11 b) se observa que la región occipital tiene un diámetro transversal mayor al dorso-ventral. Las crestas nucas son amplias y están bien desarrolladas, delimitando la región occipital. En la parte media se observa el desarrollo de la cresta supraoccipital, convexa y con una ligera inclinación en sentido postero-ventral. Por otra parte, los exoccipitales presentan una superficie bastante rugosa, formando dos depresiones en la parte superior de los cóndilos occipitales. Posteriormente, el basioccipital se articula con el exoccipital formando el límite ventral del *foramen magnum*.

El *foramen magnum* es de sección subelíptica, con su eje mayor dispuesto en sentido transversal, por lo tanto los cóndilos se disponen muy separados uno del otro, como en *Pl. avitus* (MACN 2780), *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 d) y *G. chapadmalensis* (MACN 8675), *G. robustum* (MLP 3-136). Los cóndilos presentan una sección subtriangular, con su margen externo de forma redondeada como en *S. uccasamamensis*, presentando una superficie articular lisa y marcadamente convexa.

En vista ventral (Fig. 5.11 c) el cráneo es de sección subrectangular con un marcado estrangulamiento por detrás del último molariforme. En la parte anterior el maxilar se encuentra circundando el caniniforme sin desarrollar un reborde muy acentuado, a diferencia de *G. chapadmalensis* (MACN 8675), *G. tropicorum* (De Iuliis et al., 2017 Fig. 3 d) y *G. robustum* (MLP 3-136). Medialmente el maxilar está en contacto directo en su parte anterior con los premaxilares, y este a su vez, en la parte media, con el palatino. El premaxilar se prolonga muy poco por delante del borde anterior del caniniforme, mostrando un perfil arqueado en la parte anterior a medida que se acercan a su unión en la línea media, al tiempo que se observa que las ramas laterales del premaxilar se disponen perpendicularmente y presentan la misma longitud que la rama media, siendo esta morfología mas similar a la de *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 c, 7 c, 8 c), *Pl. acutidens* (Rovereto, 1914 Fig 46) y *P. avitus* (MACN 2780), que a la de *G. robustum* (MLP 3-136). Esto le confiere al palatino un borde anterior convexo en toda su extensión, con una hendidura en forma de “V” en su parte media, la cual contacta con la rama media del premaxilar al igual que *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 c, 7 c, 8 c) y *Pl. avitus* (MACN 2780).

Siguiendo en la vista ventral, en JUY-P-0084 y JUY-P-0089, el paladar es subtriangular, presenta sus márgenes transversalmente cóncavos debido a la prominencia de los rebordes alveolares, adquiriendo una divergencia muy marcada en su parte anterior como en *Pl. acutidens* (Rovereto, 1914 Fig. 46, Kraglievich, 1923) y *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 3 b, 4 c-8 c), y diferente de *G. chapadmalensis* (MACN 8675), *G. robustum* (MLP 3-136) y *G.*

tropicurum (De Iuliis et al., 2017 Fig. 3 d) en los que la divergencia no es tan marcada. La superficie palatina es rugosa y presenta numerosas perforaciones vasculares, como en *Glossotherium* y *S. uccasamamensis*.

En vista ventral se observa que la apófisis yugal del maxilar de ambos ejemplares (JUY-P-0084 y JUY-P-0085) se proyecta perpendicularmente al plano longitudinal del cráneo. En la región ventral de la apófisis yugal se conserva el foramen infraorbitario que presenta una base angosta y se ubica a la altura del borde posterior del M2, mientras que el proceso cigomático se ubica posteriormente, extendiéndose entre el M3 y el eje medio del M4, como ocurre en *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 3 b, 4 c-8 c), *Pl. acutidens* (Saint-André et al., 2010), *Pl. avitus* (MACN 2780), *Pl. macrodon* (MACN 2784), *G. chapadmalensis* (MACN 8675) y *G. robustum* (MLP 3-136). Latero-posteriormente, la porción escamosa del arco cigomático se desprende oblicuamente desde la pared del cráneo, como lo observado en *G. tropicurum* (De Iuliis et al., 2017 Fig. 3 d) y *G. robustum* (ver Esteban, 1996).

Las estructuras de la región media de la base del cráneo (Fig. 5.12 a) son difíciles de observar debido a la mala conservación y la fusión completa de las suturas. La abertura post-palatina presenta una forma arqueada, y las láminas pterigoideas siguen este recorrido en la parte anterior, volviéndose casi paralelas hacia posterior. Solo se ha preservado parte del proceso del pterigoides derecho, el cual en su extremo posterior presenta una neumatización que se proyecta hacia afuera como en *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 4 c, 5 c y 7 c), *G. chapadmalensis* (MACN 8675), *G. robustum* (MLP 3-136) y *G. tropicurum* (De Iuliis

et al., 2017 Fig. 3 d). Por detrás, del lado izquierdo, se encuentra bien preservado el ectotimpanico. Este hueso, en vista lateral, presenta una forma semicircular o de herradura, alargada dorso-ventralmente, distinguiéndose en el centro la incisura timpánica como en *G. robustum* (MLP 3-136) y *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 b). En vista ventral, posee una superficie externa lisa, característica típica de la familia Mylodontidae (ver Gaudin, 1995). Por otra parte, se observa que el ectotimpanico esta en contacto en su región anterior con la porción lateral del pterigoides y del escamoso. Asimismo, se distingue la ausencia de contacto entre el ectotimpánico y el entotimpánico, la cual es una condición que se encuentra presente en *Glossotherium* (ver Boscaini et al., 2018), *Paramylodon* y *Lestodon* (ver Gaudin, 1995). Posterior al ectotimpanico, se encuentra muy pobremente marcada la fosa estilohial seguida del proceso paracondilar el que se continua con el proceso mastoideo. Finalmente, en posición medial al proceso mastoideo, se ubica el exoccipital limitando al cóndilo occipital.

En vista ventral se observa que los cóndilos presentan una sección subtriangular con sus ángulos redondeados. Entre ellos el basioccipital presenta una escotadura en V con un ángulo, más agudo que en *G. robustum* (MLP 3-136), delimitando los márgenes del *foramen magnum* de gran tamaño como en *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 c y 8 c).

Serie dentaria superior. La serie dentaria superior se encuentra constituida por un caniniforme anterior y 4 molariformes, presentando una divergencia anterior y la ausencia de diastema entre el Cf1 y el Mf1, al igual que en *S. uccasamamensis* (ver Boscaini et al., 2019), *Pl. acutidens* (Rovereto, 1914

Fig. 46), *Pl. avitus* (MACN 2780), *Pl. macrodon* (MACN 2784) y *G. chapadmalensis* (MACN 8675). Esto lo diferencia de *G. robustum* (MLP 3-136; Esteban, 1996 lám. 16-20) y *G. tropicurum* (De Iuliis et al., 2017 Fig. 3 d), taxones que sí presentan diastema de desarrollo variable.

El Cf1 presenta una sección transversa subtriangular con sus vértices redondeados, especialmente el anterior, y con el ápice finalizado en bisel. En vista oclusal, ambas caras anteriores (labial y lingual) son ligeramente convexas y la póstero-interna es recta como en *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 c-7 c), *Pl. acutidens* (Rovereto, 1914 Fig. 46; Kraglievich, 1921) y *G. chapadmalensis* (MACN 8675). Por el contrario, en *G. tropicurum* es de sección oval (De Iuliis et al., 2017 Fig. 3 d) mientras que en *Pl. avitus* (MACN 2780) y *Pl. macrodon* (MACN 2784) tienen forma elíptica. En vista lateral, el Cf1 es casi vertical, con una paqueña curvatura hacia atrás, mientras que en vista oclusal, su margen anterior se encuentra dirigido hacia la cara labial y la posterior hacia lingual como *S. uccasamamensis*.

El Mf1 es de sección transversal elíptica, con ambos extremos redondeados. El eje del molariforme está algo desviado hacia la cara lingual en su parte posterior con respecto al eje de la serie dentaria, como en *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 c-7 c), *Pl. acutidens* (Rovereto, 1914 Fig. 46; Kraglievich, 1921) y *Pl. avitus* (MACN 2780) y a diferencia de *G. chapadmalensis* (MACN 8675) en el que el Mf1 es de sección suboval, redondeado hacia la cara labial y de *G. tropicurum* que es ovalado, mesio-distalmente alargado, y transversalmente estrecho (De Iuliis et al., 2017 Fig. 3 d).

Tanto en vista oclusal como en vista lateral se observa que la superficie oclusal es biselada como *S. uccasamamensis*.

El Mf2 de ambos ejemplares (JUY-P-0084 Fig 5.11 c y JUY-P-0085 Fig 5.12 c) es de sección transversa subtriangular, con su base situada en la cara lingual, y bilobado con sus ángulos redondeados como en *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 c-7 c), *Pl. acutidens* (Rovereto, 1914 Fig. 46; Kraglievich, 1921), *Pl. avitus* (MACN 2780), *G. chapadmalensis* (MACN 8675) y *G. robustum* (MLP 3-136). Presenta un surco poco profundo en su cara lingual como en *S. uccasamamensis* y *Pl. acutidens*, a diferencia de *Pl. avitus* y *G. chapadmalensis*, que presentan un surco en la cara labial, mientras *G. robustum* presenta dos surcos, uno en la cara antero-labial y otro en su cara lingual. A su vez, las caras antero-labial y postero-labial son ligeramente convexas como en *S. uccasamamensis*. El Mf2 es generalmente más largo en sentido mesiodistal que transversal, con una faceta de desgaste distal más pronunciada que la mesial

El Mf3 de ambos ejemplares, es de sección subtriangular y con su base situada en la cara lingual, donde se observa un surco longitudinal bien marcado, similar al anterior molariforme, pero más comprimido en sentido antero-posterior, como en *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 c-7 c), *Pl. acutidens* (Rovereto, 1914 Fig. 46; Kraglievich, 1921) y *G. robustum* (MLP 3-136), a diferencia de *G. chapadmalensis* (MACN 8675) de sección subrectangular y *G. tropicurum* (De Iuliis, et al., 2017 Fig. 3 d) que presenta forma de “V” con un surco hacia la cara lingual. La cara antero-labial es ligeramente convexa, mientras que la postero-labial presenta un surco apenas marcado en su parte media, al igual que

la cara lingual, que posee un surco medio marcado pero no tan profundo. El Mf3 presenta una longitud transversal igual o mayor a la mesio-distal. A su vez, se observa que la faceta de desgaste es más pronunciada en la parte central del molariforme que sus extremidades labial y lingual, mostrando la misma morfología que en *S. uccasamamensis*.

El Mf4 presenta una sección transversa en forma de “T” alargada antero-posteriormente, con su cara anterior ligeramente convexa a recta. Tanto la cara labial como la lingual presentan un surco, siendo más conspicuo el correspondiente a la cara labial. Ambos surcos dan la apariencia de división del molariforme en dos lóbulos, uno anterior con su vértice dirigido hacia la cara labial y el lóbulo posterior cilíndrico siguiendo el eje de la serie dentaria, como en *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 c-7 c), *Pl. acutidens* (Rovereto, 1914 Fig. 46; Kraglievich, 1921), diferenciándose de *G. chapadmalensis* (MACN 8675) y *G. robustum* (MLP 3-136) en los que este molariforme presenta el lóbulo anterior de forma rectangular dirigido hacia la cara labial y el posterior redondeado, largo y dirigido hacia la cara posterior. Por su parte, *G. tropicurum* presenta un istmo corto entre ambos lóbulos, siendo el anterior subtriangular con su vértice dirigido hacia la cara labial y el lóbulo posterior redondeado (De Iuliis et al., 2017 Fig. 3 d).

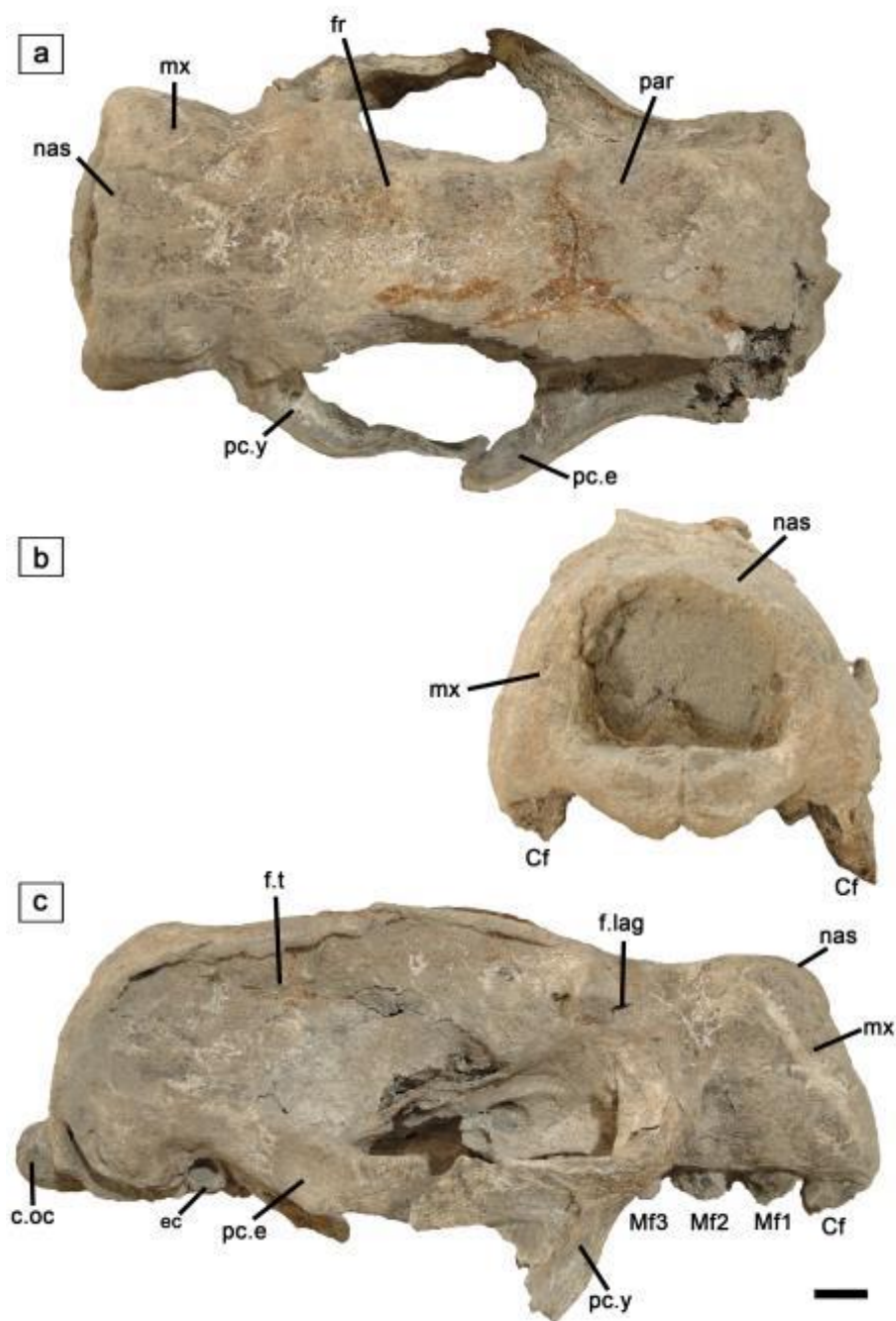


Figura 5.10. Cráneo de *S. uccasamamensis* (JUY-P-0084). En vista: a) dorsal, b) frontal y c) lateral. **Abreviaturas:** Cf, caniniforme; c.oc, cóndilo occipital; ec, ectotimpánico; f.lag, foramen lagrimal; fr, frontal; f.t, fosa temporal; Mf, molariforme; mx, maxilar; nas, nasal; par, parietal; pc.e, proceso cigomático del escamoso; pc.y, proceso yugal. **Escala:** 20 mm.

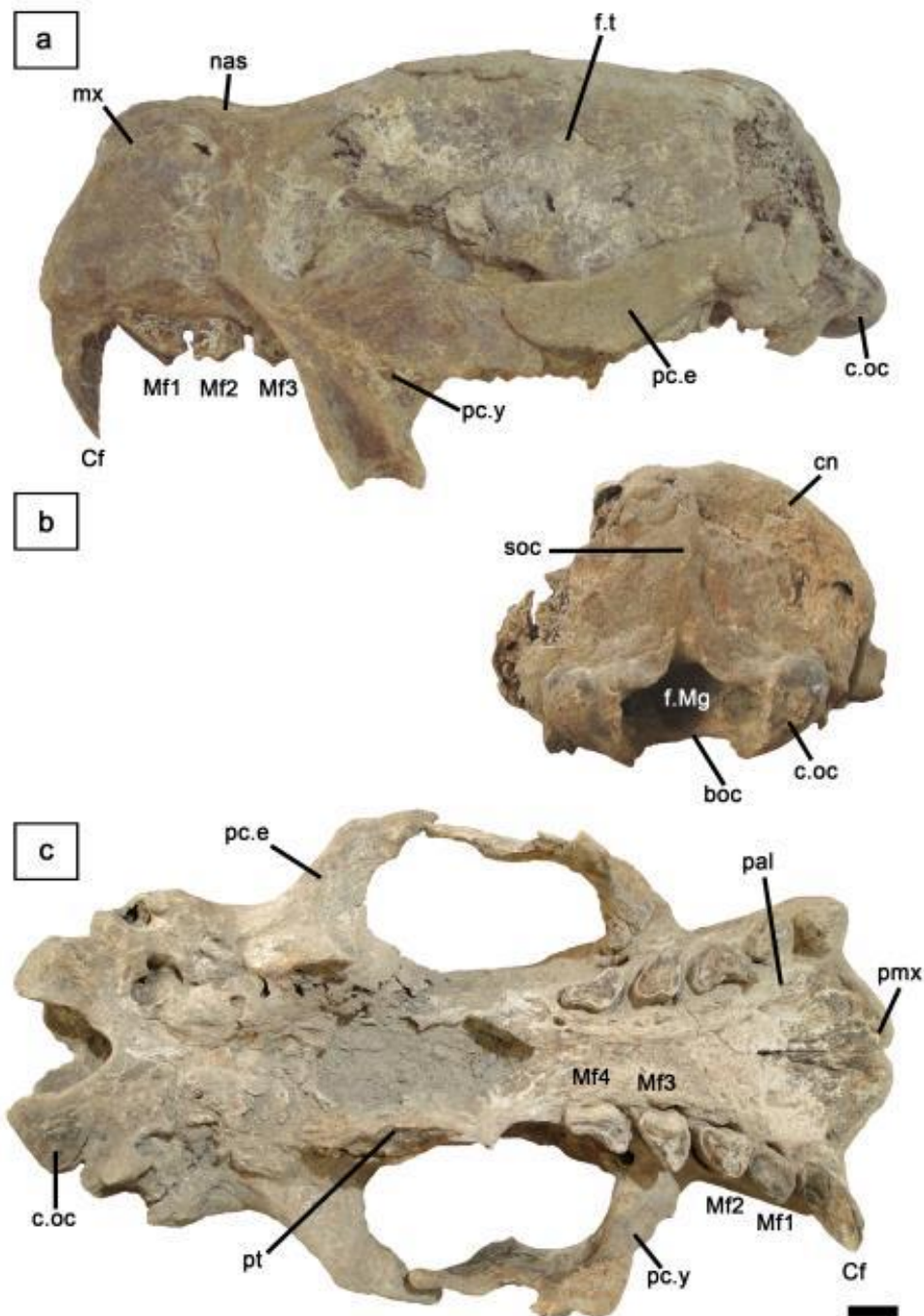


Figura 5.11. Cráneo de *S. uccasamamensis* (JUY-P-0084). En vista: a) lateral, b) posterior y c) ventral. **Abreviaturas:** boc, basioccipital; Cf, caniniforme; cn, cresta nuchal; c.oc, cóndilo occipital; f.Mg, *foramen magnum*; f.t, fosa temporal; Mf, molariforme; mx,

maxilar; **nas**, nasal; **pal**, palatino; **pc.e**, proceso cigomático del escamoso; **pc.y**, proceso yugal; **pmx**, pre-maxilar; **pt**, pterigoides; **soc**, supraoccipital. **Escala:** 20 mm.

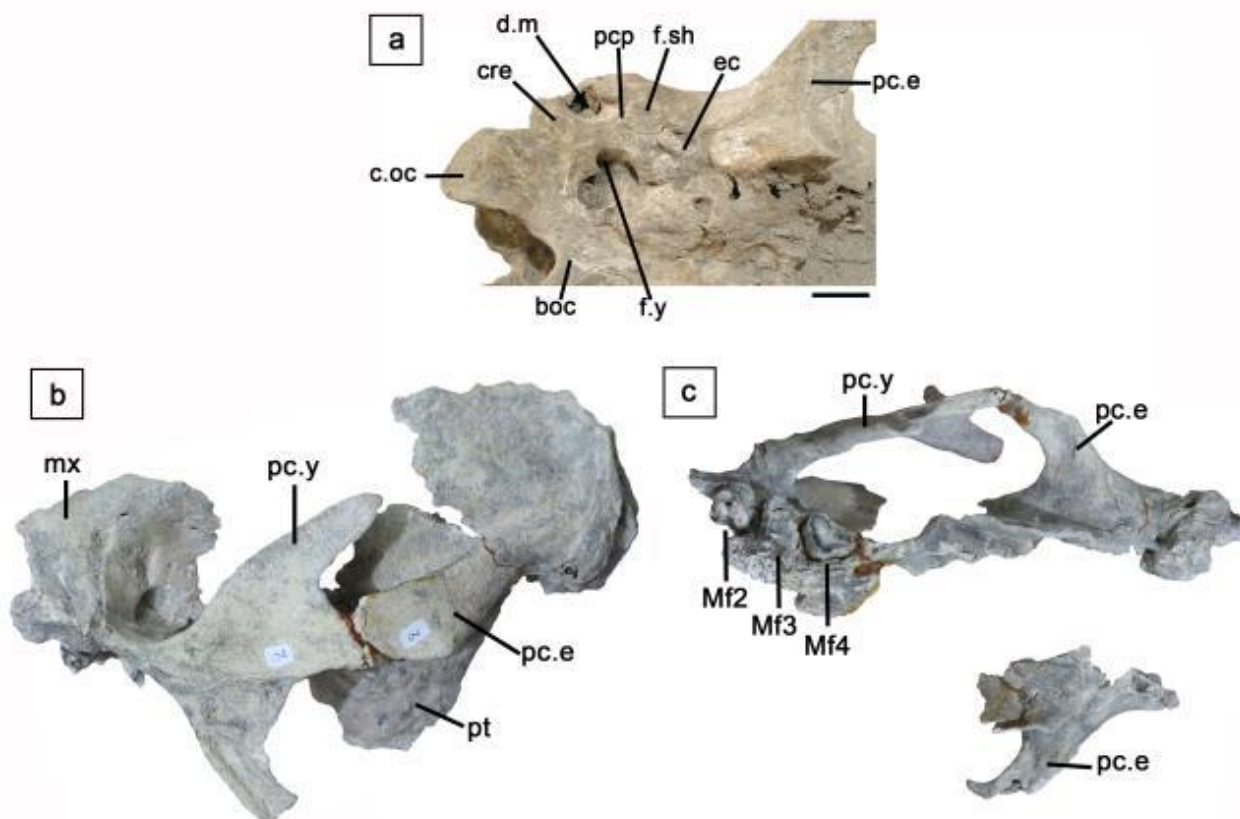


Figura 5.12. Cráneo de *S. uccasamamensis*. Fragmento de cráneo de JUY-P-0084 a) en vista ventral y fragmento de cráneo de JUY-P-0085, en vista: b) lateral y c) oclusal. **Abreviaturas:** **boc**, basioccipital; **c.oc**, cóndilo occipital; **cre**, cresta exoccipital; **dm**, depresion mastoidea; **ec**, ectotimpanico; **f.sh**, fosa estilohial; **f.y**, foramen yugular; **Mf**, molariforme; **mx**, maxilar; **pc.e**, proceso cigomático del escamoso; **pcp**, proceso paracondilar; **pc.y**, proceso yugal; **pt**, pterigoides. **Escala:** 20 mm.

Mandíbula. En vista lateral (Fig. 5.13) se observa que (JUY-P-0084, JUY-P-0085, JUY-P-0087 y JUY-P-0089) presentan el borde ventral de levemente convexo a recto; mientras en dirección al proceso angular, se hace visible una leve concavidad en los materiales JUY-P-0084 y 0085. A su vez, la rama horizontal presenta un diámetro dorso-ventral constante a lo largo de la serie dentaria, se estrecha a nivel de la sínfisis y posteriormente más amplio a nivel de la rama ascendente.

El perfil de la sínfisis presenta la forma de una curva sigmoidea, convexa a nivel de los forámenes mentonianos y cóncava hacia el borde sinfisiario, como en *S. uccasamamensis*. Posteriormente, en los cinco taxones aquí comparados se observa que el margen anterior del proceso coronoides asciende por detrás del lóbulo posterior del último molariforme (mf3), como ocurre en *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 h, 6 e, 9 b-d y 12), *G. chapadmalensis* (MACN 8675; Robertson, 1976) y *G. robustum* (MLP 3-136), difiriendo de *Pl. acutidens* (Rovereto 1914 lám. III, Fig. 1-1 a) y *Myiodon* (Stock, 1925 lám. 27, Fig. 1; Brandoni et al., 2010 Fig. 4 d) en los que el proceso cubre parcialmente al mf3. A su vez, en todos los ejemplares en estudio, se preserva una sola abertura posterior del canal mandibular (observable en vista lateral) que se ubica por debajo del plano oclusal, próximo al margen anterior del proceso coronoideo y en línea perpendicular al eje del margen posterior del mf3, como en los Mylodontidae con excepción de *Myiodon* (Brandoni et al., 2010 Fig. 4 d), *Promyiodon* (MACN-Pv 4968) y *Ranculcus* (MACN-A 8881), en los que se encuentran ligeramente posterior al mf3. El canal mandibular se extiende hacia la región sinfisiaria hasta los forámenes

mentonianos (JUY-P-0084, 0087 y 0089; Fig. 5.14 a, b, c), los cuales se encuentran situados en la cara antero-lateral. Estos forámenes son variables tanto en tamaño como en número, en los diferentes ejemplares, como en los dentarios de un mismo individuo.

En vista oclusal (Fig. 5.15) (JUY-P-0084, JUY-P-0087 y JUY-P-0089) y a nivel del margen anterior de la mandíbula, la sínfisis es ancha y plana con una constricción visible anterior a los caniniformes, y adquiriendo la típica forma de “pala”, como en *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 f, 6 d, 7 e y 10), *G. chapadmalensis* (MACN 8675) y *G. robustum* (MLP 3-136; McAfee, 2009) y *Lestodon* (Esteban, 1996 lám. 23-29), y a diferencia de *My. darwini* (Brandoni et al., 2010 Fig. 4), *Pa. harlani* (Stock, 1925 lám. 27 Fig. 1) y *Pl. acutidens* (ver Kraglievich, 1921) en los que este margen es más estrecho. A continuación, se observa que el margen posterior de la sínfisis mandibular tiene forma de “U”, en tanto que dicho margen se encuentra perpendicular al eje medio del caniniforme, a diferencia de *Megabradys darwini* (MLP 3-733) en el que el margen posterior de la sínfisis se encuentra por delante del alvéolo del caniniforme y de *Promylodon* (MACN-Pv 4968) en el que el margen posterior de la sínfisis se encuentra por detrás del caniniforme.

Molariforme. Son heterodontes, con la presencia de un par de caniniformes (excepto *Myiodon*) y tres pares de molariformes. En los ejemplares JUY-P-0084 (Fig. 5.15 a) y JUY-P-0089 (Fig. 5.15 e), se encuentran preservados el caniniforme (c) y los tres molariformes, mientras en JUY-P-0087 (Fig. 5.15 d) solo se conserva el alveolo del caniniforme y los molariformes mf1-mf3. Se observa una marcada

divergencia anterior de las series dentarias como en *Pl. acutidens* (ver Kraglievich, 1921) y *S. uccasamamensis* (ver Boscaini et al., 2019).

En vista lateral, el caniniforme, es proporcionalmente de mayor tamaño con respecto a los demás molariformes, como en *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 f, 6 d, 7 e y 10), *G. chapadmalensis* (MACN 8675), *G. robustum* (MLP 3-136; McAfee, 2009), *Megabradys darwini* (MLP 3-733), *Pl. acutidens* (Rovereto, 1914 Fig. 45), *Sphenotherus* (MACN-Pv 13488), *Pa. harlani* (Stock, 1925 lam. 27 Fig. 1) y *My. darwini* (Brandoni et al., 2010 Fig. 4). A causa de la divergencia mandibular, el cf1 se encuentra levemente desplazado labialmente, pero permaneciendo sobre el mismo eje que el resto de la serie dentaria, como en *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 f, 6 d, 7 e y 10), *G. chapadmalensis* (MACN 8675), *G. robustum* (MLP 3-136; McAfee, 2009), *Pl. acutidens* (Rovereto, 1914 Fig. 45) y *Pa. harlani* (Stock, 1925 lám. 27 Fig. 1), a diferencia de *Megabradys darwini* (MLP 3-733), *Ranculcus* (MACN-A 8881) y *Lestodon* (Esteban, 1996 lám. 23-29) en los que se encuentran desplazados labialmente (en diferentes grados en los distintos taxones), mientras que en *Sphenotherus* (MACN-Pv 13488) se implanta desplazado lingualmente con respecto al eje de la serie de molariformes (ver Esteban, 1999). Por otro lado, los caniniformes presentan una sección transversa de subcircular a subtriangular, con una amplia superficie lingual recta y con una leve concavidad como en *Pleurolestodon* (Rovereto, 1914 Fig. 45), *Megabradys darwini* (MLP 3-733), *Promylodon* (MACN-Pv 4968) y *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 f, 6 d, 7 e y 10). También se distingue la presencia de una superficie oclusal biselada, con dos

facetas de desgaste bien marcadas, parecidas a la de *S. uccasamamensis* y *Pl. acutidens* (Rovereto, 1914 Fig. 45). A su vez, el caniniforme no se encuentra separado del mf1 por la presencia de un diastema, como en *Pleurolestodon* (Rovereto, 1914 Fig. 45), *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 f, 6 d, 7 e y 10) y *G. chapadmalensis* (MACN 8675) y a diferencia de *Megabradys darwini* (MLP 3-733), *Ranculcus* (MACN-A 8881) y *Promylodon* (MACN-Pv 4968), en los que si se encuentra presente el diastema.

El mf1 es de sección elíptica. Presenta una inclinación, con su eje extendido en sentido antero-labial a postero-lingual. Por otro lado, se observa que en JUY-P-0084 el molariforme está dispuesto con una inclinación más transversal con respecto al eje de la serie dentaria, a diferencia de JUY-P-0085, JUY-P-0087 y JUY-P-0089, que mantienen su disposición perpendicular al eje mandibular. En JUY-P-0084 y JUY-P-0087 su cara antero lingual presenta una leve concavidad, mientras que la cara posterior es convexa como en *G. chapadmalensis* (MACN 8675) y *G. robustum* (MLP 3-136), *Pl. acutidens* (Rovereto, 1914 Fig. 45) y *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 f, 6 d, 7 e y 10).

El mf2, de JUY-P-0084, JUY-P-0085, JUY-P-0087 y JUY-P-0089, poseen una sección subrectangular (romboidal). Su eje es extendido en sentido antero-labial a postero-lingual, como en *G. chapadmalensis* (MACN 8675) y *G. robustum* (MLP 3-136), *Pl. acutidens* (Rovereto, 1914 Fig. 45), *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 f, 6 d, 7 e y 10), *Promylodon* (MACN-Pv 4968).

El mf3 es bilobulado, carácter diagnóstico de los Mylodontoidea, con el mayor diámetro en sentido anteroposterior como en los Mylodontinae (e.g.

Pleurolestodon, *Sphenotherus*, *Promylodon*, *Simomyodon*, *Glossotherium* y *Mylodon*) (ver Webb 1989). Sobre ambas caras, labial y lingual se presentan surcos bien definidos, delimitando un marcado estrangulamiento a la mitad de su longitud, donde el surco de la cara labial es poco profundo, mientras que el de la cara lingual presenta un mayor desarrollo. Este istmo define la presencia de los lóbulos característicos de este molariforme. El lóbulo anterior es de sección subtriangular y con el margen anterior plano a ligeramente cóncavo, como en *G. chapadmalensis* (MACN 8675) y *G. robustum* (MLP 3-136), *Pl. acutidens* (Rovereto, 1914 Fig. 45), *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019 Fig. 5 f, 6 d, 7 e y 10), *Promylodon* (MACN-Pv 4968), *Ranculcus* (MACN-A 8881), *Sphenotherus* (MACN-Pv 13488), *Pa. harlani* (Stock, 1925 lam. 27, Fig. 1) y *My. darwini* (Brandoni et al., 2010 Fig 4); a su vez el lóbulo posterior presenta forma subtriangular con sus márgenes redondeados y con una clara inclinación hacia el lado interno, como ocurre en *Pl. acutidens*, *S. uccasamamensis* y en general en los Mylodontinae (Esteban, 1996).

Dos de las mandíbulas estudiadas (JUY-P-0085 y JUY-P-0089) son atribuidas a ejemplares juveniles. La evidencia incluye el tamaño reducido de sus molariformes y la falta de desgaste razón por la cual el ápice es conico. Sin embargo, estos ejemplares ya muestran características diagnosticas de adultos, como por ejemplo la ausencia de diastema y la reducción del surco externo del m3.

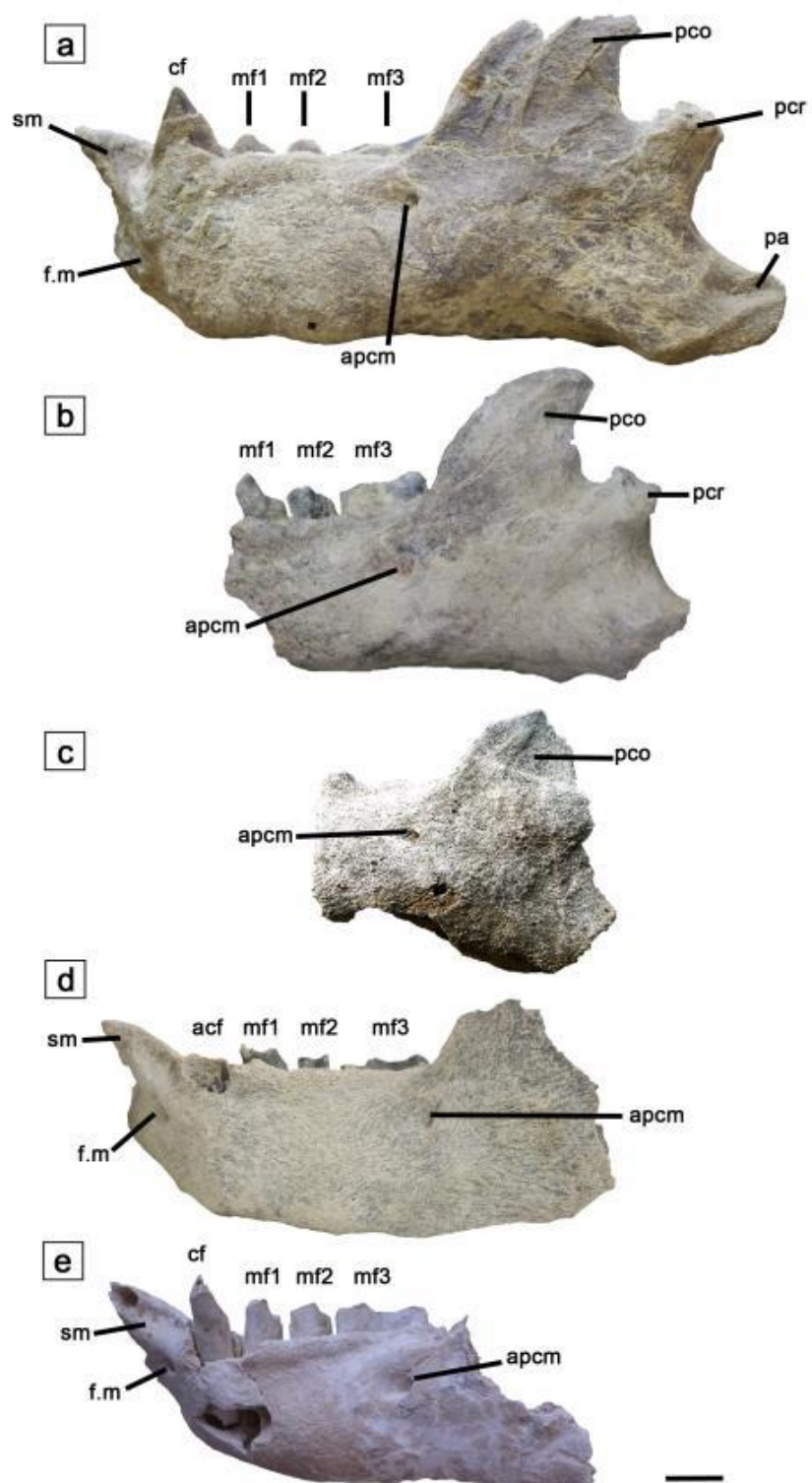


Figura 5.13. Mandíbula en vista lateral de *S. uccasamamensis*. De a) JUY-P-0084; b)

JUY-P-0085; c) JUY-P-0086; d) JUY-P-0087; e) JUY-P-0089. **Abreviaturas:** **acf**, alveolo del caniniforme; **apcm**, apertura posterior del canal mandibular; **cf**, caniniforme; **f.m**, foramen mandibular; **pa**, proceso angular; **pco**, proceso condilar; **pcr**, proceso coronoideo; **mf**, molariforme; **sm**, sínfisis mandibular. **Escala:** 20 mm.

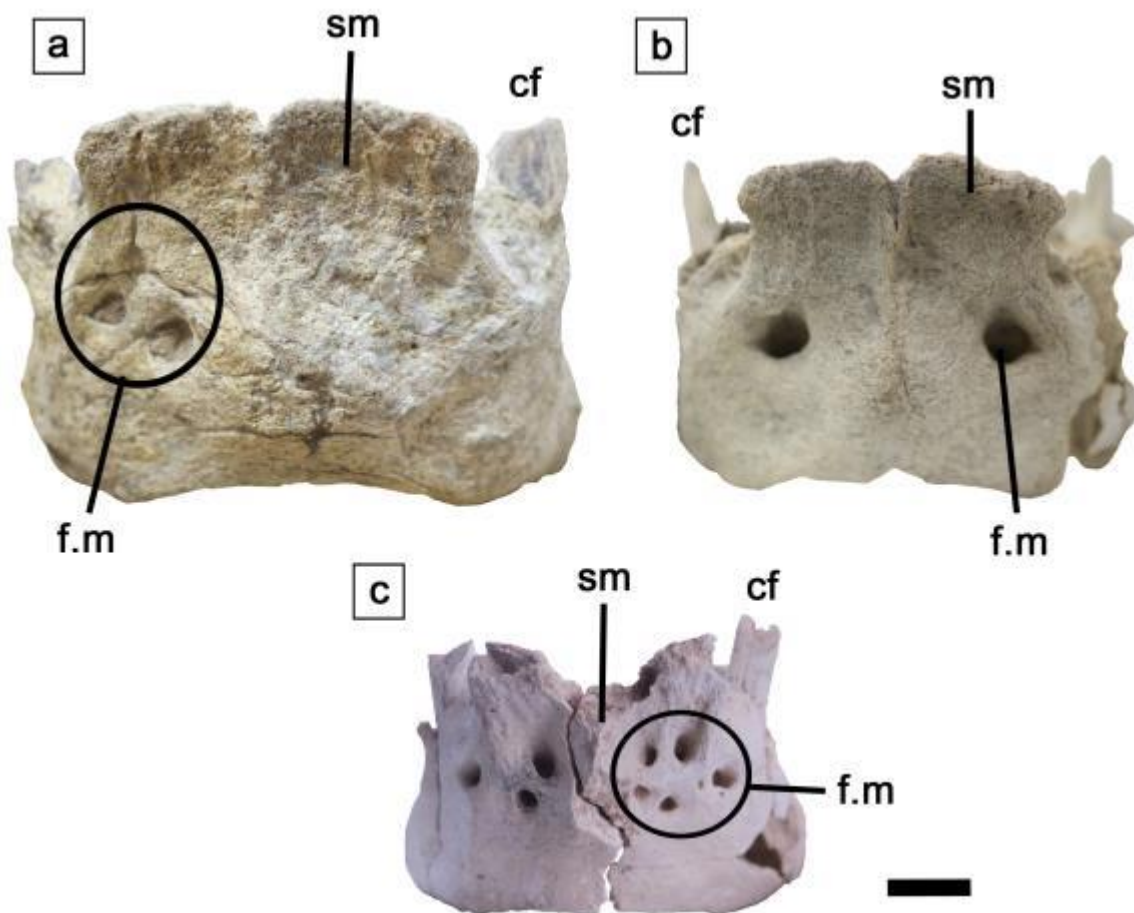


Figura 5.14. Mandíbula, forámenes mentonianos de *S. uccasamamensis*. De: a) JUY-P-0084; b) JUY-P-0087; c) JUY-P-0089. **Abreviaturas:** **cf**, caniniforme; **f.m**, foramen mandibular; **sm**, sínfisis mandibular. **Escala:** 20 mm.

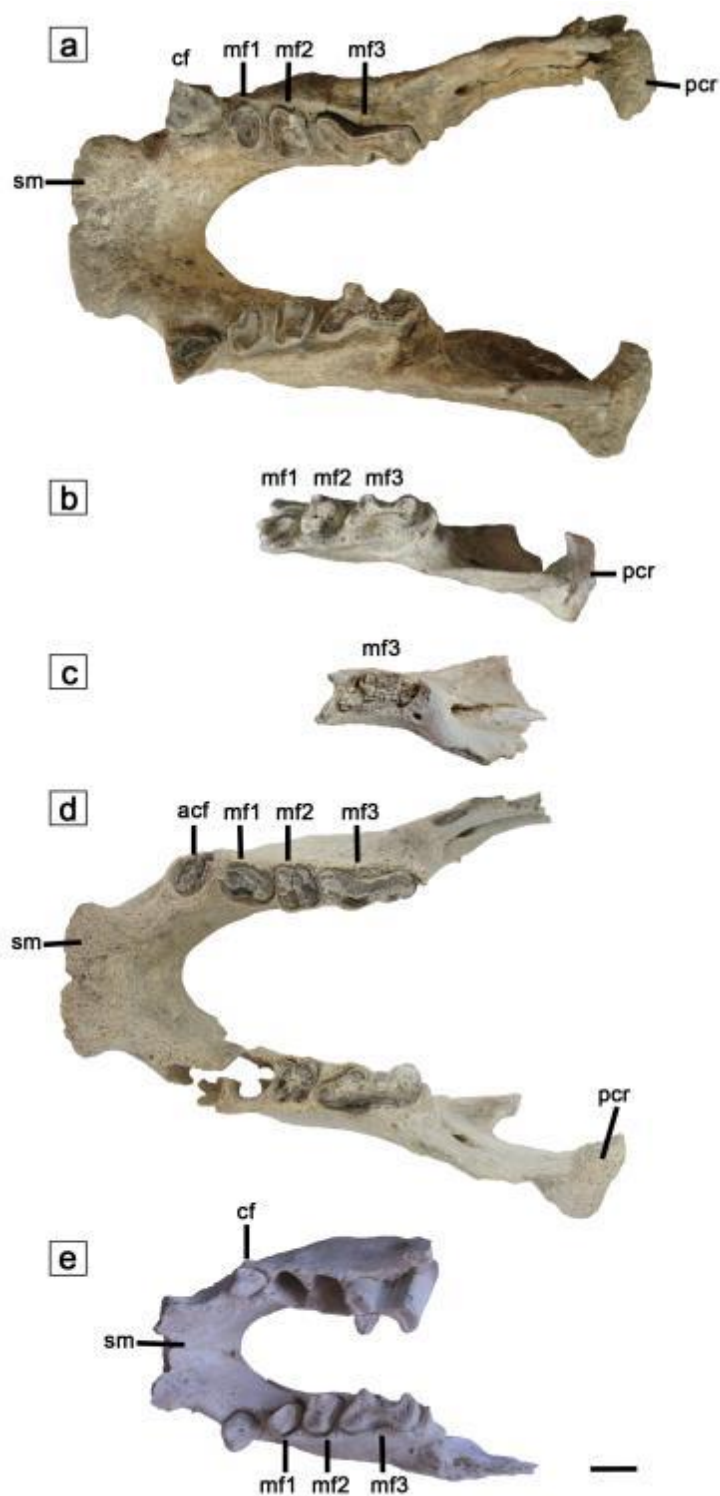


Figura 5.15. Mandíbula en vista oclusal de *S. uccasamamensis*. De: a) JUY-P-0084; b) JUY-P-0085; c) JUY-P-0086; d) JUY-P-0087; e) JUY-P-0089. **Abreviaturas:** acf,

alveolo del caniniforme; **cf**, caniniforme; **pcr**, proceso coronoideo; **mf**, molariforme; **sm**, sínfisis mandibular. **Escala:** 20 mm.

Clavícula (JUY-P-0085). La clavícula conserva la epífisis esternal y parte de la diáfisis. La diáfisis en sección transversal es de forma ovalada con un ligero aplanamiento dorso-ventral, mientras que la epífisis esternal está expandida en sentido próximo-distal aumentando su superficie que se caracteriza por ser rugosa. En este ejemplar es posible distinguir una pequeña curvatura entre la epífisis y la diáfisis, similar a *Glossotherium* como una curvatura sigmoidea (ver Owen, 1842), pero con un menor desarrollo que en los Nothrotheridae y Megatheriidae (ver Stock 1925; Amson et al., 2015 b).

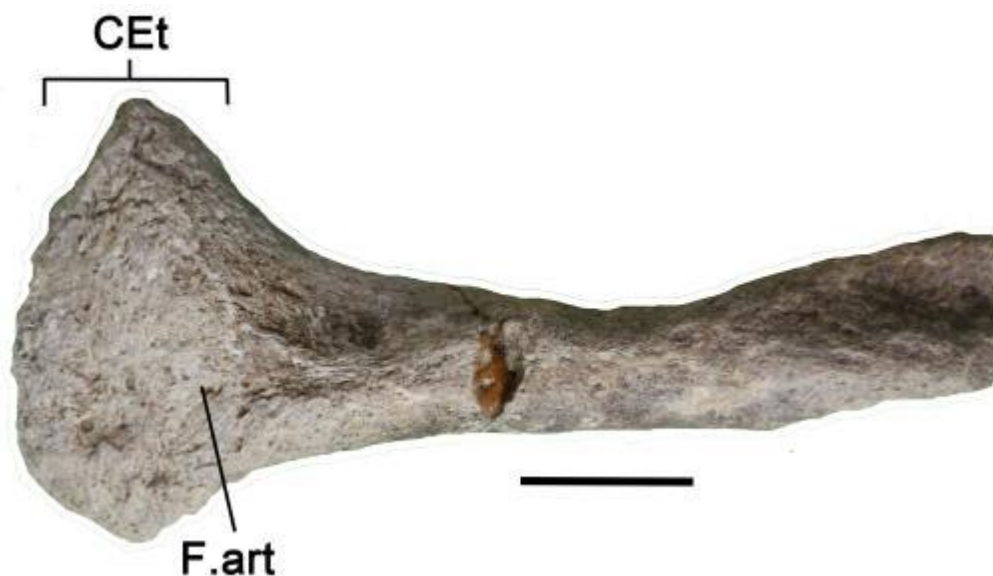


Figura 5.16. Fragmento de clavícula de *S. uccasamamensis* (JUY-P-0085). En vista posterior. **Abreviaturas:** CEt, Cabeza esternal; F.art, faceta articular. **Escala:** 20mm

Vertebras

Vértebras cervicales:

Atlas (JUY-P-0084). En buen estado de conservación. El canal ventral se encuentra limitado por el arco ventral en el margen inferior, de menor extensión transversal que el arco dorsal en el margen superior y una ancha apófisis transversa extendiéndose hacia cada uno de los lados.

En vista anterior (Fig. 5.17 a), a ambos lados del canal ventral, se encuentran las facetas articulares craneales, con la presencia de una superficie no articular rugosa en su margen medial. Estas facetas se encuentran divergiendo dorsalmente (es decir con un alargamiento en dirección medio-ventral) e inclinadas ligeramente con dirección cráneo-ventral. Las alas vertebrales presentan sus márgenes anteriores rectos y se encuentran separados de las articulaciones anteriores por una leve muesca, como en *G. robustum*. (Owen, 1842 pl. VII, Fig. 1; Püschel et al., 2017 Fig. 9 a) y diferente de *Pa. harlani* (ver Stock, 1925) en el que la separación es mucho más marcada.

En vista dorsal (Fig. 5.17b), se observa que sobre el cuerpo vertebral, en el margen anterior, se encuentra el foramen intervertebral como en *G. robustum* (Owen, 1842 pl. VII, Fig. 1; Püschel et al., 2017 Fig. 9 c), *My. darwini* (McAfee, 2016 Fig. 3.3) y *Pa. harlani* (ver Stock, 1925). Paralelo a este último, situado más antero-lateralmente, a cada lado en las superficies dorsales de las alas, se encuentra el foramen alar de menor tamaño. En vista ventral (Fig. 5.17 c), a la misma altura del foramen alar, se encuentra el foramen del canal transversal,

ambos están conectados en una abertura común cerca del centro, en los que el cuerpo y las alas vertebrales toman contacto, similar a lo que ocurre con *My. darwini* (McAfee, 2016 Fig. 3.4) y *Pa. harlani* (ver Stock, 1925).

En vista posterior (Fig. 5.17 d), las facetas articulares caudales son de contorno circular, similar a *G. robustum* (Owen, 1842 pl. VII, Fig. 3; Püschel et al., 2017 Fig. 9 b) y diferente a *My. darwini* (McAfee, 2016 Fig. 3.2) con facetas articulares ovaladas, lo cual es variable en *Paramylodon* (McAfee, 2016). Entre el margen dorso-lateral de las facetas articulares y el comienzo dorso-medial de los procesos transversales existe una muesca bien marcada, como en *Glossotherium* y *Paramylodon*.

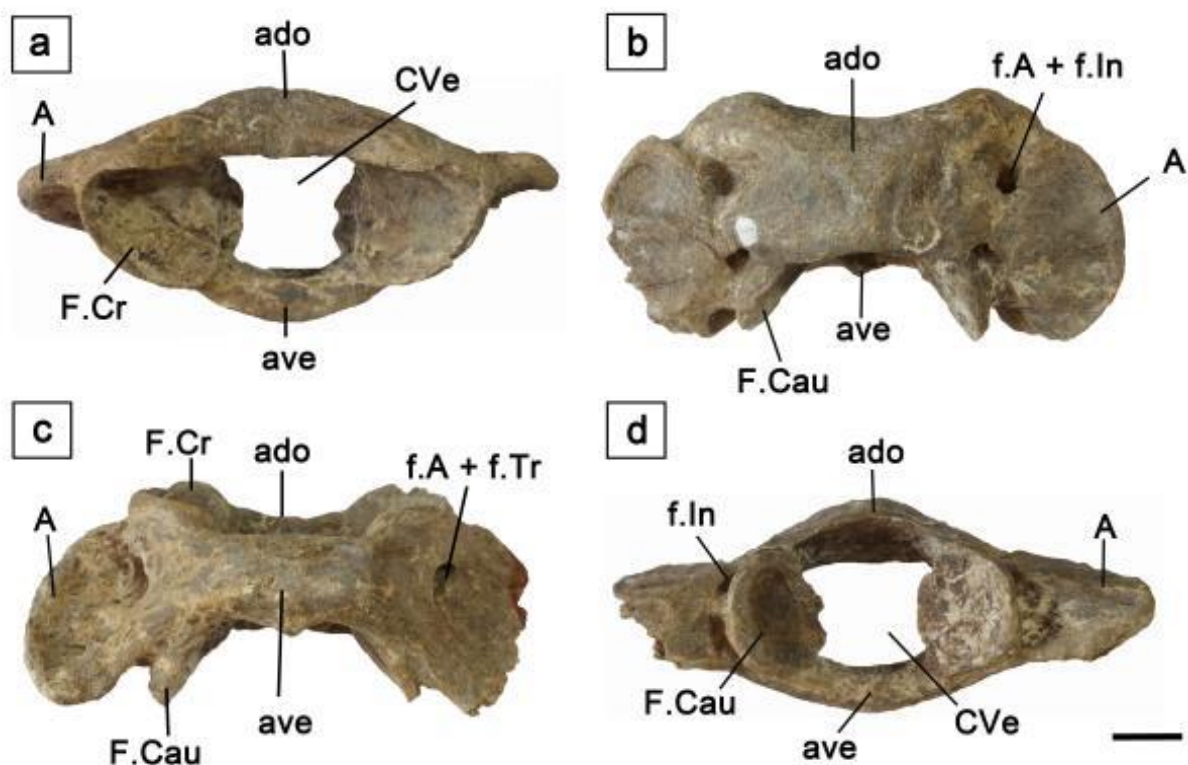


Figura 5.17. Atlas de *S. uccasamamensis*, (JUY-P-0084). En vista: a) anterior,

b) dorsal, c) ventral y d) posterior. **Abreviaturas:** **A**, Alas; **ado**, arco dorsal; **ave**, arco ventral; **CVe**, canal ventral; **F.Cau**, facetas articulares caudales; **F.Cr**, facetas articulares craneales; **f.A**, foramen alar; **f.In**, foramen intervertebral; **f.Tr** foramen del canal transverso. **Escala:** 20mm.

Axis (JUY-P-0084). El margen anterior (Fig. 5.18 a), está caracterizado por el proceso odontoideo, el cual representa un tercio de la longitud antero-posterior de la vértebra. Este proceso presenta una superficie articular en su cara ventral que hace contacto con el atlas (Fig. 5.18 b). Postero-lateralmente al proceso odontoideo (Fig.5.18 a), separados por una pequeña superficie, se encuentran las facetas articulares para el atlas, estas se caracterizan por ser superficies de gran tamaño, circulares y ligeramente convexas como en *G. robustum* (Puschel et al., 2017 Fig. 10 a). Detrás de las facetas se extiende en sentido antero-posterior una delgada lámina que forma, en el margen dorsal, la apófisis espinosa. Esta última presenta una inclinación ventral hacia su extremo anterior, con su punto más alto en el margen posterior, como en *G. robustum* (Owen, 1842 pl. VII, Fig. 5; Puschel et al., 2017 Fig. 10 b).

En vista lateral (Fig. 5.18 c), por detrás de la articulación para el atlas, se encuentra el proceso transversal claramente desarrollado y extendido antero-posteriormente. Sobre el proceso transversal se encuentran presentes dos tubérculos, uno en la región media bien marcado, mientras que el segundo tubérculo se ubica al finalizar dicho proceso, encontrándose pobremente

desarrollado, caso opuesto al descrito para *G. robustum* en el que ambos tubérculos se encuentran bien desarrollados (Puschel et al., 2017).

En vista posterior (Fig. 5.18 d), el cuerpo articular del axis es de gran tamaño, presentando forma de triángulo invertido, con sus ángulos redondeados y su centro articular levemente cóncavo. Dorsalmente se observa la apófisis espinosa que se amplía transversalmente hacia la base, prolongándose hacia cada lado dando origen a los procesos articulares posteriores.

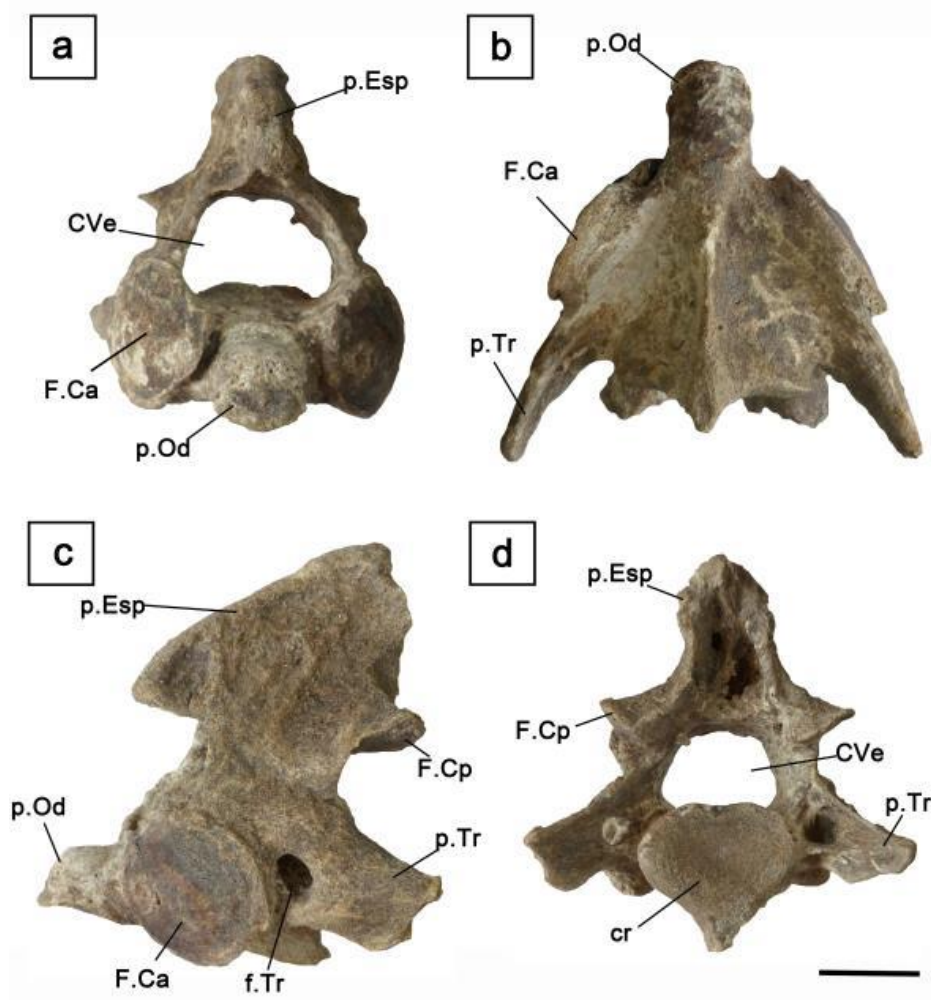


Figura 5.18. Axis de *S. uccasamamensis* (JUY-P-0084). En vista: a) anterior, b) ventral,

c) lateral y d) posterior. **Abreviaturas:** cr, cuerpo; CVe, canal ventral; F.Ca, faceta cigomática anterior; F.Cp, faceta cigomática posterior; f.Tr, foramen del canal transverso; p.Esp, proceso espinoso; p.Od, proceso odontoideo; p.Tr, proceso transverso. **Escala:** 20mm.

Tercer vértebra cervical (JUY-P-0084). Presenta un cuerpo corto antero-posteriormente. La superficie articular anterior (Fig. 5.19 a) es de forma subtriangular con sus ángulos redondeados y su centro ligeramente convexo, diferente de *Glossotherium* en el que esta articulación tiene forma subcircular. La superficie articular posterior (Fig. 5.19 b) es subcircular y ligeramente cóncava como *G. robustum* (ver Owen, 1842). A su vez, sobre los laterales, también se pueden observar un par de procesos transversales con sus respectivos forámenes transversales y un fragmento de la apófisis espinosa que conserva su forma triangular como en *G. robustum* (ver Owen, 1842).

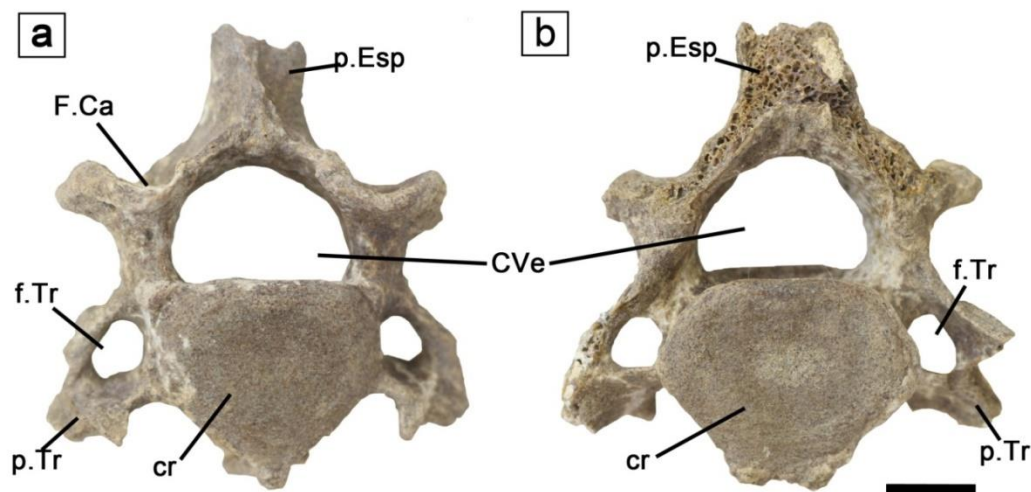


Figura 5.19. Tercera vértebra cervical de *S. uccasamamensis* (JUY-P-0084). En vista: a) anterior y b) posterior. **Abreviaturas:** cr, cuerpo; CVe, canal ventral; F.Ca, faceta

cigomática anterior; **f.Tr**, foramen del canal transverso; **p.Esp**, proceso espinoso; **p.Tr**, proceso transverso; **Escala**: 20mm.

Vértebras dorsales (JUY-P-0089). Solo se ha hallado una vértebra parcialmente completa y numerosos fragmentos de otras. En la vértebra mejor conservada se observa anteriormente (Fig. 5.20 a) una superficie articular subtriangular y levemente convexa; mientras la articulación posterior (Fig. 5.20 b) presenta una superficie subcircular, casi plana a levemente cóncava, como en *G. robustum* (ver Owen, 1842 pl. VIII, Fig. 1). Dorsalmente al cuerpo, el arco neural delimita un canal vertebral casi tan grande como el propio cuerpo. El margen antero-dorsal de dicho arco (Fig. 5.20 a), sobresale al cuerpo y soporta la expansión posterior del arco de la vértebra precedente. Por otro lado, la base de la apófisis espinosa comienza anteriormente entre las superficies articulares y se extiende hacia posterior. Asimismo, hacia uno de los lados, se conserva parte del proceso transversal, extendiéndose lateral y dorsalmente.

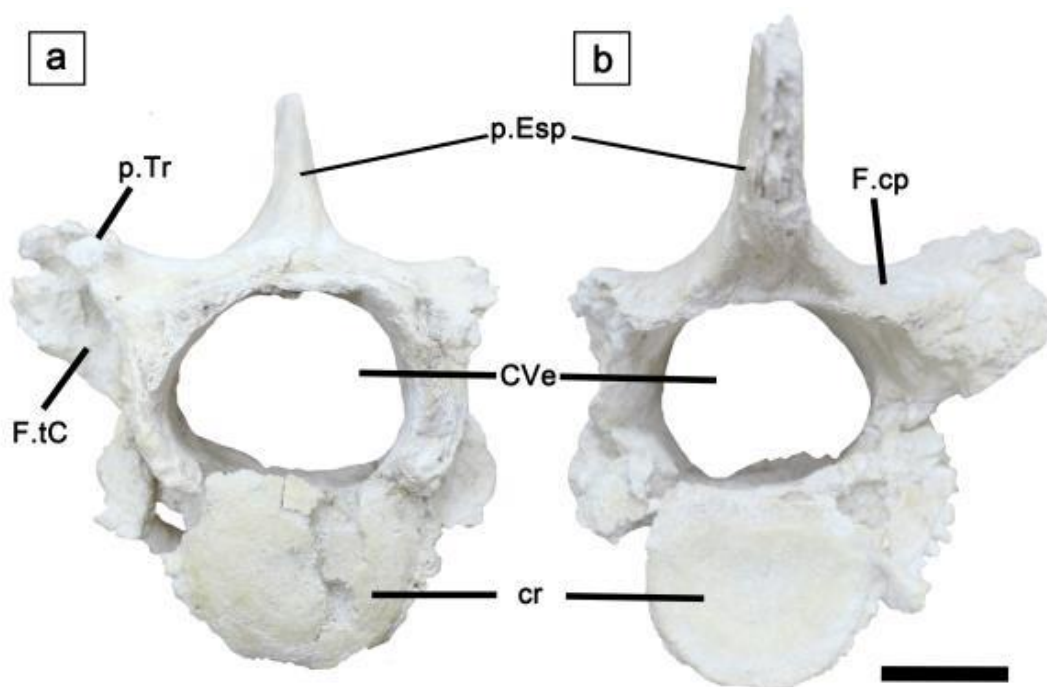


Figura 5.20. Vértebra dorsal de *S. uccasamamensis* (JUY-P-0089). En vista: a) anterior y b) posterior. **Abreviaturas:** **cr**, cuerpo; **CVe**, canal ventral; **F.Cp**, faceta cigomática posterior; **F.tC**, faceta para el tubérculo de la costilla; **p.Esp**, proceso espinoso; **p.Tr**, proceso transverso; **Escala:** 20mm.

Vertebras caudales. Se han encontrado 4 vertebras articuladas (JUY-P-0084) y 2 aisladas (JUY-P-0085).

En vista lateral (Fig. 5.21 a, b) se observa claramente una disminución del tamaño de de las vertebreras en sentido proximal-distal, como ha sido descripto por muchos autores para diferente perezosos fósiles terrestres (Owen, 1842; Amson et al., 2015 a; McAfee, 2016).

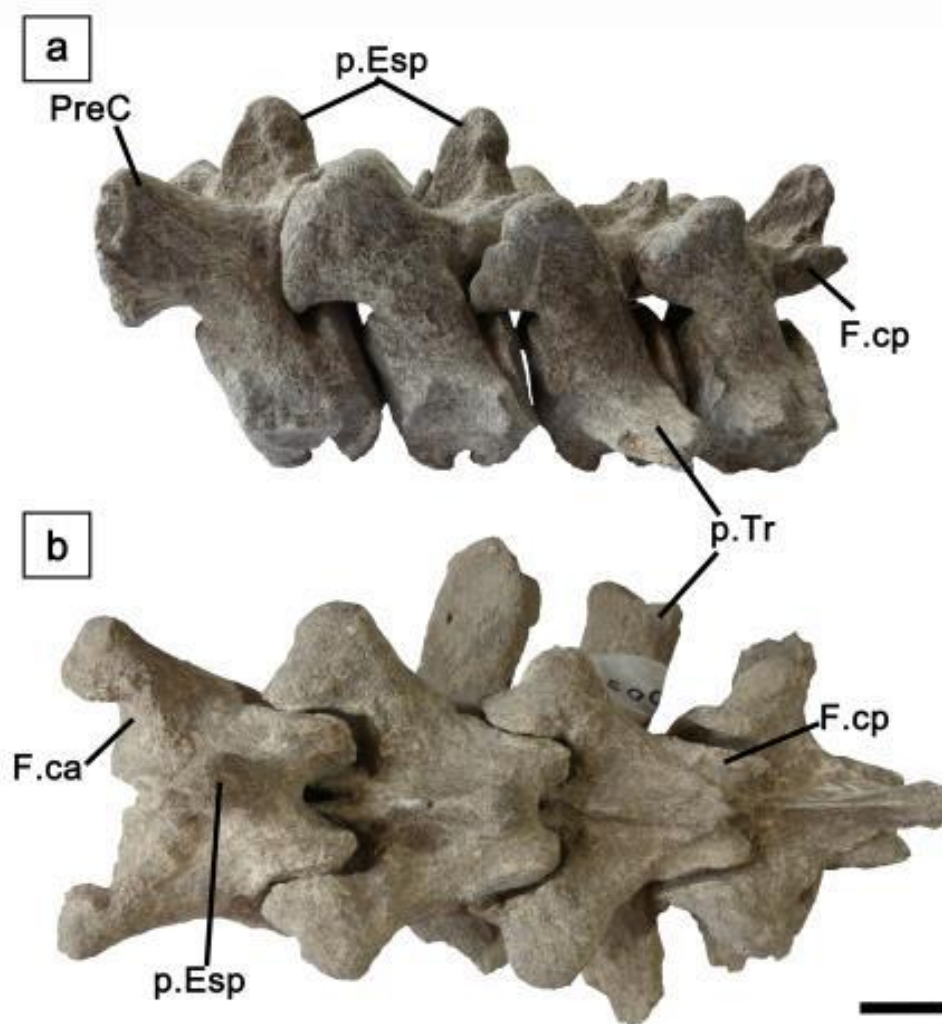


Figura 5.21. Vértebra caudales articuladas de *S. uccasamamensis* (JUY-P-0084). En vista: a) lateral y b) dorsal. **Abreviaturas:** **F.Ca**, faceta cigomática anterior; **F.Cp**, faceta cigomática posterior; **p.Esp**, proceso espinoso; **PreC**, precigomático; **p.Tr**, proceso transversal; **Escala:** 20mm.

En vista anterior (Fig. 5.22 a, c), se observa que los cuerpos vertebrales conservan el mismo tamaño en todas las vértebras. Dorsal al cuerpo vertebral, el canal vertebral del arco neural adquiere una forma triangular, el cual va

disminuyendo progresivamente de tamaño en sentido próximo-distal. Hacia los laterales se extienden los procesos transversales, dirigidos hacia lateral y dorsal, con una forma aplanada a levemente convexos como en *G. robustum* (Owen, 1842 pl. VIII, Fig. 5). Sobre su margen antero-ventral presentan un pequeño tubérculo, el cual va cambiando de posición. Este tubérculo que en las primeras vertebrae se encuentra casi en el extremo del proceso transversal, se va corriendo hasta situarse cerca del cuerpo de la vértebra en las siguientes. A la vez, en la parte superior del arco neural, la apófisis espinosa, también tiende a disminuir de tamaño y hacia ambos lados de su base, la superficie se vuelve cóncava dando lugar a los procesos articulares.

En vista dorsal, el margen anterior (Fig. 5.22 a, c) del arco neural presenta una forma cuadrangular, donde se sitúan las superficies articulares cóncavas que toman contacto con las apófisis articulares convexas posteriores de la vértebra sacra contigua. A su vez, su margen posterior (Fig 5.22 b, d) es más estrecho, adquiriendo una forma triangular como en *G. robustum* (Owen, 1842 pl. VIII, Fig. 7).

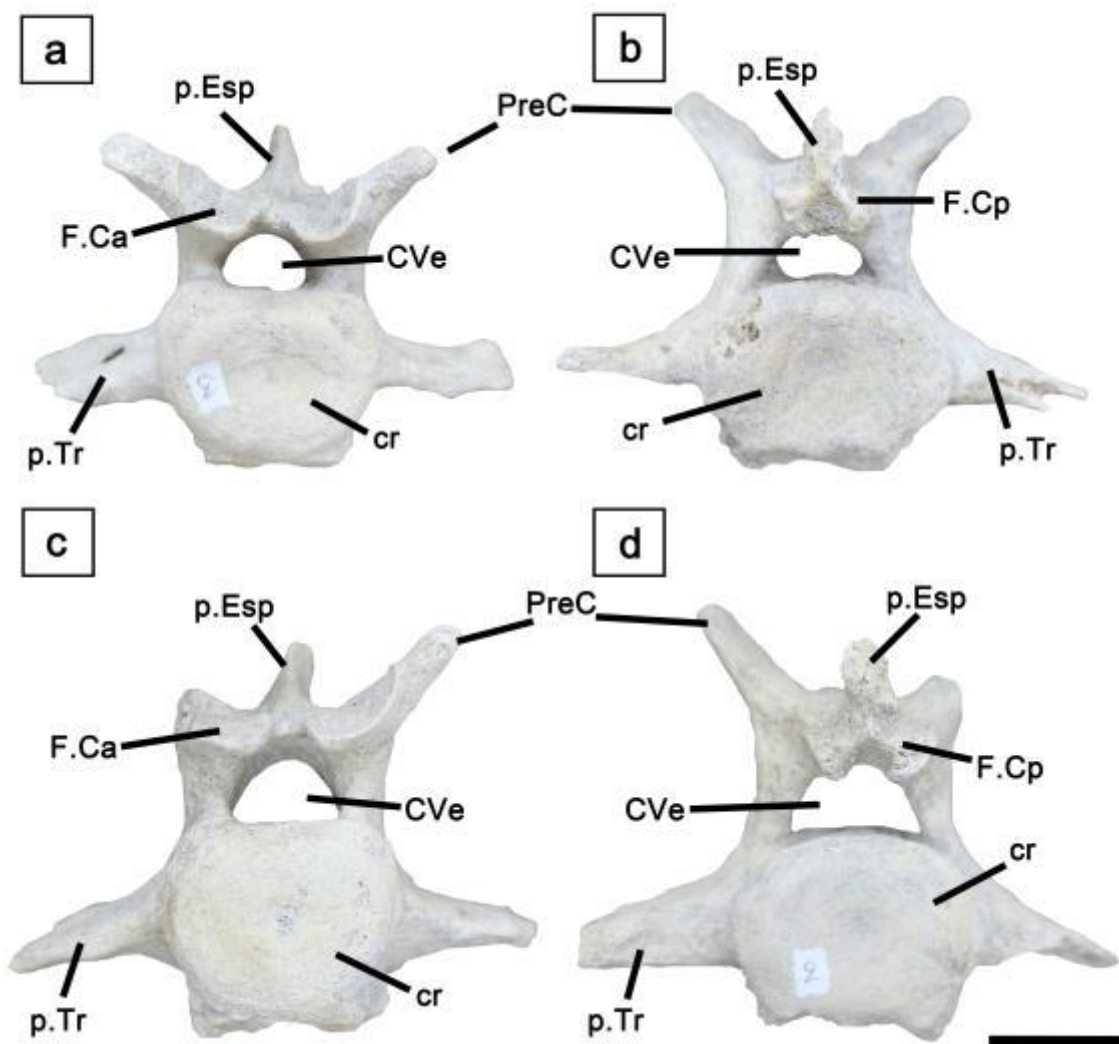


Figura 5.22. Vértebra caudales de *S. uccasamamensis* (JUY-P-0085). En vista: a y c) anterior y b y d) posterior. **Abreviaturas:** cr, cuerpo; CVe, canal ventral; F.Ca, faceta cigomática anterior; F.Cp, faceta cigomática posterior; p.Esp, proceso espinoso; PreC, precigomático; p.Tr, proceso transversal. **Escala:** 20mm.

Ulna (JUY-P-0085). Se ha conservado un fragmento de la diáfisis proximal, faltando parte del olecranon y la epífisis distal. En vista anterior (Fig. 5.23 a), se observa que la muesca troclear presenta dos facetas, una medial y otra lateral, las

cuales se encuentran bien definidas, articulando con el húmero y el radio. Ambas están limitadas, proximalmente, por el proceso de anconeal y distalmente por el proceso coronoides.

En vista medial (Fig. 5.23 b) a nivel de la escotadura troclear, son visibles los procesos coronoides y anconeal levemente desarrollados en relación a la profundidad anteroposterior de sus ejes. Se observa que la muesca anconeal está retraída, encontrándose su extremo anterior, posterior al proceso coronoides como en *G. robustum* (Puschel, 2017 Fig. 13 d), *My. darwini* (McAfee, 2016 Fig. 4.4) y *Pa. harlani* (Stock, 1925 pl. 33, Fig. 2). Además, por detrás de la escotadura troclear, se observa parte del surco para el músculo flexor común profundo de los dedos, extendiéndose desde la porción inferior del olecranon.

En vista lateral (Fig. 5.23 c), la superficie de la escotadura troclear, está menos extendida en su longitud próximo-distal y antero-posterior, en comparación con *G. robustum* y *Pa. harlani*. Además, está presente la superficie articular para el radio, bien definida y relativamente más amplia en relación a la superficie de la escotadura troclear, diferente de lo que ocurre en *G. robustum* (Owen, 1842 pl. XIII, Fig. 2; Puschel, 2017 Fig. 13 b), *My. darwini* (McAfee, 2016 Fig. 4.2), y *Pa. harlani* (Stock, 1925 pl. 33, Fig. 1). A su vez, se observa, a lo largo del margen posterior del hueso, un surco para la inserción de los músculos (posiblemente el ancóneo y tríceps braquial), el cual es más estrecho en comparación con *G. robustum* (Puschel, 2017 Fig. 13 b) y *Pa. harlani* (Stock, 1925 pl. 33, Fig. 1).

En vista posterior (Fig. 5.23 d) se observa que el ancho de la ulna disminuye en sentido proximal-distal, como en *G. robustum* (Owen, 1842 pl. XII,

Fig. 2; Puschel, 2017 Fig. 13 c), *My. darwini* (McAfee, 2016 Fig. 4.3) y *Pa. harlani* (Stock, 1925 pl. 33, Fig. 2)

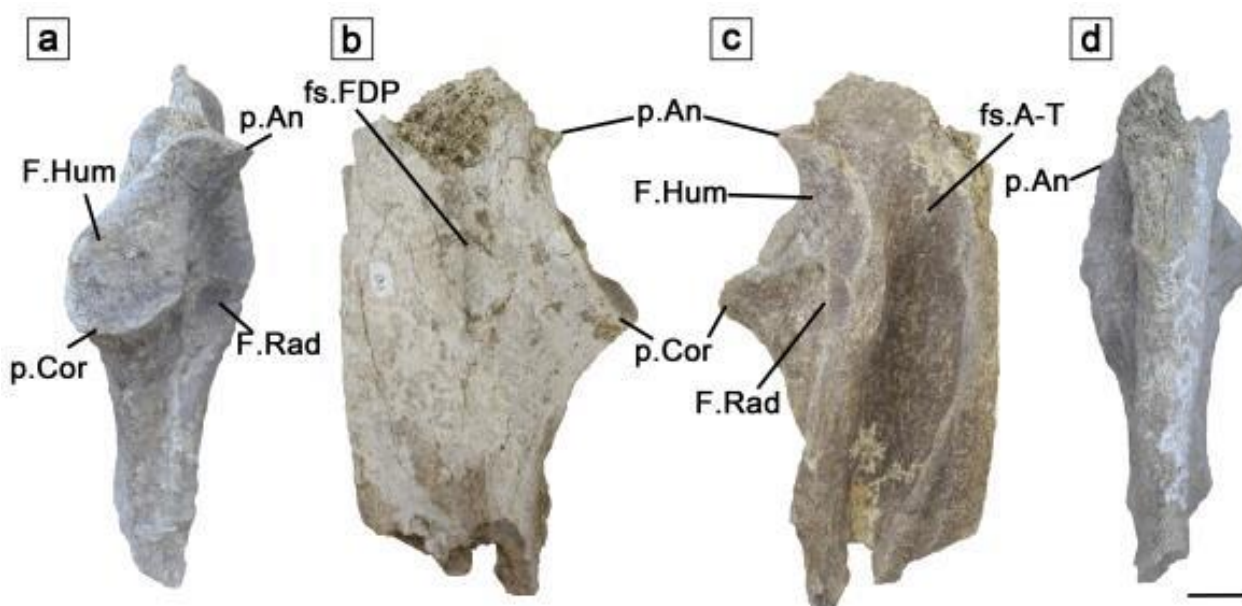


Figura 5.23. Fragmento de ulna de *S. uccasamamensis* (JUY-P-0085). En vista: a) anterior, b) medio, c) lateral y d) posterior. **Abreviaturas:** FH, faceta humeral; FR, faceta radial; fs.A-T, fosa para de los musculos ancóneo y tríceps braquial; fs.FDP, fosa para el flexor digito profundo; p.An, proceso anconeal; p.Cor, proceso coronoides. . **Escala:** 20mm.

Fémur. Los ejemplares JUY-P-0185 (Fig. 5.24), casi completo, faltando solo la cabeza femoral; JUY-P-0082 (Fig. 5.25), conserva solo la cara posterior y JUY-P-0084 (Fig. 5.26), la epífisis distal.

En vista anterior, se puede observar que el extremo distal es más estrecho que el extremo proximal, al igual que en todos los Mylodontinae. A su vez, el

trocánter mayor en JUY-P-0185 es amplio tanto medio-lateral como antero-posteriormente. Por detrás del trocánter mayor, se preservan unas cresta bien marcadas, dispuestas de forma paralela una a la otra, extendiéndose desde el margen proximal hasta parte de la diáfisis, similar a *S. uccasamamensis* (Saint-André et al., 2010 Fig. 16 a). En la porción distal en la base del trocánter mayor, sobre el margen lateral, presenta una convexidad lateral bien marcada como en *S. uccasamamensis* (Saint-André et al., 2010 Fig. 16 a), a diferencia de *G. robustum* (Owen, 1842 pl. XVII, Fig. 1) y *Pa. harlani* (Stock, 1925 pl. 38, Fig. 1) en los que esta convexidad se encuentra menos desarrollada. El fémur adquiere una pequeña torsión, ubicando la cabeza femoral con una inclinación medial al eje longitudinal. A su vez, en el margen medial, por debajo de la cabeza femoral de JUY-P-0082, a una distancia de 23-24mm, se localiza el trocánter menor, de superficie elíptica y convexa y con su eje mayor en posición vertical. Distal al trocánter menor, el margen medial de la diáfisis adquiere una forma cóncava.

En vista posterior, en el ejemplar JUY-P-0082 (Fig. 5.25) se aprecia que la cabeza femoral está pobremente preservada. En JUY-P-0082 y JUY-P-0185 (Fig. 5.24), se observa que el trocánter mayor es de contorno subtriangular como ocurre en algunos Mylodontinae (e.g. *Glossotherium*, *Paramylodon* y *Paraglossotherium*), mientras que la fosa intertrocantérica, ubicada en el margen próximo lateral, está bien desarrollada como en *G. robustum* (Owen, 1842 pl. XVIII, Fig. 1) y *Pa. harlani* (Stock, 1925 pl. 39, Fig. 1).

En la extremidad distal en JUY-P-0185 (Fig. 5.24) y JUY-P-0084 (Fig. 5.26), las superficies articulares de los cóndilos de la faceta patelar se encuentran

conectadas por el istmo articular, como en los Mylodontinae (e.g. *Glossotherium*, *Simomyodon*, *Paramylodon* y *Paraglossotherium*), Scelidotheriinae (todos a excepción de *Valgipes bucklandi*, ver Cartelle et al. 2009 Fig. 4 A) y en el Megatheriinae *Megathericulus patagonicus* y *Megathericulus primaevus* (ver Esteban, 1996; Carlini et al., 2008c; De Iuliis et al., 2008; Pitana, 2011 y Miño-Boilini, 2012). Esto lo diferencia de otros Megatheriinae (e.g. *Urumaquia*; *Pyramiodontherium* y *Megatherium*) en los que la tróclea se continua solo con la faceta articular lateral (De Iuliis et al., 2008) También de los Nothrotheriidae y algunos Megalonychidae (e.g. *Protomegalonyx*, *Torcellia*), en los que las superficies articulares de los cóndilos están separados por hueso no articular (Brandoni, 2009; De Iuliis et al., 2011; Brandoni y McDonald, 2015). A su vez, en vista distal, la fosa intercondiloidea es más profunda que en *Glossotherium*; el cóndilo medial muestra un contorno piriforme, en tanto que el cóndilo lateral es de contorno cuadrangular y de menor tamaño que el cóndilo medial.

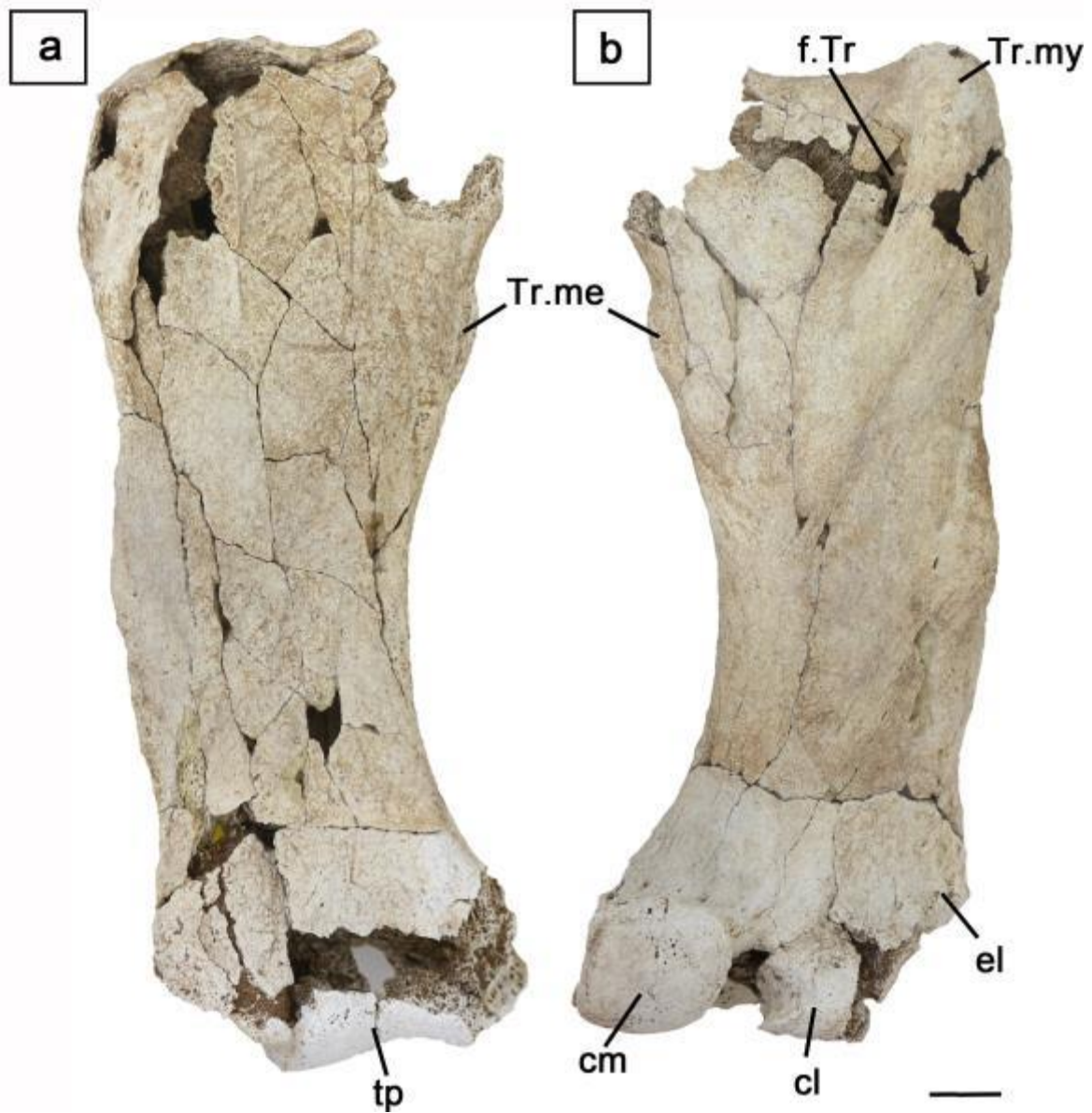


Figura 5.24. Fémur de *S. uccasamamensis* (JUY-P-0185). En vista: a) anterior y b) posterior. **Abreviaturas:** cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; el, epicóndilo lateral; f.Tr, fosa trocanterica; Tr.me, trocánter menor; Tr.my, trocánter mayor tp, troclea rotuliana (patelar). **Escala:** 20 mm.

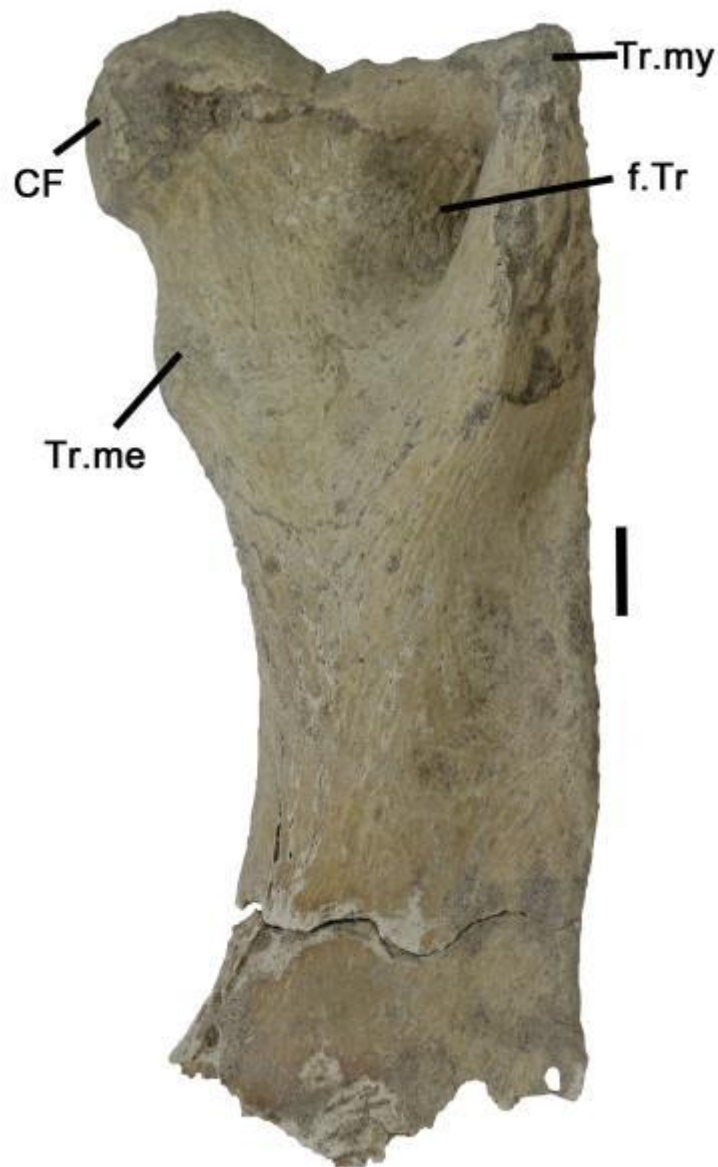


Figura 5.25. Cara posterior de fémur de *S. uccasamamensis* (JUY-P-0082).

Abreviaturas: CF, cabeza femoral; f.Tr, fosa trocanterica; Tr.me, trocánter menor; Tr.my, trocánter mayor. **Escala:** 20 mm.

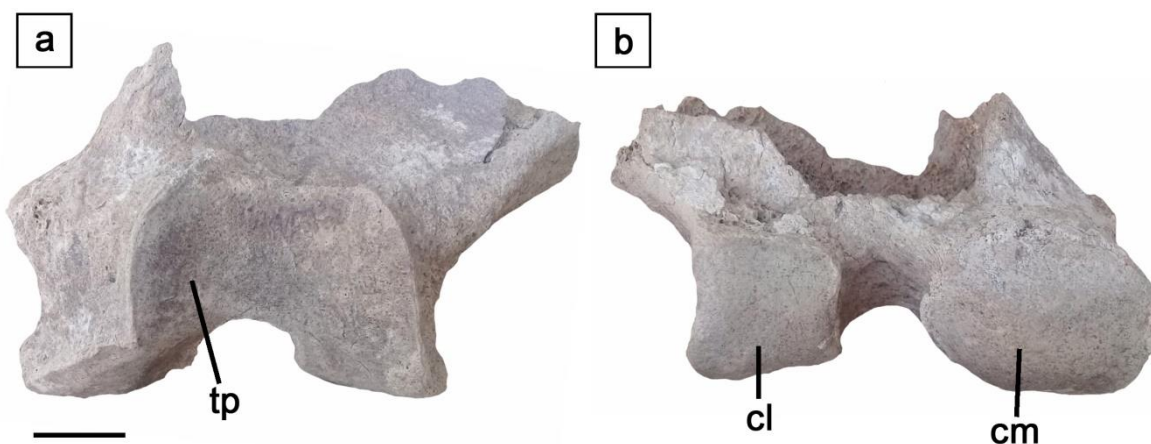


Figura 5.26. Porción distal del fémur de *S. uccasamamensis* (JUY-P-0084). En vista: a) anterior y b) posterior. **Abreviaturas:** **cl**, cóndilo lateral; **cm**, cóndilo medial; **tp**, troclea rotuliana (patelar). **Escala:** 20 mm.

Tibia (JUY-P-0085). Se conserva parte de la diáfisis y la epífisis distal de la tibia izquierda. En rasgos generales la tibia es similar a la de *S. uccasamamensis*, *G. robustum*, *G. tropicorum* y *Pa. harlani* (ver Owen, 1842; Stock, 1925; Saint-Andre et al., 2010), aunque presenta una diáfisis más corta y grácil, como ocurre en *S. uccasamamensis* (Saint-André et al., 2010 Fig. 18) y a diferencia de *G. robustum* (Owen, 1842 pl. XX), *G. tropicorum* (De Iuliis et al., 2017 Fig. 8 k) y *Pa. harlani* (Stock, 1925 pl. 40, Fig. 1-2). En vista medial y lateral (Fig. 5.27 b, c) la diáfisis es recta, una característica común de los Mylodontidae. No obstante, es bastante uniforme en su desarrollo anteroposterior como en *S. uccasamamensis*, *G. robustum*, *G. tropicorum* y *Pa. harlani*; esto lo diferencia de lo que ocurre en *Thinobadistes* (ver Lestodontinae Webb, 1989) y los escelidoterinos (ver

McDonald, 1987) en los que el desarrollo anteroposterior disminuye desde proximal a distal.

En vista tanto posterior como medial (Fig. 5.27 c, d), se observa el inicio de dos surcos los que corresponderían a la ubicación de los tendones tibiales, como ocurre en *S. uccasamamensis* (Saint-Andre et al., 2010 Fig. 18), *Pseudoprepothierium confusum* (Hirschfeld, 1985 Fig. 17) y *Thinobadistes segnis* (Webb, 1989 Fig.18). Sin embargo, solo se conserva de forma completa el surco posterior.

En la epífisis distal (Fig. 5.27 e), la superficie articular de la tibia se encuentra ocupada en gran parte por la faceta para el astrágalo. Esta articulación a su vez está compuesta por dos superficies, una para la faceta discoidea y otra para la faceta odontoidea del astrágalo. Esta última faceta presenta una superficie arqueada hacia el margen antero-medial, dando lugar al maléolo medial, como en *S. uccasamamensis* (Saint-André et al., 2010 Fig. 18). La faceta fibular se ubica en el margen póstero-lateral de la tibia, como en todos los Mylodontinae.

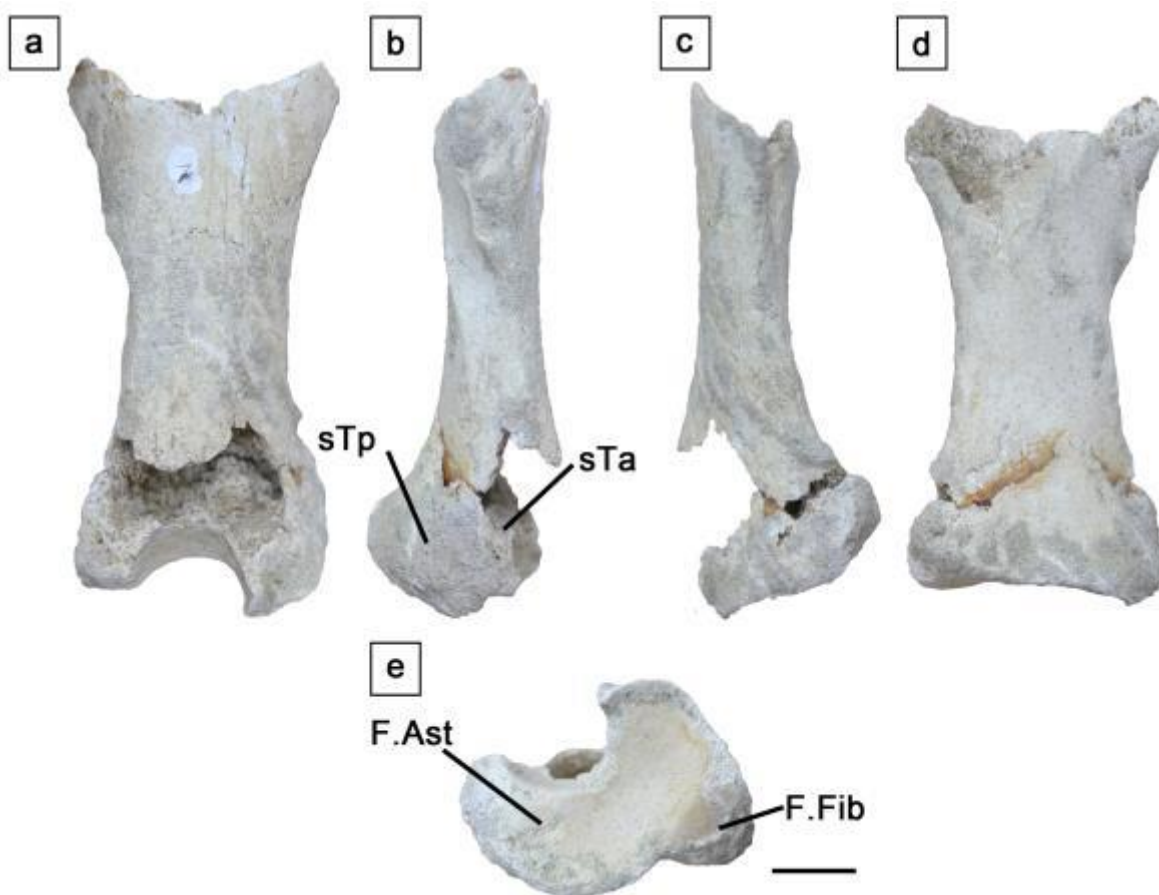


Figura 5.27. Extremo distal de tibia de *S. uccasamamensis* (JUY-P-0085). En vista: a) anterior, b) lateral, c) medial, d) posterior y e) distal. **Abreviaturas:** F.Ast, astragalar; F.Fib, fibular; S.Ta, surco tibial anterior; S.Tp, surco tibial posterior. **Escala:** 20mm.

Astrágalo. Los ejemplares JUY-P-0089 (izquierdo) y JUY-P-0177 (derecho). En vista proximal (Fig 5.28 a, 5.29 a) los materiales JUY-P-0089 y JUY-P-0177 conservan la faceta discoidea plana y semicircular, rodeando a la faceta odontoidea elevada y de forma globosa, solo conservada en JUY-P-0177. Ambas estructuras articulan con la superficie articular de la tibia, como en los Mylodontidae. En el margen anterior, en el ejemplar JUY-P-0177, se puede

observar la superficie articular para el navicular, la cual es ligeramente cóncava como en todos los milodontinos (McDonald, 1987).

En vista lateral (Fig 5.28 b, 5.29 b) se encuentran la faceta discoidea plana y la faceta fibular extendida, desde el borde antero-lateral de la faceta discoidea hasta la faceta ectal, formando la superficie articular de la fíbula, como en *G. robustum* (Owen, 1842 pl. XXIII; Puschel et al., 2017 Fig. 19), *My. darwini* (McAfee, 2016 Fig. 9), *Pa. harlani* (Stock, 1925 Fig. 97), *Pl. acutidens* (Kraglievich, 1921), *Pseudopreopotherium confusum* (Hirschfeld, 1985 Fig. 18), y *S. uccasamamensis* (Saint-Andre et al., 2010 Fig. 19).

En vista distal (Fig 5.28 c, 5.29 c), presenta el *surco tali*, que separa la faceta ectal y la faceta sustentacular del calcáneo, similar en *G. robustum* (Owen, 1842 pl. XXIII; Puschel et al., 2017 Fig. 19), *My. darwini* (McAfee, 2016 Fig. 9), *Pa. harlani* (Stock, 1925 Fig. 97), *Pl. acutidens* (ver Kraglievich, 1921), *S. uccasamamensis* (Saint-Andre et al., 2010 Fig. 19), *Ps. confusum* (Hirschfeld, 1985 Fig. 18), *Thinobadistes* (ver Webb, 1989), Scelidootheriinae (ver McDonald, 1987; Miño-Boilini et al., 2014 Fig. 3). Este es un carácter que varios autores consideran una condición basal para los Mylodontidae (ver Ameghino, 1904; Kraglievich, 1923; McDonald, 1987; Saint-André et al., 2010). A su vez, en JUY-P-0177, se observa que la faceta sustentacular se continua anteriormente con la faceta para el cuboides, característica típica de los Mylodontinae (ver McDonald, 1987).

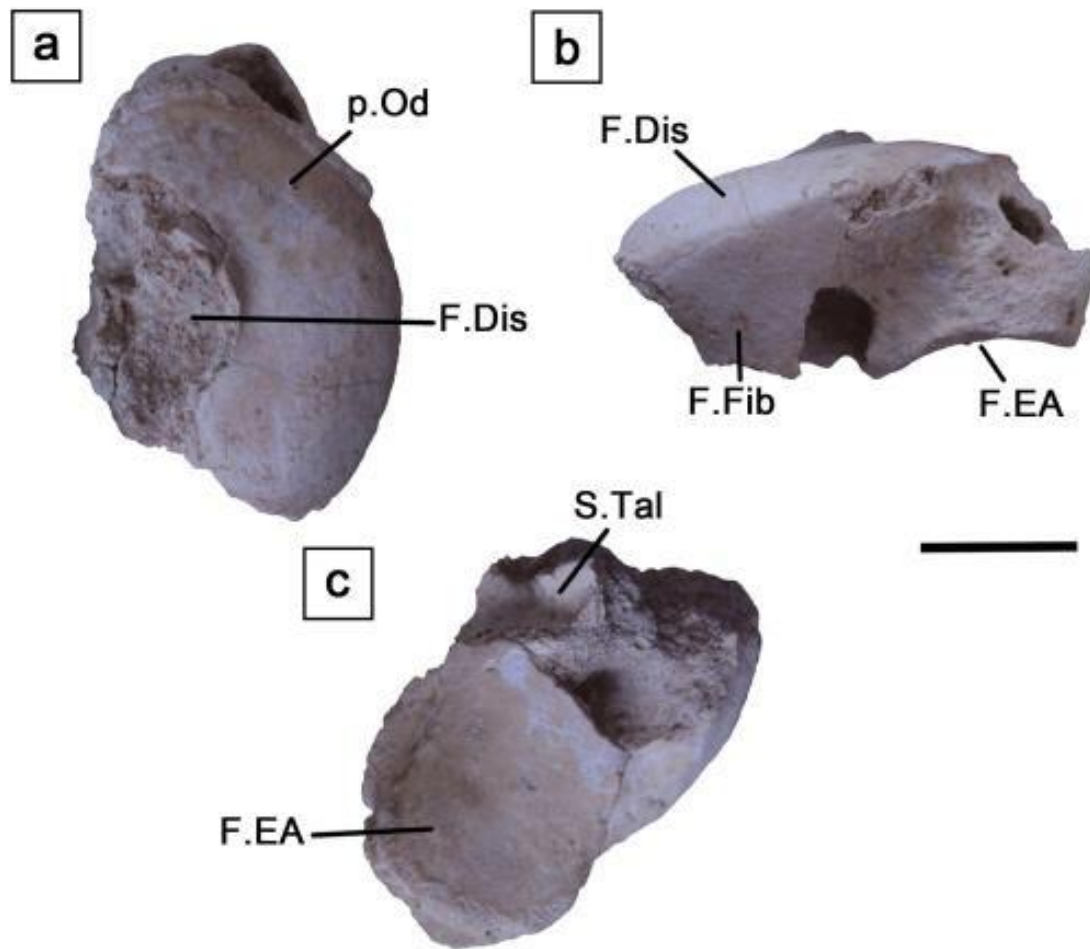


Figura 5.28. Astrágalo izquierdo de *S. uccasamamensis* (JUY-P-0085). En vista: a) proximal, b) lateral, c) distal. **Abreviaturas:** F.EA, faceta ectal del astrágalo; F.Dis, faceta discoide; F.Fib, faceta fibular; p.Od, proceso odontoideo; S.Tal, surco tali. **Escala:** 20mm.

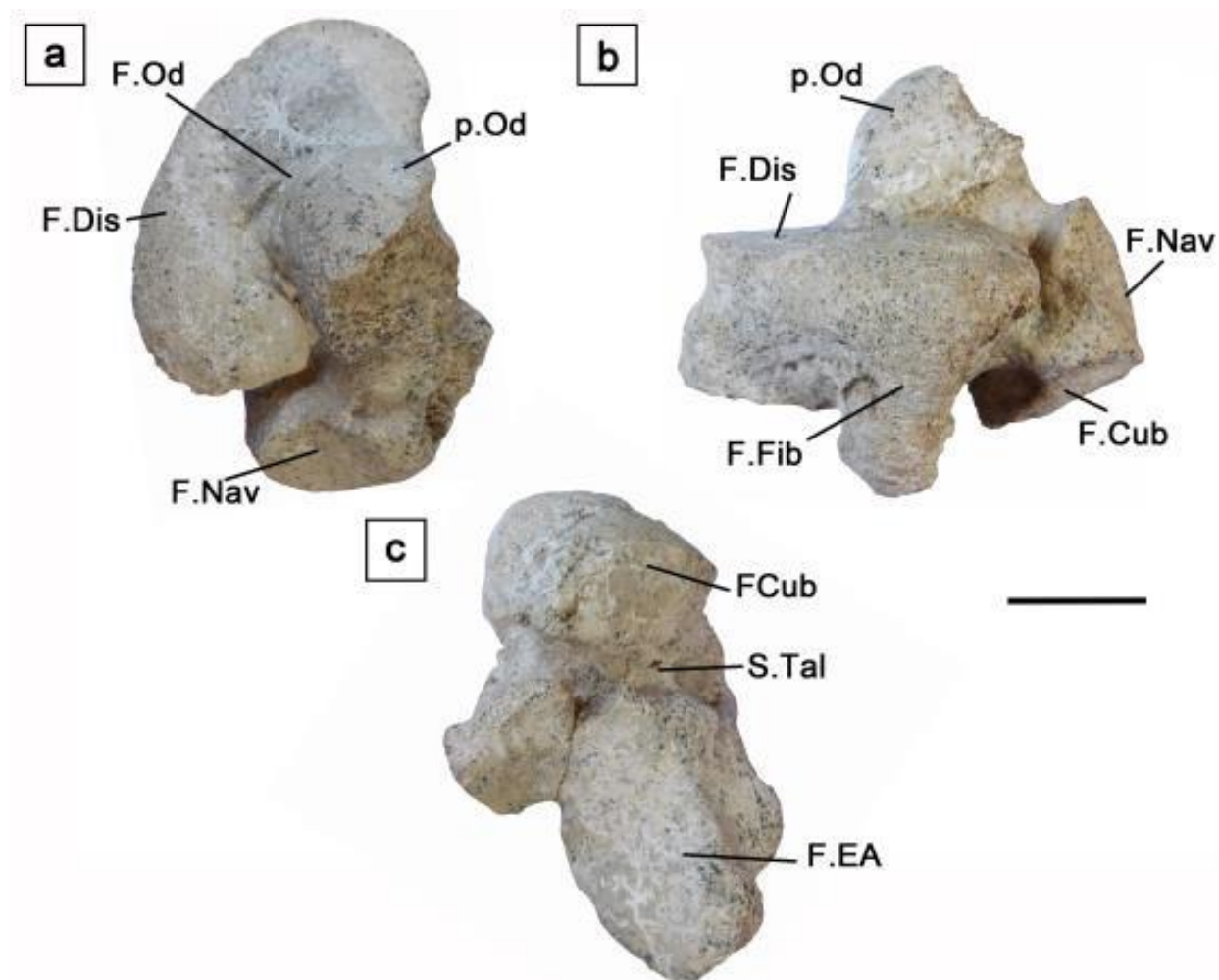


Figura 5.29. Astrágalo derecho de *S. uccasamamensis* (JUY-P-0085). En vista: a) proximal, b) lateral, c) distal. **Abreviaturas:** **F.Cub**, faceta cuboidal; **F.EA**, faceta ectal del astrágalo; **F.Dis**, faceta discoide; **F.Fib**, faceta fibular; **F.Nav**, faceta navicular; **F.Od**, faceta odontoidea; **p.Od**, proceso odontoideo; **S.Tal**, surco tali. **Escala:** 20mm.

Calcáneo (JUY-P-0177). Solo se ha recuperado un fragmento del calcáneo derecho. En la vista anterior (Fig. 5.30 a) se encuentra la porción articular del calcáneo, que contacta antero-proximalmente con el astrágalo (mediante dos facetas) y antero-distalmente con el cuboides (mediante una faceta). El contacto

calcáneo-astragalar se encuentra dividida en dos carillas articulares: la faceta ectal y la faceta sustentacular, diferente a lo que ocurre en *G. robustum* (Puschel et al., 2017 Fig. 18, 19) y *Pa. harlani* (Stock, 1925 Fig. 97) en los que las facetas se unen para formar una superficie lisa y continua (McDonald, 1987). La faceta ectal, es de gran tamaño y se proyecta proximalmente. Posee una forma subrectangular, presentando su eje mayor convexa, orientada antero-lateralmente y su eje menor cóncavo, orientado próximo-medialmente. Esta faceta se encuentra separada de las otras dos por el *sulcus calcanei*, ubicado de forma oblicua hacia arriba y hacia lateral, ensanchándose hacia la porción más distal. La faceta sustentacular se ubica antero-medialmente, continuándose con la faceta cuboidal ubicado antero-lateralmente, ambas facetas presentan una forma subtriangular, ubicándose casi perpendicularmente una faceta de la otra.

En vista proximal (Fig. 5.30 b) y debido a la pobre conservación del material, solo se puede observar parte de la carilla articular correspondiente a la faceta ectal, en tanto que antero-medialmente se encuentra el inicio del *sulcus calcanei*.

En vista lateral (Fig. 5.30 c) en el extremo anterior se encuentran las facetas articulares, la faceta sustentacular y la porción inferior de la faceta ectal, como así también parte del *sulcus calcanei*. En vista medial (Fig. 5.30 d) presenta una zona cóncava casi llegando al su extremo anterior, el cual se encuentra delimitado por una saliente que corresponde al sustentacular. También se puede observar parte de la faceta ectal en el borde superior. En ambas vistas (Fig. 5.30 c, d) se ha conservado un fragmento de la región del cuello que une la tuberosidad del

calcáneo con la porción articular anterior, la que esta reducida dorso-ventralmente y medio-lateralmente, como en *G. robustum* (Puschel et al., 2017 Fig. 18-19) y *Pa. harlani* (Stock, 1925 Fig. 97).

En vista distal (Fig. 5.30 e), en dirección hacia el margen anterior, el borde medial es cóncavo y el borde lateral es convexo. En este último se exhibe un proceso dirigido hacia atrás, formando el canal tendinoso. Este surco probablemente albergaba el tendón del *m. fibularis brevis* (McDonald, 1987), una característica común de la subfamilia Mylodontinae (ver Webb, 1989). En esta cara no se observa ninguna carilla articular, aunque su borde antero-lateral coincide con el borde distal de la faceta que articula con el cuboides.

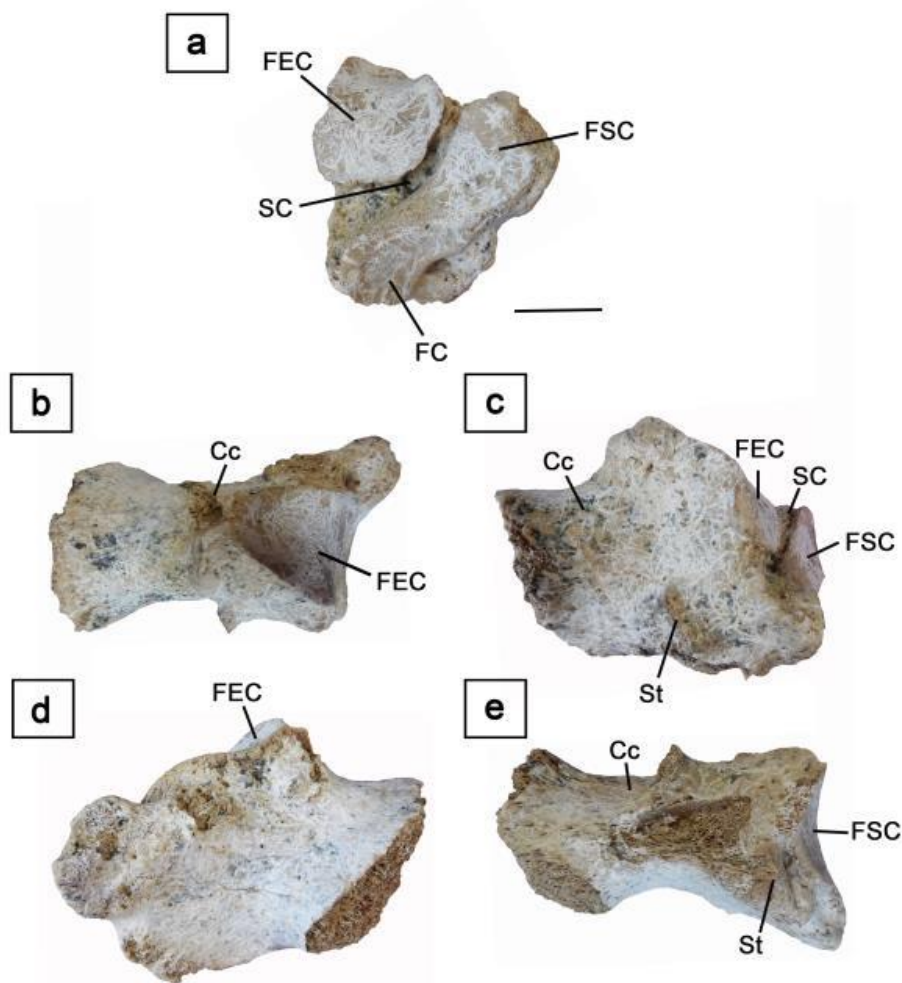


Figura 5.30. Porción de calcáneo de *S. uccasamamensis* (JUY-P-0177). En vista: a) anterior, b) proximal, c) lateral, d) medial y e) distal. **Abreviaturas:** Cc, cuello del calcáneo; FC, faceta cuboidal; FEC, faceta ectal del calcáneo; FSC, faceta sustentacular del calcáneo; SC, *sulcus calcanei*; St, surco tendinoso. **Escala:** 20mm.

Osículos dérmicos (JUY-P-0089): Se preserva un osículo, de pequeño tamaño, subtriangular y con sus ángulos redondeados. Presenta 17 mm de longitud máxima y 14 mm de ancho. Como se ha descripto para la especie del Plioceno tardío, *G. chapadmalensis* (ver Hill, 2006), la superficie externa es rugosa

y con perforaciones dispuestas irregularmente (Fig. 5.31), mientras que la superficie interna es lisa (Fig. 5.31). En términos generales, estas estructuras son muy similares a las descritas para los otros miembros de la familia Mylodontidae (e.g. *G. chapadmalensis* (ver Hill, 2006), *My. darwini* (ver Haro, 2016) y *Pa. harlani* (ver Sinclair, 1910).

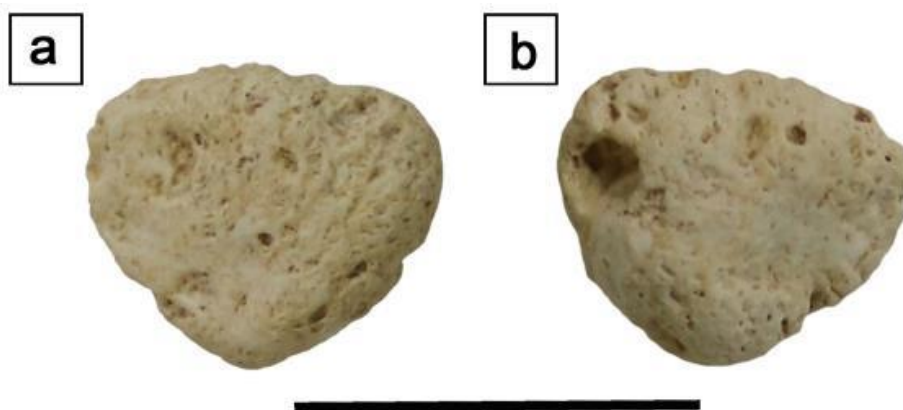


Figura 5.31. Osículos dérmicos de *S. uccasamamensis* (JUY-P-0089). En vista: a) interna y b) externa, respectivamente. **Escala:** 20mm.

Superfamilia **Megatherioidea** Gray, 1821

Familia **Megatheriidae** Gray, 1821

Subfamilia **Megatheriinae** Gray, 1821

Género ***Pyramiodontherium*** Rovereto, 1914

Sinonimia

Megatherium Moreno y Mercerat, 1891 (nec Cuvier, 1796)

Plesiomegatherium Roth, 1911

Especie tipo: *Pyramiodontotherium dubium* = *Pyramiodontotherium bergi* (Moreno y Mercerat, 1891) Cabrera, 1928.

Especies incluidas: *Pyramiodontotherium bergi* (Moreno y Mercerat, 1891); *P. brevirostrum* Carlini et al., 2002 y *P. scillatoyanei* De Iuliis et al., 2004.

Distribución geográfica y cronológica

Bajo de Andalhuala en el Valle de Santa Maria, “Araucanense” (Mioceno superior) Provincia de Catamarca (Carlini et al., 2002); Región de Tiopunco, “Araucanense” (Mioceno superior), provincia de Tucumán, (C. Ameghino, 1919, Kraglievich, 1931 b); Formación Toro Negro (Plioceno superior), provincia de La Rioja (De Iullis et al., 2004); Formación Ituzaingó “Conglomerado osífero” (Mioceno superior), provincia de Entre Ríos (Cione et al., 2000; Brandoni y Carlini, 2009).

Pyramiodontotherium bergi (Moreno y Mercerat, 1891) Cabrera, 1928

(Figura 5.32; Apéndice 2.F)

Sinonimia

Megatherium burmeisteri Moreno y Mercerat, 1891

Megatherium bergi Moreno y Mercerat, 1891

Plesiomegatherium burmeisteri Roth, 1911

Pyramidotherium dubium Rovereto, 1914

Holotipo: MLP 2-66, cráneo sin arcos cigomáticos, mandíbula, fragmento de vertebras, parte proximal de ulna, fémur izquierdo, ambas tibias, fíbula izquierda, ambos astrágalos, calcáneo izquierdo, navicular, cuboides, metatarsales de los dedos III, IV y V; falanges de dedos III, IV y V.

Materiales referidos: JUY-P 31, fragmento de cráneo, preservando los Mf1 y Mf5 del lado derecho.

Procedencia estratigráfica y geográfica: Sección inferior de la Formación Tafna (*sensu* Zurita et al., 2017). localidad fosilífera de Calahoyo, provincia de Jujuy, noroeste de Argentina.

Descripción y comparación

Cráneo. El fragmento de cráneo conservado (JUY-P-31) tiene aproximadamente 320 mm de largo, sin evidencias de suturas lo que sugiere que pertenece a un individuo adulto, el tercio anterior bajo, rostro recto, largo y de sección cuadrangular como en *Pyramidotherium*.

En vista dorsal (Fig. 5.32 a) es relativamente alargado y estrecho, con su rostro más largo que ancho. El nasal diverge hacia la mitad anterior; sin embargo, hacia posterior no es posible la distinción de la sutura naso-frontal. Por detrás de

los nasales presenta un ligero estrechamiento postorbital, como en *Py. bergi* (MLP 2-66).

En vista frontal (Fig. 5.32 b), se aprecia que el techo del cráneo es de contorno convexo en sentido dorso-ventral, con los nasales y maxilares de sección subtrapezoidal, adquiriendo su mayor ancho en el margen ventral como en *Py. bergi* (MLP 2-66), a diferencia de *Py. brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25) y *Megathericulus patagonicus* (Pujos et al., 2013 Fig. 4 d) en los que el rostro es de contorno oval.

En vista lateral (Fig. 5.32 c), se observa en su margen anterior un perfil dorsal plano con una muy ligera depresión pre-frontal a nivel del borde anterior de la órbita, adquiriendo un perfil posterior convexo, como en *Py. bergi* (MLP 2-66) y a diferencia de *Me. patagonicus* (Pujos et al., 2013 Fig. 4 c; Brandoni et al., 2018 Fig. 3 b) en el que el margen dorsal es prácticamente recto. En esta vista el rostro está menos desarrollado en sentido dorso-ventral con respecto a la caja craneana como en *Py. bergi* (MLP 2-66). También se distingue que la apófisis maxilar del proceso cigomático se encuentra elevado ubicándose a nivel del límite entre el Mf1-Mf2 como en *Py. bergi* (MLP 2-66).

En vista ventral (Fig. 5.32 d), el cráneo es subrectangular con una marcada constricción por delante del Mf1, como en las especies de *Pyramiodontherium*. La parte anterior del cráneo presenta un rostro largo y angosto, cuyos márgenes al proyectarse hacia posterior no llegan a intersectar con el margen externo de la serie dentaria, como en *Py. bergi* (MLP 2-66), a diferencia de *Py. brevirostrum*

(MLP 31-XI-12-25) en donde el rostro y el margen externo de la serie dentaria poseen el mismo ancho.

En JUY-P-31 el paladar se encuentra pobremente desarrollado, adquiriendo una forma subtriangular debido a la ligera divergencia que presenta la serie dentaria en dirección al último molariforme como en *Pyramiodontherium*. La superficie palatina es cóncava, dejando expuesto en vista palatal las paredes mediales de los alveolos, como en *Py. bergi* (MLP 2-66) y *Py. brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25) y a diferencia de otros Megatheriidae [e.g. *Anisodontherium halmyronomum* (Brandoni y De Iuliis, 2007 Fig. 1), *Megathericulus patagonicus* (Pujos et al., 2013 Fig. 4 a; Brandoni et al., 2018 Fig. 3 c)].

Serie dentaria superior. La serie dentaria (Fig. 5.32 d) posee una longitud de 150 mm y se encuentra conformada por 5 molariformes, de los que solo se conserva el Mf1 y Mf5 del lado derecho, presentando una ligera convergencia hacia adelante. Tanto los molariformes como los alveolos presentan sus márgenes lingualmente rectos y labialmente convexos. En JUY-P-31, tanto el Mf1 del lado derecho como el alveolo izquierdo presentan una sección trapezoidal; mientras que los alvéolos de Mf2, Mf3 y Mf4 son subtrapezoidales, con el margen anterior apenas convexo y la posterior plana a levemente cóncavo como en *Py. bergi* (MLP 2-66). El Mf5 conservado es el más chico, de sección subrectangular, con el margen anterior levemente cóncavo y el posterior plano como en *Pyramiodontherium bergi* (MLP 2-66), a diferencia de *Py. brevirostrum* (MLP 31-XI-12-25) en el que el Mf5 es de contorno suboval con el margen posterior convexo.

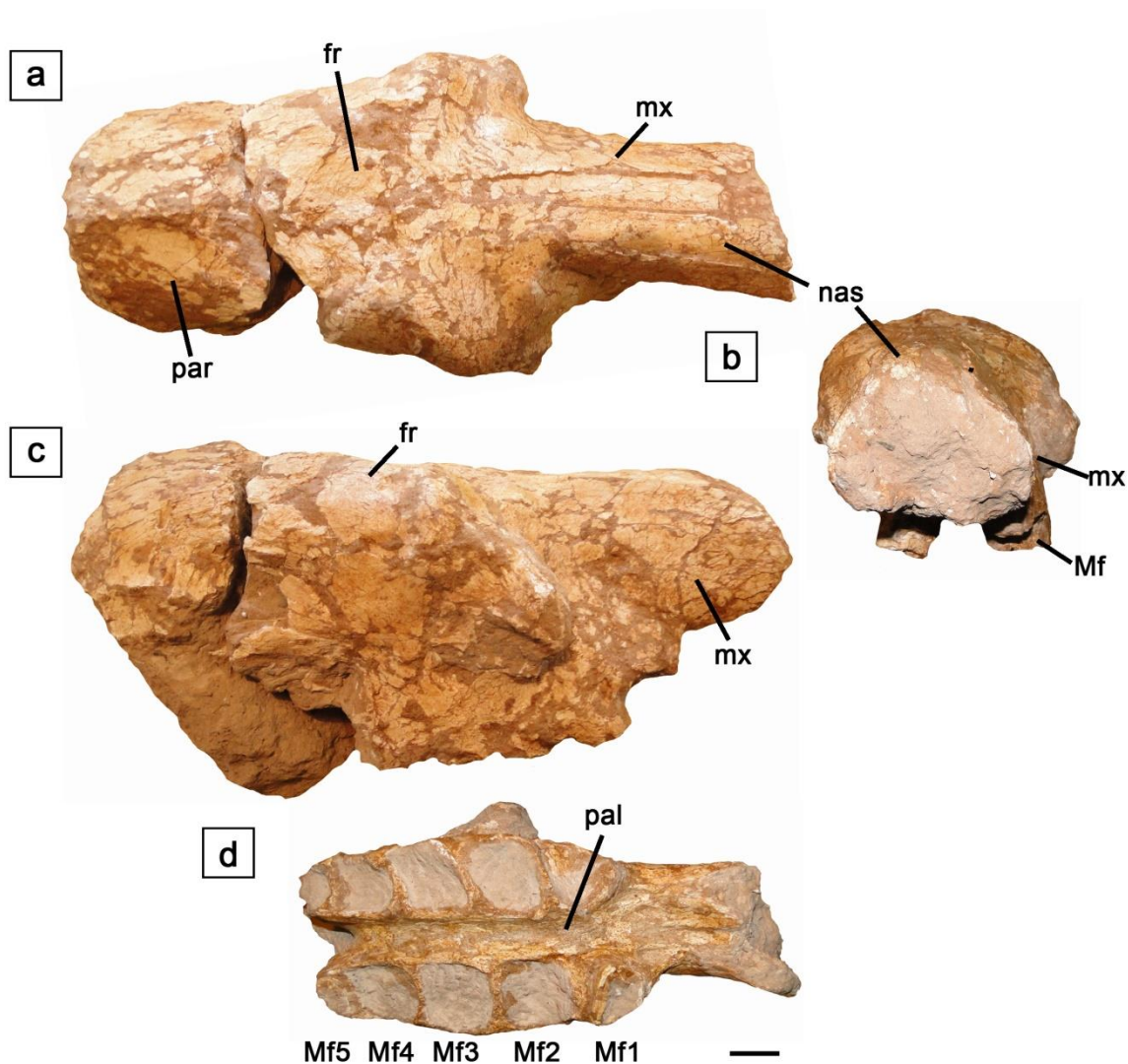


Figura 5.32. Cráneo de *Pyramiodontherium bergi* (JUY-P 31). En vista: a) dorsal, b) frontal, c) lateral y d) ventral. **Abreviaturas:** fr, frontal; Mf, molariforme; mx, maxilar; nas, nasal; pal, palatino; par, parietal. **Escala:** 20 mm.

Subfamilia **Thalassocninae** Muizon et al., 2004 a

Género **Thalassocnus** Muizon y McDonald, 1995

Especie tipo: *Thalassocnus natans* Muizon y McDonald, 1995.

Especies incluidas: *Thalassocnus natans* Muizon y McDonald, 1995; *Thalassocnus littoralis* McDonald y Muizon, 2002; *Thalassocnus carolomartini* McDonald y Muizon, 2002; *Thalassocnus antiquus*, Muizon et al., 2003; *Thalassocnus yaucensis* Muizon et al., 2004 a.

Distribución geográfica y cronológica

Formación Pisco (Mioceno superior–Plioceno) en el área de Sacaco, Perú (Muizon y McDonald, 1995; McDonald y Muizon, 2002; Muizon et al., 2003, 2004 a). Formación Bahía Inglesa (Mioceno superior), centro-norte de Chile (Canto et al., 2008; Peralta-Prato y Solórzano, 2019). Quiñones et al. (2019) dieron a conocer el primer registro para Argentina, exhumado de la Formación Tafna (Mioceno superior–Plioceno), provincia de Jujuy.

Thalassocnus cf. T. natans

(Figuras 5.33-5.55; Apéndice 2.G-H)

Material referido: JUY-P-0180, radio, ulna y parte del autopodio izquierdo articulado.

Procedencia estratigráfica y geográfica: Sección superior de la Formación Tafna (*sensu* Zurita et al., 2017), localidad fosilífera de Casira, provincia de Jujuy, Argentina.

Descripción y comparación

Ulna (JUY-P-0180). La ulna izquierda presenta un aspecto general grácil, similar a Megatheriidae y diferente de Nothrotheriidae, con una pequeña disminución progresiva del diámetro de la diáfisis hacia la porción distal, como ocurre en los Thalassocninae (ver Amson et al., 2015 a Fig. 9-12).

En vista anterior (Fig. 5.33 a), se observa que la muesca troclear está limitada proximalmente por el proceso anconeal y distalmente por el proceso coronoideo. Esta muesca se expande lateralmente mediante una superficie articular suplementaria, ubicada en el borde postero-lateral del proceso coronoideo, para contactar con la articulación de la cabeza del radio. A su vez, por debajo del proceso coronoideo, es posible distinguir en la parte media una pequeña tuberosidad para la inserción del músculo braquial, como se observa en *Thalassocnus* spp. (ver Amson et al., 2015 a). En la epífisis distal, se encuentra la articulación para el carpo, desplazada hacia el lado medial de la diáfisis; esta superficie articular es ovalada y pequeña, como en *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 9) y diferente de *Nothrotheriops shastensis* (Stock, 1925 pl. 9, Fig. 3), taxon en el que esta superficie presenta dos caras.

En vista medial (Fig. 5.33 b) se puede observar, por detrás de la muesca troclear, la extensión desde el olecranon hasta la mitad de la diáfisis, de una fosa

bien desarrollada para el músculo flexor profundo de los dedos, similar a la de *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 11), a diferencia de los Nothrotheriinae (e.g. *Mionothropus cartellei* De Iuliis et al., 2011 Fig 10 e; *Nothrotheriops shastensis*) en los que esta fosa está menos desarrollada.

En vista lateral (Fig. 5.33 c), y a nivel del extremo proximal, se encuentra una pequeña fosa para la inserción del músculo *ancóneo* y *tríceps braquial*, la cual distalmente se aplan y amplía, como en *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 12) y *Mi. cartellei* (De Iuliis et al., 2011 Fig. 10 c), y a diferencia de lo que ocurre en *Nothrotheriops shastensis* (Stock, 1925 pl. 9, Fig. 2) en el que esta fosa es una superficie cóncava. En el margen anterior de la ulna se observa que la muesca troclear es estrecha, y tanto los procesos coronoides como anconeal son notablemente prominentes. En relación con la profundidad anteroposterior del eje medio, el proceso anconeal presenta un gran desarrollo como en *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 12), a diferencia de *Hapalops* (Scott, 1903-1904 pl. XXXII, Fig. 4; VPPU-0155623) y Megatheriinae en los que su desarrollo es menor; y de *Nothrotherium* (ver Cartelle y Fonseca, 1983) y *Nothrotheriops shastensis* (Stock, 1925 pl.9, Fig. 2) en los que solo se representa como un pequeño sobresaliente.

Por otra parte, lateral al proceso coronoideo se encuentra la superficie articular para el radio, la que presenta un gran desarrollo como en los Megatheriidae, *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 12) y *Mi. cartellei* (De Iuliis et al., 2011 Fig. 10 c), pero diferente de *Megatherium americanum* (Owen, 1860 pl. XX, Fig. 1) en el que su desarrollo es mucho menor, y de *Nothrotherium* (ver

Cartelle y Fonseca, 1983), en el que se encuentra reducido o ausente. En el margen lateral del proceso coronoideo se sitúa una cresta alta pero estrecha, probablemente para la inserción del ligamento interóseo, extendiéndose desde el borde lateral de la superficie articular radial y continuándose a lo largo del borde antero-lateral de la diáfisis hasta los dos tercios distales de la misma. Esto lo diferencia de *Nothrotheriops shastensis* (Stock, 1925 pl. 9, Fig. 2), taxón en el que la cresta continúa distalmente hasta la circunferencia articular.

En vista posterior (Fig. 5.33 d) se aprecia que el proceso del olecranon es próximo-distalmente largo, como en *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 10), *Hapalops* (Scott, 1903-1904 pl. XXXII, Fig. 4; VPPU-015523) y *Mionothropus cartellei* (De Iuliis et al., 2011 Fig. 10 d), pero diferente de *Nothrotheriops shastensis* (Stock, 1925 pl.9, Fig. 2). Este es un proceso transversalmente ancho y levemente curvado hacia el margen medial, como se observa en Megatheriinae y Thalassocninae. En el margen posterior de la ulna, la diáfisis mantiene su eje recto como en *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 10), a diferencia de *Nothrotheriops shastensis* (Stock, 1925 pl. 9, Fig. 2) y *Mi. cartellei* (De Iuliis et al., 2011 Fig. 10 d) en los que se observa que su eje está medialmente curvado.

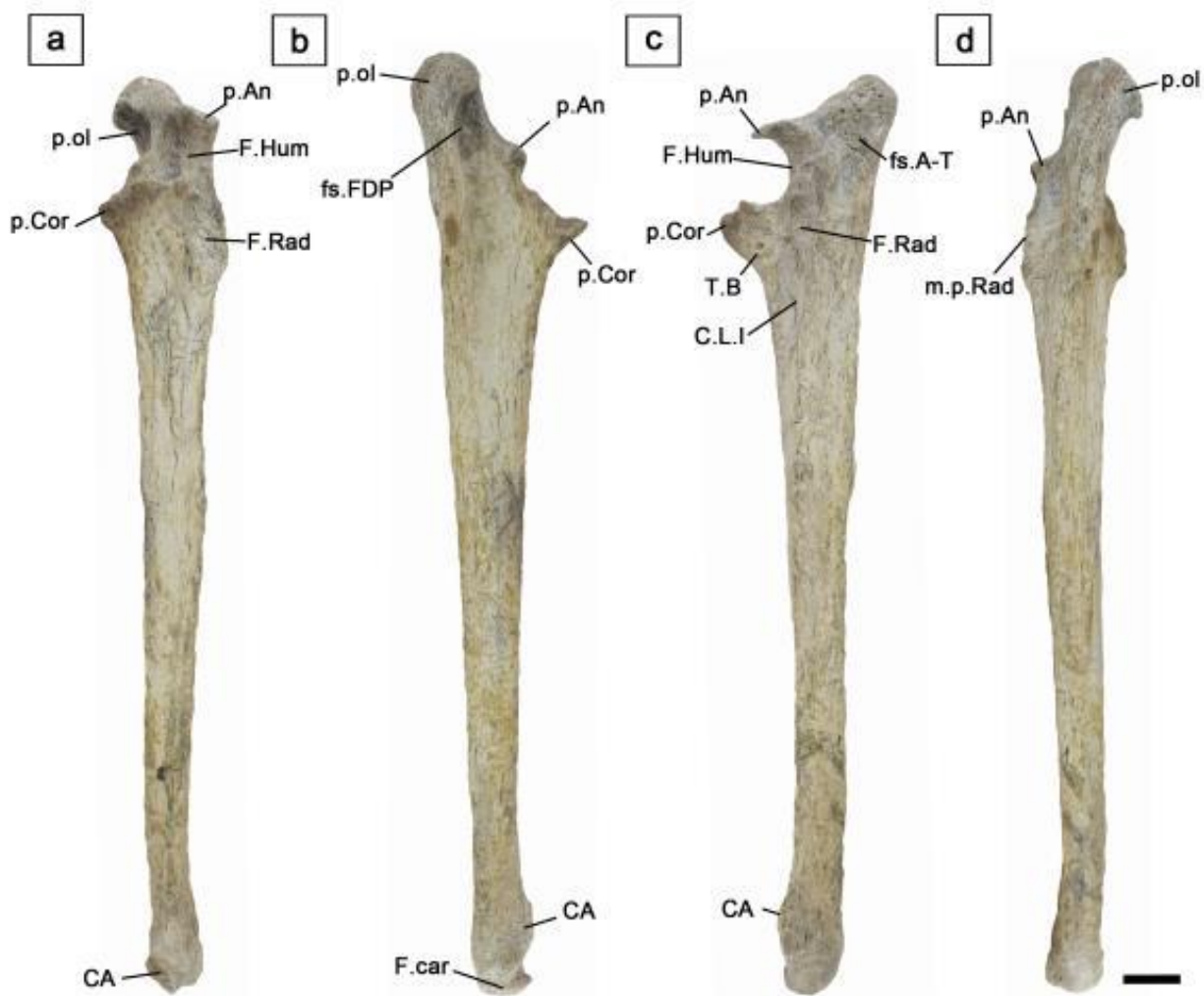


Fig. 5.33. Ulna izquierda de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-0180). En vista: a) anterior, b) medial, c) lateral y d) posterior. **Abreviaturas:** CA, circunferencia articular; C.L.I, cresta para ligamento interóseo; F.car, fasetta carpal; F.Hum, faceta humeral; F.Rad, faceta radial; fs.A-T, fosa para los musculos *ancóneo* y *tríceps braquial*; fs.FDP, fosa para el flexor digito profundo; m.p.Rad, muesca para el proceso radial; p.An, proceso anconeal; p.Cor, proceso coronoides; p.ol, proceso olecranon; T.B, tuberosidad braquial. **Escala:** 20mm.

Radio. El cuerpo del radio, al igual que la ulna, tiene un aspecto grácil. La epífisis proximal tiene una superficie subcircular y cóncava. Presenta en su margen latero-posterior una superficie articular rugosa de contorno semilunar, destinada a articular con la incisión radial de la ulna.

En vista anterior (Fig. 5.34 a) el radio es comprimido en sentido antero-posterior. Como en la mayoría de los perezosos lo más relevante en esta cara es la cresta pronadora, la cual se extiende de forma continua hasta la epífisis distal donde se desarrolla el proceso estiloides. Esta cresta pronadora es aguda y elevada, diferente de las presentes en *Hapalops* (Scott, 1903-1904 pl. XXXII, Fig. 3) y *Megatherium americanum* (Owen, 1860 pl. XX, Fig. 4), en los que está más reducida.

En vista lateral (Fig. 5.34 b) el radio presenta la diáfisis curvada. Esta curvatura ocurre en el primer 25% de la longitud del hueso, desde la epífisis proximal, similar a *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 13) y diferente de los Nothrotheriinae (e.g. *Nothrotheriops shastensis*, *Mionothropus cartellei*), *Hapalops* (Scott, 1903-1904 pl. XXXII, Fig. 3), *Megatherium americanum* (Owen, 1860 pl. XX, Fig. 4) y *Megatherium urbinai* (Pujos y Salas, 2004 Fig. 2), en los que dicha curvatura es menos pronunciada y se ubica más distalmente. Por otra parte, en el extremo distal se pueden distinguir tres surcos tendinales. El primer surco se ubica en el borde anterior, a nivel de la apófisis estiloides, y extendiéndose oblicuamente en sentido antero-distal; es estrecho y profundo para alojar al tendón del músculo *adductor pollicis*. El segundo surco posee una posición media, más ancho y asimétrico que el primer surco, y aloja al musculo extensor radial del carpo, similar

al de *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 13) y diferente de *Mi. cartellei* (De Iuliis et al., 2011 Fig.10 a), el cual presenta el segundo surco más profundo que el primero. El tercer surco se ubica en el margen posterior, atravesando el proceso posterodistal, y portando a su vez el tendón del musculo *extensor digitorum comunis*. El proceso posterodistal está muy bien desarrollado como en *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig.13), y a diferencia de *Hapalops* (Scott, 1903-1904 pl. XXXII, Fig. 3, pl. XLII, Fig. 6), *Nothrotherium* (ver Cartelle y Fonseca, 1983), y *Mi. cartellei* (De Iuliis et al., 2011 Fig. 10 a) en los que se encuentra reducido; en *Nothrotheriops shastensis* (Stock, 1925 pl. 9, Fig. 4) prácticamente está ausente.

En vista medial (Fig. 5.34 c) y a una corta distancia del extremo proximal, se encuentra la tuberosidad bicipital, reducida en tamaño al igual que *Thalassocnus*.

En vista posterior (Fig. 5.34 d), distal a la tuberosidad bicipital, presenta una cicatriz engrosada y rugosa donde se aloja el ligamento interóseo. Esta cicatriz se extiende a lo largo de aproximadamente dos tercios de la diáfisis, encontrándose bien desarrollada como en *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 16).

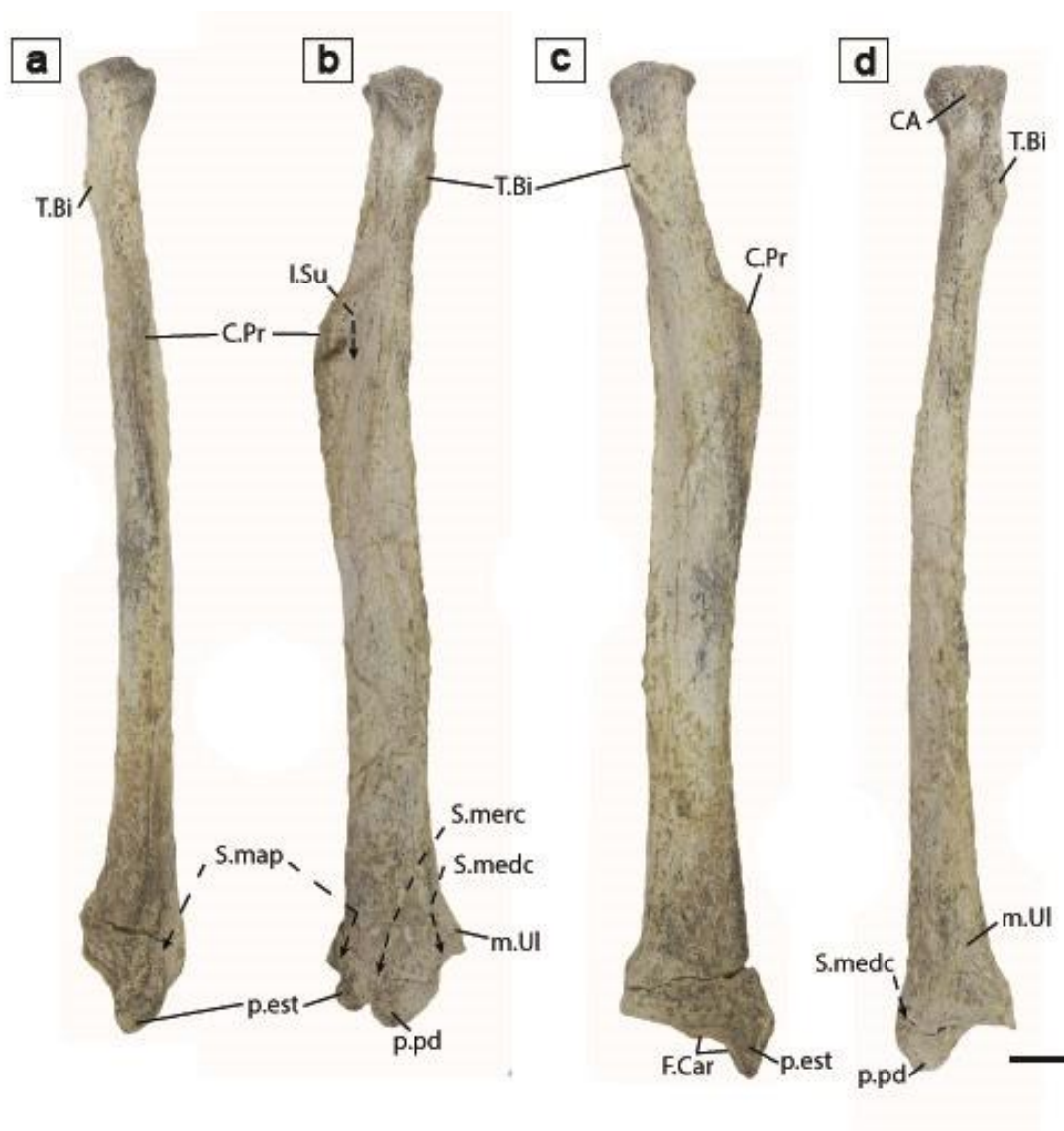
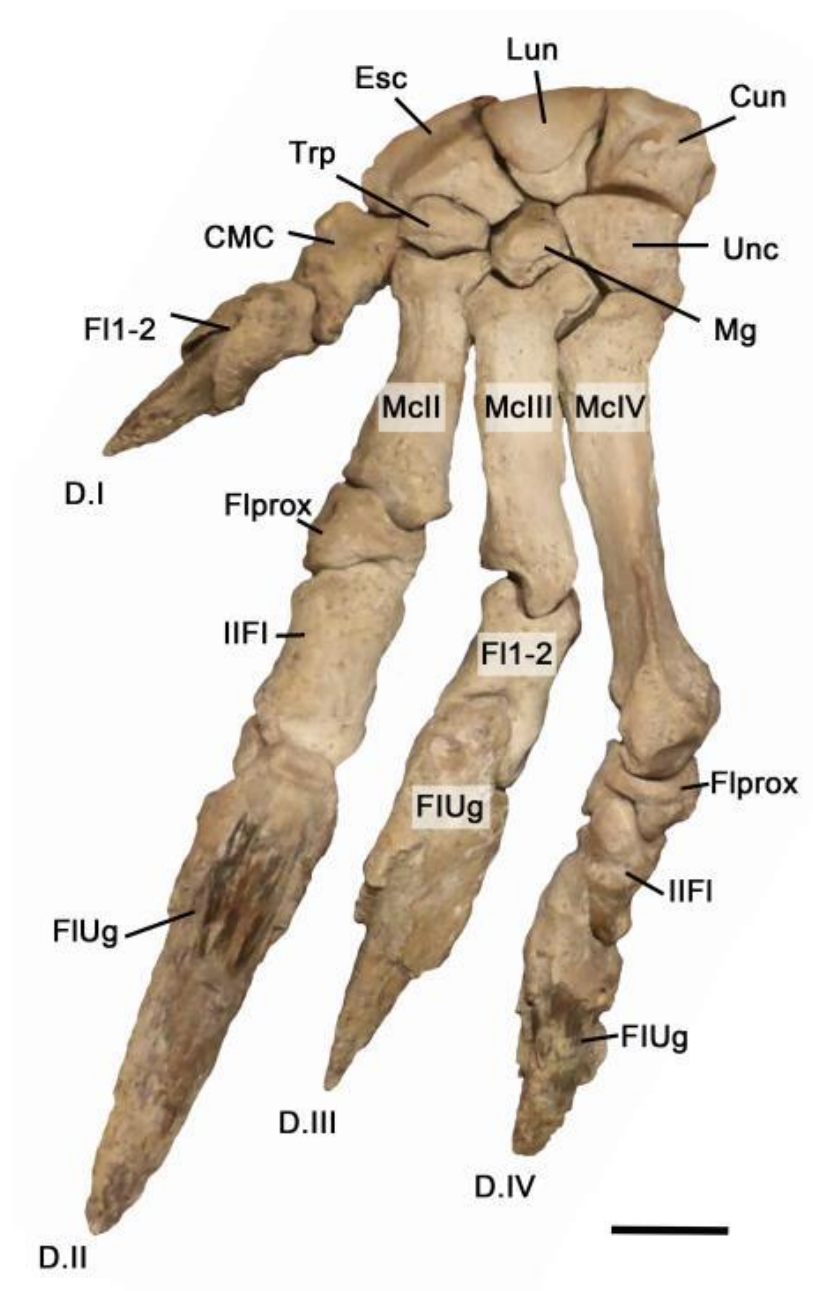


Figura 5.34. Radio izquierdo de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-0180). En vista: a) anterior, b) lateral, c) medial y d) posterior. **Abreviaturas:** CA, circunferencia articular; C.Pr, cresta pronadora F.car, faceta carpal; I.Su, inserción del supinador m.Ul, muesca ulnar; p.est, proceso estiloides; p.pd, proceso posterodistal; S.map, surco para el tendón del músculo *adductor pollicis*; S.medc, surco para el tendón del músculo *extensor digitorum communis*; S.merc, surco para el músculo extensor radial del carpo; T.Bi, tuberosidad bicipital. **Escala:** 20mm.

Autopodio

A nivel del autopodio, se puede observar que los metacarpianos tienden a aumentar su longitud de medial a lateral, siendo el cuarto el más largo. Cuando se articulan, los tres metacarpianos centrales tienden a ser ligeramente divergentes distalmente, con un espacio interdigital estrecho como ocurre en los Megatheriidae, lo cual no es observable en los Nothrotheriidae. Los metacarpianos presentan facetas de contacto entre ellos (excepto para el complejo trapecio-Mcl, que sólo muestra una fosa para un ligamento metacarpiano interóseo), como en los megaterinos (Tito y De Iuliis, 2003) y en notroterinos.

A su vez, es posible distinguir que el complejo trapecio-Mcl se encuentra reducido y los procesos subungueales no están bien desarrollados, al igual que en *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 17; Amson et al., 2016 a Fig. 3 a), difiriendo de *Nothrotherium maquinense* (Cartelle y Fonseca, 1983 Fig. 10) y de *Nothrotheriops shastensis* (Morgan y Harris, 2015 Fig. 9 f), que sí presentan procesos subungueales bien desarrollados.



5.35. Autopodio izquierdo de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-0180). En vista dorsal. **Abreviaturas:** **Cun**, cuneiforme; **D.I-IV**, dígitos del dos al cuatro; **Esc**, escafoide; **FI1-2**, falange uno y dos; **Flprox**, falange proximal; **FIUg**, falange ungueal; **Lun**, lunar; **Mg**, magnum; **MclII-IV** metacarpos del dos al cuatro; **Trp**, trapezoide; **Unc**, unciforme; **IIFI**, segunda falange. **Escala:** 20mm.

Huesos Carpales:

Escafoides. En vista proximal (Fig. 5.36 a), existe una superficie articular convexa que se continua lateralmente con el lunar. Ambos huesos (lunar y escafoides) forman la superficie articular para el radio, presentando una forma convexa tanto medio-lateral como dorso-palmar.

En vista dorsal (Fig. 5.36 b), el escafoides es más ancho en sentido medio-lateral en comparación con su longitud próximo-distal. En rasgos generales, es similar al de otros *Nothrotheriidae* y *Megatheriidae*.

En vista medial (Fig. 5.36 c) se pueden observar dos facetas articulares para el complejo trapecio-Mcl. La primera se dispone en el margen medial del escafoides, es una faceta plana a ligeramente convexa para la articulación medio-proximal del complejo. La segunda está ubicada sobre el *proceso distodorsal* del escafoides, en donde la articulación es pequeña y ligeramente cóncava con dirección latero-distal, articulando con la apófisis latero-proximal del complejo trapecio-Mcl, como en *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 19) y diferente de *Mi. cartellei* (De Iuliis et al., 2011 Fig. 13 g-i), taxones en los que ambas facetas articulan con el trapecio y el trapezoides.

En vista lateral (Fig. 5.36 d) el escafoides presenta una gran superficie para articular con el lunar, difiriendo de la pequeña faceta existente en *Nothrotheriops* (ver Stock, 1925) y *Mi. cartellei* (De Iuliis et al., 2011 Fig. 13 g-i). En el material aquí analizado, la superficie articular es dorsalmente convexa, como en *Thalassocnus antiquus* y *Thalassocnus natans* (Amson et al., 2015 a Fig. 20). Esta

superficie se extiende lateralmente sobre el proceso distodorsal, que a su vez contacta con el magnum e impidiendo el contacto del lunar con el trapezoide.

En vista distal (Fig. 5.36 e), sobre el margen dorsal del escafoides, se encuentra el proceso distodorsal sobre el cual se ubica la superficie articular, amplia y continua, para el trapezoide; diferente de *Nothrotheriops*, en el que la faceta es discontinua, formada por una parte dorsal y una palmar (Stock, 1925; Paula Couto, 1974) y de *Megatherium americanum* en el que solo se muestra una faceta restringida a la mitad dorsal (Pujos y Salas, 2004 Fig. 4). A su vez, su margen lateral muestra un pequeño contacto con el magnum, el cual se continúa en su superficie más distal. En el margen palmar del escafoides se dispone el proceso distopalmar de pequeño tamaño que también contacta con el trapezoide como en *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 19).

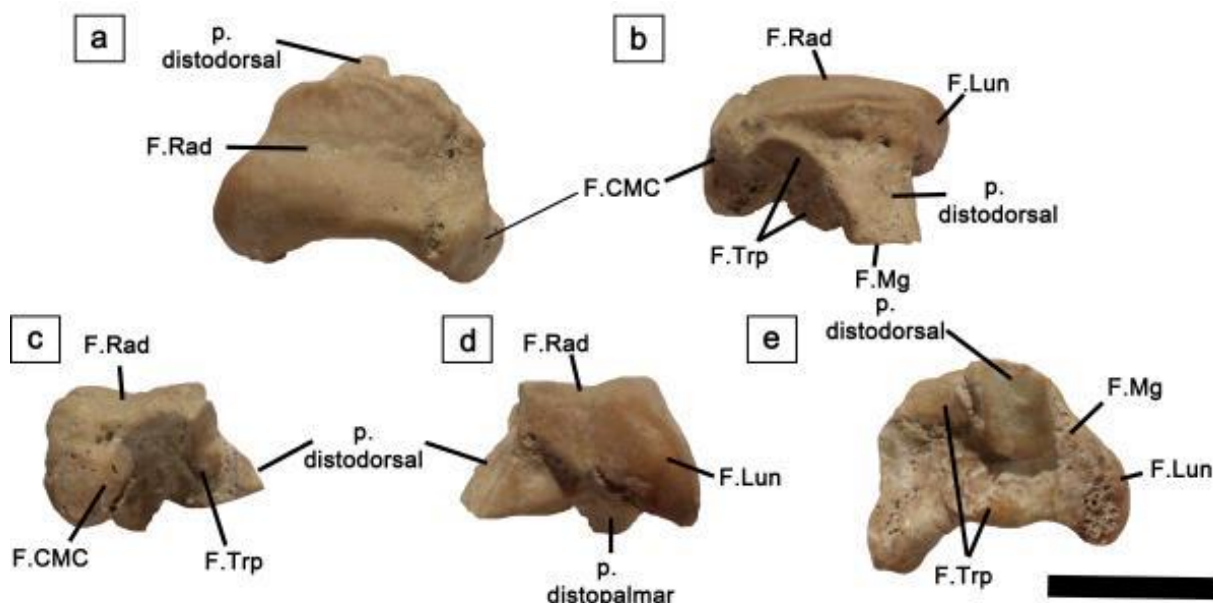


Figura 5.36. Escafoides izquierdo de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-0180). En vista: a) proximal, b) dorsal, c) medial, d) lateral, b) distal. **Abreviaturas:** F.Lun, faceta

para el lunar; **F.CMC**, faceta para el complejo metacarpo; **F.Mg**, faceta para el magnum; **F.Rad**, faceta para el radio, **F.Trp**, faceta para el trapecio; **p.**, proceso. **Escala:** 20mm.

Lunar. En vista proximal (Fig. 5.37 a) se observa que el lunar es convexo en dirección dorso-palmar y está completamente ocupado por una superficie articular para el radio.

En vista dorsal (Fig. 5.37 b), la superficie articular proximal se continúa en la cara dorsal, hasta casi alcanzar el borde distal, similar a lo que ocurre en *Megatherium* (Owen, 1858 pl. XXII; Pujos y Salas, 2004 Fig. 3). En esta vista, el lunar presenta un desarrollo mayor en sentido medio-lateral que en sentido próximo-distal, a diferencia de los Nothrotheriidae (e.g. *Mionothropus cartellei*, *Nothrotherium maquinense* y *Nothrotheriops shastensis*) en los que el lunar es más largo que ancho. A su vez, el margen proximal es, en dirección latero-medial, más amplio y se estrecha distalmente adquiriendo forma de cuña como en *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 21 a)

En vista medial (Fig. 5.37 c) este hueso presenta una superficie cóncava para la articulación del escafoides, en tanto que su margen más distal se encuentra formado por dos procesos, dorsal y palmar. La muesca entre estos dos procesos y parte de la cara medial articulan con el *magnum*; esta muesca es similar a la de *Mionothropus cartellei* (De Iuliis et al., 2011 Fig. 13 d-f) y *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 21 b-c), aunque diferente de *Nothrotheriops shastensis* (ver Paula Couto, 1974) en el que la profundidad de la muesca es mucho menor.

En vista lateral (Fig. 5.37 d) la superficie es plana proximalmente y cóncava en sentido distal, dando lugar a las facetas confluentes para el cuneiforme (proximalmente) y unciforme (distalmente). El contacto con el unciforme también se ha encontrado en *Megatherium americanum* (Pujos y Salas, 2004 Fig. 4), *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 21 c) y *Nothrotheriops shastensis* (ver Paula Couto, 1974), pero no en *Hapalops* (Scott, 1903-1904 pl. XXXIII, Fig. 2) ni *Mionothropus cartellei* (De Iuliis et al., 2011 Fig. 11).

En vista distal (Fig. 5.37 e), el lunar está completamente cubierto por una superficie articular continua para los huesos escafoides, magnum, cuneiforme y unciforme.

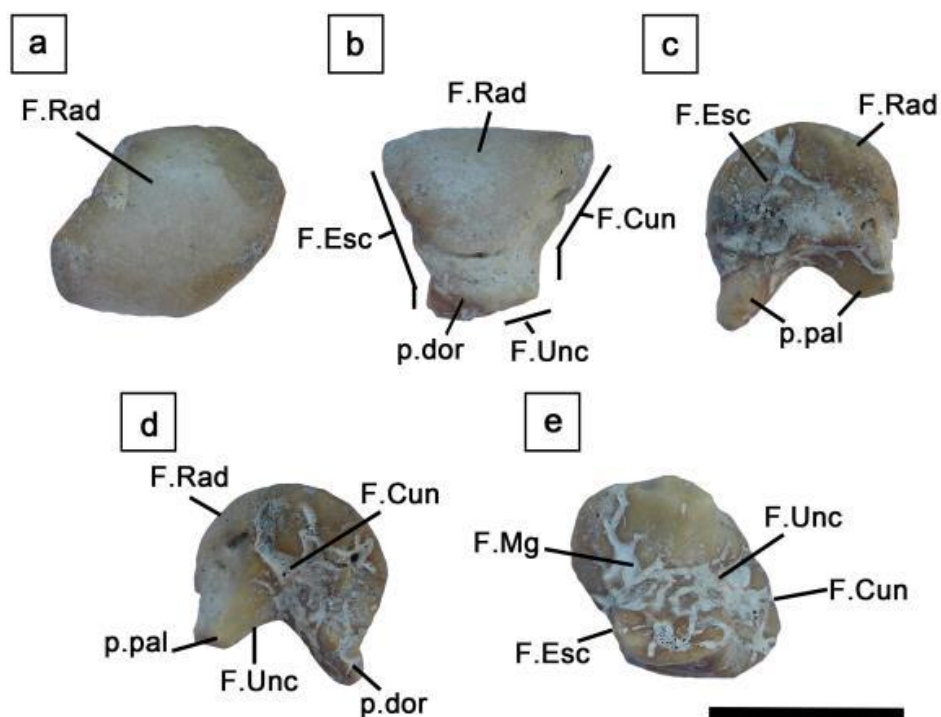


Figura 5.37. Lunar izquierdo de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-0180). En vista: a) proximal, b) dorsal, c) medial, d) lateral, e) distal. **Abreviaturas:** **F.Cun**, faceta para el cuneiforme; **F.Esc**, faceta para el escafoides; **F.Mg**, faceta para el magnum; **F.Rad**, faceta

para el radio, **F.Unc**, faceta para el unciforme; **p.dor**, proceso dorsal; **p.pal**, proceso palmar. **Escala:** 20mm.

Cuneiforme o ulnar. En vista proximal (Fig. 5.38 a) se observa la superficie articular para el radio. Esta superficie es plana y amplia como en *Hapalops* (Scott, 1903-1904 pl. XXXIII, Fig. 2), *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig Fig. 23), *Nothrotheriops shastensis* (ver Paula Couto, 1974), *Mionothropus cartellei* (De Iuliis et al., 2011 Fig. 13 a-c) y *Nothrotherium maquinense* (Cartelle y Fonseca, 1983 Fig. 10), morfología que contrasta con la de *Megatherium americanum* (Owen, 1858 pl. XXII; Pujos y Salas, 2004 Fig. 3) en el que esta superficie articular está extremadamente reducida o directamente ausente (Owen, 1858). Esta se continua en dirección palmar para dar origen a la faceta articular del pisiforme, difiriendo de los Nothrotheriidae en los que la faceta para el pisiforme se encuentra más hacia proximal.

En vista dorsal (Fig. 5.38 b) existe una superficie rugosa. Sobre su margen proximal se distingue parte de la superficie articular del radio y, en su margen medial, parte de la cuña que articula con el lunar como en *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 23).

En la vista palmar (Fig. 5.38 c) se observa la superficie articular en donde contacta el pisiforme. Esta articulación está dispuesta en dirección medio-proximal a latero-distal, adquiriendo una superficie medial cóncava y lateral convexa.

En la vista medial (Fig. 5.38 d) el cuneiforme se compone de dos caras continuas que se unen en una arista, adquiriendo forma de cuña, la que articula con el lunar como ocurre en *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 23).

En vista lateral (Fig. 5.38 e) el cuneiforme presenta un menor desarrollo en dirección dorso-palmar. En posición látero-dorsal presenta una pequeña depresión, donde se presume podría haberse localizado el extremo proximal del quinto metacarpiano, como en los *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 23), el cual no se encuentra en *Hapalops* (Scott, 1903-1904 pl. XXXIII Fig. 2) y *Megatherium* (Owen, 1858 pl. XXII; Pujos y Salas, 2004 Fig. 3).

La vista distal (Fig. 5.38 f) se encuentra completamente ocupada por la articulación para el unciforme, siendo medialmente cóncava y lateralmente convexa.

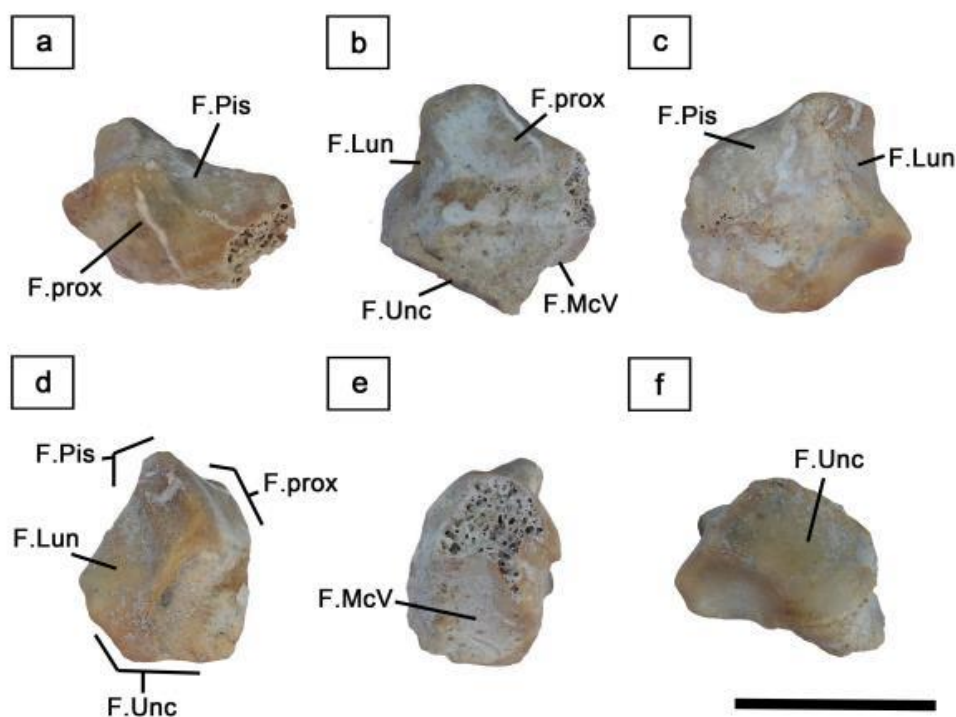


Figura 5.38. Cuneiforme izquierdo de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-0180). En

vista: a) proximal, b) dorsal, c) palmar, d) medial, b) lateral, e) distal. **Abreviaturas:** **F.Lun**, faceta para el lunar, **F.McV**, faceta para el metacarpal cinco, **F.Pis**, faceta para el pisiforme; **F.prox**, Faceta proximal; **F.Unc**, Faceta para el unciforme. **Escala:** 20mm.

Pisiforme. En vista dorsal (Fig. 5.39 a) se observa que este hueso se encuentra comprimido en dirección medio-lateral. El mismo presenta una faceta articular para el cuneiforme de forma subcircular y ligeramente cóncava, como en *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 25), y diferente de lo que ocurre en *Nothrotheriops shastensis*, que tiene dos facetas continuas formando un ángulo entre sí (ver Paula Couto, 1974), y de *Megatherium americanum* (Pujos y Salas, 2004 Fig. 4) en el que hay una faceta ovalada y fuertemente cóncava.

En su cara palmar existe una tuberosidad con una ligera curvatura hacia lateral, mientras que en vista medial y lateral (Fig. 5.39 b, c) presenta una forma semiovalada a subtriangular.

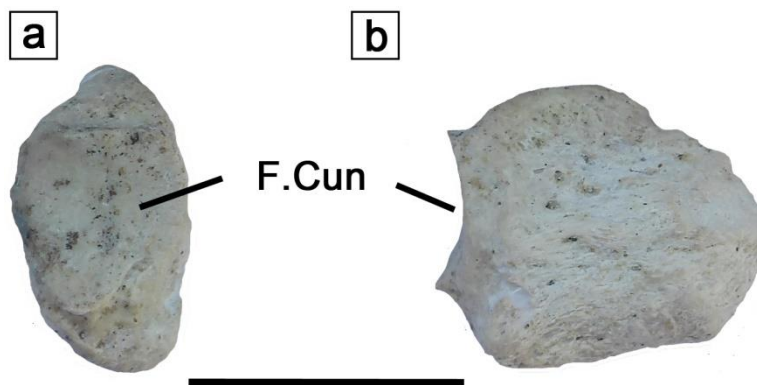


Figura 5.39. Pisiforme izquierdo de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-0180). En vista: a) dorsal, b) lateral. **Abreviaturas:** **F.Cun**, faceta para el cuneiforme. **Escala:** 20mm.

Trapezoide. Este hueso es relativamente pequeño. En vista proximal (Fig. 5.40 a) es triangular con su borde dorsal más desarrollado que el palmar. Toda la cara proximal se encuentra cubierta por la articulación para el escafoides como en *Thalassocnus* (ver Amson et al., 2015 a), y a diferencia de *Nothrotheriops* en el que se pueden encontrar dos o tres facetas discontinuas (Paula Couto, 1974). Además, se observa que el margen próximo-dorsal del trapezoide es, en dirección medio-lateral, de forma convexa, para articular con la superficie medial del proceso distodorsal del escafoides.

En vista medial (Fig. 5.40 b) este hueso presenta una superficie extendida en sentido dorso-palmar, que es cóncava y articula con el complejo metacarpo (CMC), mientras en su extremo palmar contacta con el escafoides.

En vista lateral (Fig. 5.40 c), se observa una superficie en dirección dorso-palmar de forma alargada y próximo-distal estrecha para la articulación con el magnum. En consecuencia, no existe contacto entre el McIII y el trapezoide, como en *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 17), *Megatherium americanum* (Owen, 1858 pl. XXII; Pujos y Salas, 2004 Fig. 3) y *Hapalops* (Scott, 1903-1904 pl. XXXIII Fig. 2), y a diferencia de *Nothrotheriops shastensis* (Paula Couto, 1974 Fig. 1), *Mionothropus cartellei* (De Iuliis et al., 2011 Fig. 11) y *Nothrotherium maquinense* (Cartelle y Fonseca, 1983 Fig. 10) en los que existe contacto entre McIII y el trapezoide (ver Paula Couto, 1974)

En vista distal (Fig. 5.40 d), y al igual que la vista proximal, el hueso presenta un mayor desarrollo del margen dorsal que palmar. La superficie articular distal se desarrolla sobre toda la longitud dorso-palmar y se compone de una

superficie articular triangular, marcada por una cresta elevada, que se alarga en dirección dorso-palmar y se sitúa en el margen medial. Toda esta superficie articula con el McII.

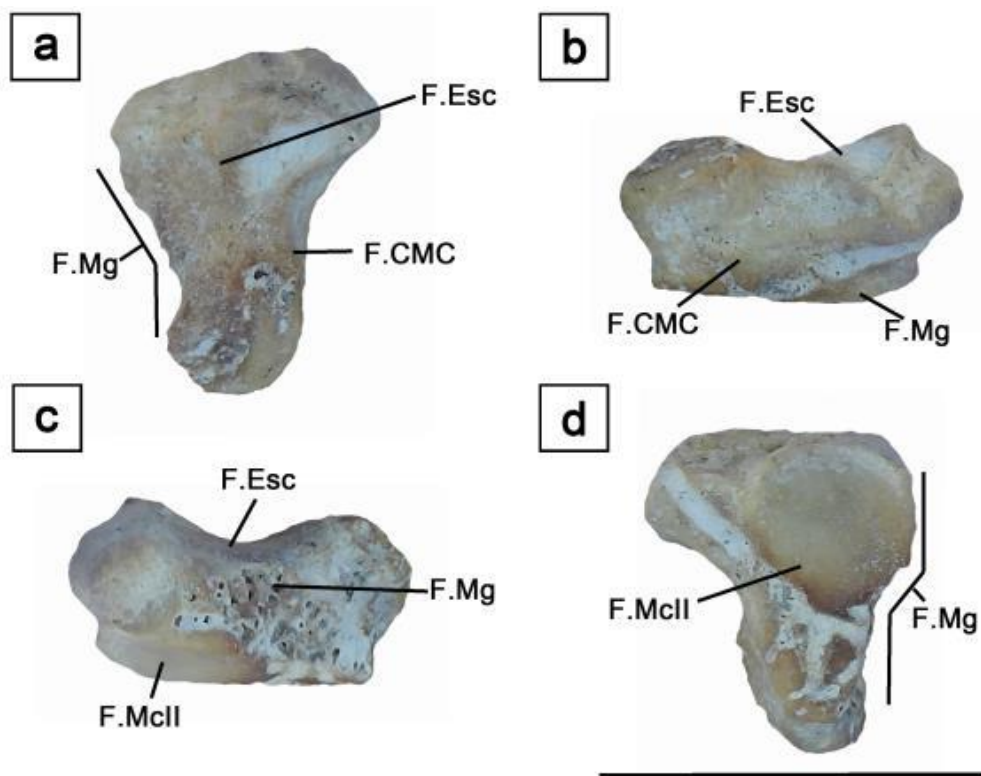


Figura 5.40. Trapezoide izquierdo de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-0180). En vista: a) proximal, b) medial, c) lateral, d) distal. **Abreviaturas:** **F.CMC**, faceta para el complejo metacarpo; **F.Esc**, faceta para el escafoides; **F.McII**, faceta para el metacarpal dos; **F.Mg**, faceta para el magnum. **Escala:** 20mm.

Magnum. En vista proximal (Fig. 5.41 a) se aprecia una superficie lisa que continúa con el proceso palmar (de superficie subcircular); éstas superficies articulan con la concavidad formada por la articulación de los huesos escafoides y

lunar, cuya unión está marcada por una cresta baja que se hace visible en la superficie dorsal del proceso.

En vista dorsal (Fig. 5.41 b) presenta forma de heptágono irregular, donde sus facetas articulan: proximalmente con el lunar; medio-proximalmente con el *proceso distodorsal* del escafoides; medialmente con el trapezoide, medio-distalmente con el McII; las facetas distal y latero-distal, ambos con el McIII y la faceta latero-proximal con el unciforme. Se observa asimismo que no existe contacto con el cuneiforme como en *Megatherium americanum* (Owen, 1858 pl. XXII; Pujos y Salas, 2004 Fig. 3), *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 17) y otros Nothrotheriidae, a excepción de *Mionothropus cartellei* (De Iuliis et al., 2011 Fig. 11).

En vista medial (Fig. 5.41 c) se encuentra una pequeña faceta, aislada y plana, ubicada en posición medio-palmar, que toma contacto con el trapezoide. El resto de la superficie restringida en posición medio-dorsal está ocupada por otra faceta articular, alargada en dirección dorso-palmar, que hace contacto con el escafoides, como en *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 28 a) y en *Nothrotheriops* (ver Paula Couto, 1974).

En vista lateral (Fig. 5.41 d) a la apófisis proximal, sobresale una pequeña cresta restringida en posición medio-dorsal, por debajo de la cual se ubica la faceta articular para el unciforme.

En vista distal (Fig. 5.41 e) se observa dos áreas articulares alargadas en sentido dorso-palmar. La primera de ellas se dispone en el margen latero-distal, es de gran tamaño, cóncavo y extendida en dirección dorso-palmar. Esta articulación

está completamente ocupada por el McIII. La segunda articulación se localiza en el margen medio-distal, es más pequeña y se encuentra subdividida en dos facetas separadas por una cresta baja y oblicua. La primera faceta es la más pequeña, formando un triángulo restringido al margen dorso-distal y articulando con la apófisis medio-proximal del McIII. La segunda se extiende en sentido medio-palmar formando la superficie articular para el proceso de latero-proximal del McII, como ocurre en los *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 29)

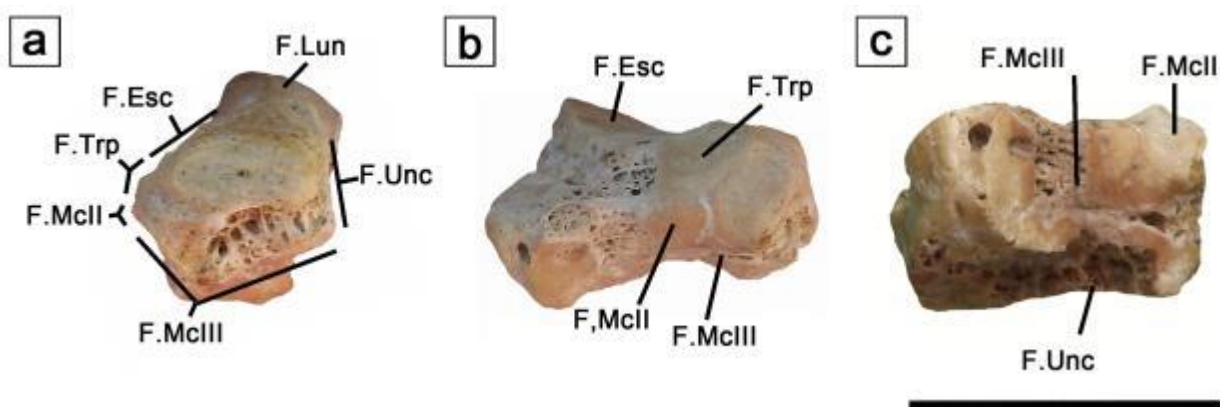


Figura 5.41. Magnum izquierdo de de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-0180). En vista: a) dorsal, b) medial, c) distal. **Abreviaturas:** **F.Esc**, faceta para el escafoides; **F.Lun**, faceta para el lunar, **F.McII**, faceta para el metacrpal dos; **F.McIII**, faceta para el metacrpal tres; **F.Trp**, faceta para el trapezoide; **F.Unc**, Faceta para el unciforme. **Escala:** 20mm.

Unciforme. En vista proximal se observa que la mayor parte de su superficie articula con el cuneiforme, a excepción del extremo medio-palmar,

donde se encuentra el proceso cuboide elevado que articula con la cuña del cuneiforme y el lunar.

En vista dorsal (Fig. 5.42 a) el unciforme tiene forma trapezoidal con la cara distal más corta. Es alargado en dirección próximo-distal y relativamente más estrecho en dirección medio-lateral. Esta forma es similar al unciforme de *Thalassocnus yausensis* (Amson et al., 2015 a Fig. 31 c).

El vista medial el proceso cuboide está orientado en sentido medio-proximal, mostrando una superficie articular para el magnum. Se encuentra separada de la superficie articular distal por un surco en dirección medio-palmar como en *Thalassocnus* (ver Amson et al., 2015 a).

En vista lateral (Fig. 5.42 b), se puede ver una pequeña articulación latero-distal, pudiéndose tratar de la articulación entre el unciforme y el McV, aunque la ausencia de este último impide la determinación de su existencia en este ejemplar.

En vista distal (Fig. 5.42 c), se observa la existencia de dos facetas articulares, separadas por una cresta extendida en sentido dorso-palmar. La faceta medial es ligeramente cóncava, articulando con la superficie lateral de la apófisis latero-proximal del McIII. A su vez, la faceta lateral se divide en dos facetas menores. La primera es levemente cóncava y está restringida en sentido medio-dorsal, para el proceso próximo-dorsal del McIV. La segunda faceta lateral es recta a levemente cóncava, participando también en la articulación con la faceta proximal del McIV.

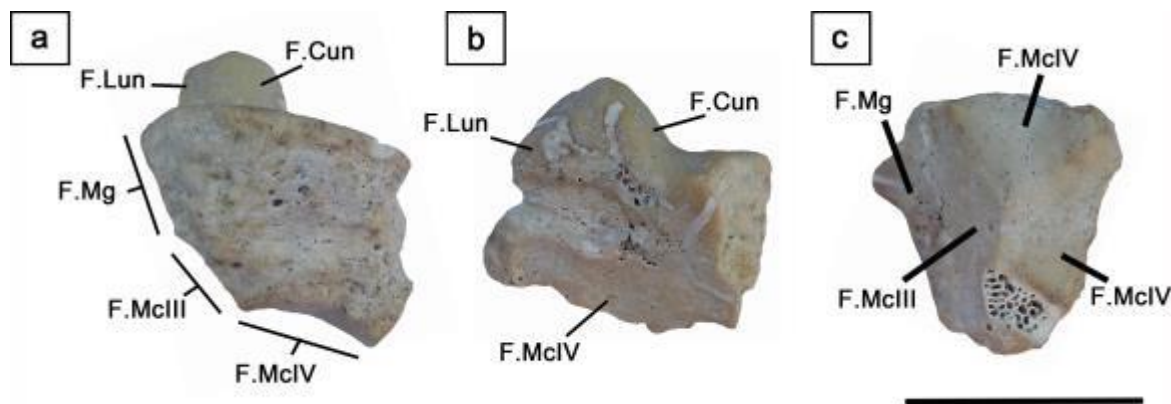


Figura 5.42. Unciforme izquierdo de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-0180). En vista: a) dorsal, b) lateral, c) distal. **Abreviaturas:** **F.Cun**, Faceta para el cuneiforme; **F.Lun**, faceta para el lunar, **F.McIII**, faceta para el metacarpal tres; **F.McIV**, faceta para el metacarpal cuatro; **F.Mg**, faceta para el magnum. **Escala:** 20mm.

Complejo Trapecio- Primer metacarpo (CMC).

El primer metacarpiano esta co-osificado con el trapecio, formando el complejo metacarpiano (CMC), *sensu* De Iuliis y Cartelle (1994), como ocurre en *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 32) y *Megatherium americanum* (Owen, 1858 pl. XXII; Pujos y Salas, 2004 Fig. 3), diferenciándose de *Nothrotherium maquinense* (Cartelle y Fonseca, 1983 Fig. 10), en el que ambos huesos se encuentran fusionados, pero es visible una fisura que delimita la fusión de ambos; también es diferentes de *Mionothropus cartellei* (De Iuliis et al., 2011 Fig. 11) en el que no están fusionados, y de *Nothrotheriops shastensis* (Paula Couto, 1974 Fig. 1) en el que se ha visto que este hueso pueden estar separados o co-osificado.

En vista proximal (Fig. 5.43 a) se encuentra la superficie articular cóncava para el escafoides delimitada por dos extensiones proximales. Una dispuesta

lateralmente (el proceso latero-proximal) y otra, más pequeña, ubicada medialmente (el proceso medio-proximal).

En vista dorsal (Fig. 5.43 b) el CMC es corto y robusto. En el extremo proximal se encuentran presentes los dos procesos anteriormente nombrados: el proceso medio-proximal, está ubicado medialmente y tiene una apariencia lisa y plana. Y el proceso latero-proximal, en el margen lateral, el cual es largo y con un gran desarrollo. Por debajo, se encuentra visible un surco profundo que separa estos procesos del resto del hueso, responsable de la forma de "L" que adquiere este complejo.

En vista medial (Fig. 5.43 c) se distingue el proceso medio-proximal, de pequeño tamaño, para la inserción del músculo *adductor pollicis* (Amson et al., 2015a)

En vista lateral (Fig. 5.43 d) el proceso látero-proximal porta una superficie articular compuesta de dos facetas unidas formando un ángulo entre sí. Una superficie articular posterior y pequeña, que hace contacto con el trapezoide, y otra de mayor tamaño, plana a ligeramente convexa en forma de cuña, que hace contacto con el lado medial del McII.

Por otra parte, en el margen distal (Fig. 5.43 e) se dispone una superficie articular con una curvatura extendida en sentido dorso-palmar, portando una faceta suavemente convexa que cubre todo el extremo distal.

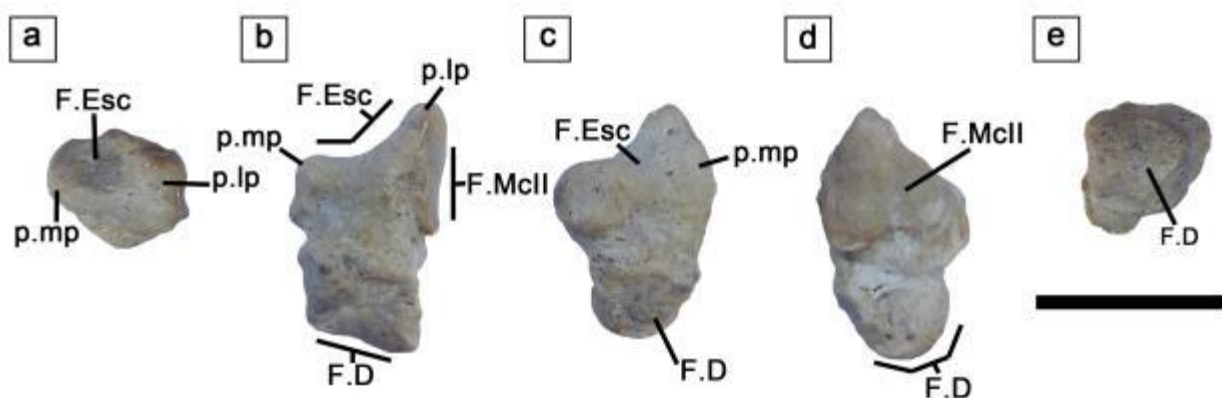


Figura 5.43. Complejo Trapecio- Primer metacarpo (CMC) de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-0180). En vista: a) proximal, b) anterior, c) medial, d) lateral, e) distal. **Abreviaturas:** F.D, faceta distal; F.Esc, faceta para el escafoides; F.McII, faceta para el metacarpal dos; p.lp, proceso latero-proximal; p.mp, proceso medio-proximal. **Escala:** 20mm.

Dígito uno

En el dígito uno se encuentran fusionados los procesos de la falange proximal y de la falange ungueal al igual que en *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 17 y 33), difiriendo de *Megatherium americanum* (Owen, 1858 pl. XXII; Pujos y Salas, 2004 Fig. 3) en el que este dígito se encuentra ausente y de *Nothrotherium maquinense* (Cartelle y Fonseca, 1983 Fig. 10) y *Mionothropus cartellei* (De Iuliis et al., 2011 Fig. 11) en los que estas estructuras se encuentran separadas.

En vista proximal (Fig. 5.44 a) presenta una faceta ovalada, cóncava, cubriendo casi todo el extremo proximal del hueso, y con un pequeño proceso que sobresale de la faceta dorsal.

En vista dorsal (Fig. 5.44 b), se caracteriza por un proceso ungueal corto y delgado. Su longitud dorsal es aproximadamente el doble de la longitud dorso-palmar del extremo proximal.

En vista lateral y medial (Fig. 5.44 c, d), se distingue una leve constricción dorso-palmar aproximadamente hacia la mitad del cuerpo, mientras que el proceso ungueal se caracteriza por ser rectilíneo. Por otro lado, en la superficie palmar (Fig 5.44 e) se distingue la presencia del proceso subungueal, de gran tamaño y perforada anteriormente por dos pequeños orificios.

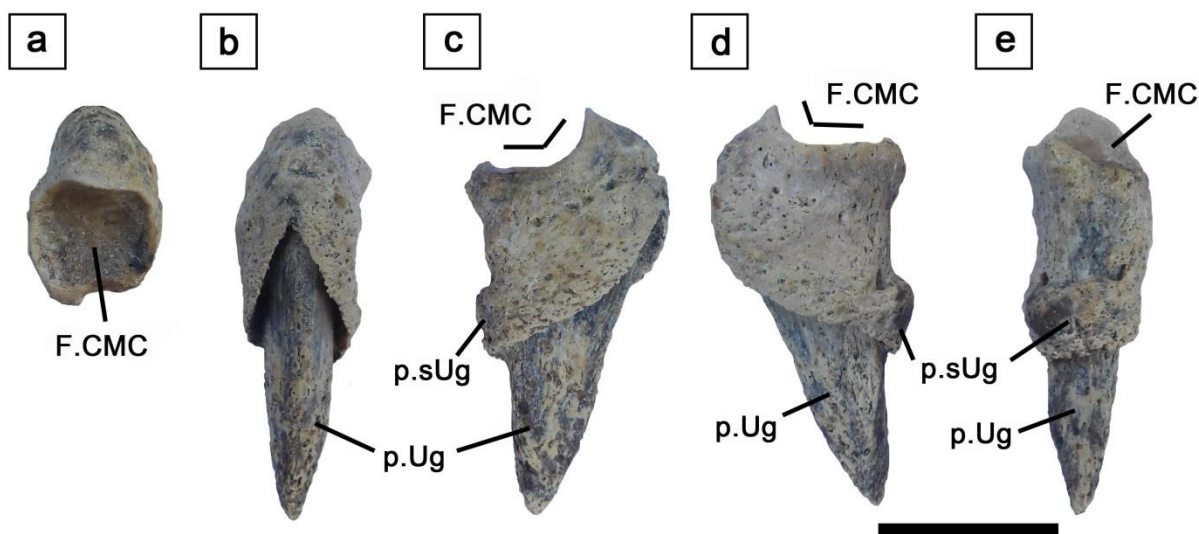


Figura 5.44. Dígito uno izquierdo de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-0180). En vista: a) proximal, b) dorsal, c) medial, d) lateral, e) palmar. **Abreviaturas:** F.CMC, complejo Trapecio- Primer metacarpo; p.sUg, proceso subungueal; p.Ug, proceso ungueal. **Escala:** 20mm.

Segundo Metacarpal. Es el segundo metacarpiano más pequeño después del CMC. El segundo metacarpo se separa progresivamente de los metacarpianos

adyacentes. Este presenta el extremo distal más amplio tanto en sentido medio-lateral como dorso-palmar, a diferencia del extremo proximal de tamaño reducido.

En el extremo proximal, se encuentra la superficie articular para el trapezoide ocupando toda la longitud dorso-palmar, ésta es una faceta cóncava con los lados medial y lateral formando crestas estrechas como en *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 35). Ésta disposición se aparta morfológicamente de la faceta cóncavo-convexa de los Nothrotheriinae (e.g. *Mionothropus cartellei*).

En vista dorsal, esta cara muestra una superficie triangular, rugosa y extendiéndose a lo largo de los dos tercios distales del hueso, probablemente para la inserción de un músculo.

En la cara medial se encuentra la superficie articular para el CMC, formado por dos superficies confluentes y cóncavas, que se complementan con las descritas para el CMC. Cuando se articulan, el CMC y el McII, distalmente se ve como divergen, similar a los que ocurre en *Nothrotherium maquinense* (Cartelle y Fonseca, 1983 Fig. 10), *Nothrotheriops shastensis* (Paula Couto, 1974 Fig 1), *Mionothropus cartellei* (De Iuliis et al., 2011 Fig. 11) y *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 17 y 18)

En la cara lateral, a nivel del extremo proximal, se proyecta un pequeño proceso latero-proximal levemente convexo para contactar con el magnum. Distal a este proceso, se forma la faceta para el McIII con el cual se superponen cuando articulan.

A su vez, en vista distal se localiza una carena de gran tamaño, bien desarrollada. Esta carena se encuentra desplazada lateralmente de modo que la

superficie articular medial presenta un gran tamaño; a la vez que la superficie articular lateral es más pequeña y estrecha. El borde de la carena comienza en el margen dorsal extendiéndose hasta el margen palmar. Esta superficie articular se encuentra ampliamente curvada en dirección dorso-palmar y está menos desarrollada en sentido medio-lateral mejorando la capacidad de flexión de esta articulación metacarpo-falángica, también está presente en *Thalassocnus*, *Nothrotherium maquinense*, *Nothrotheriops shastensis* y *Mionothropus cartellei*.

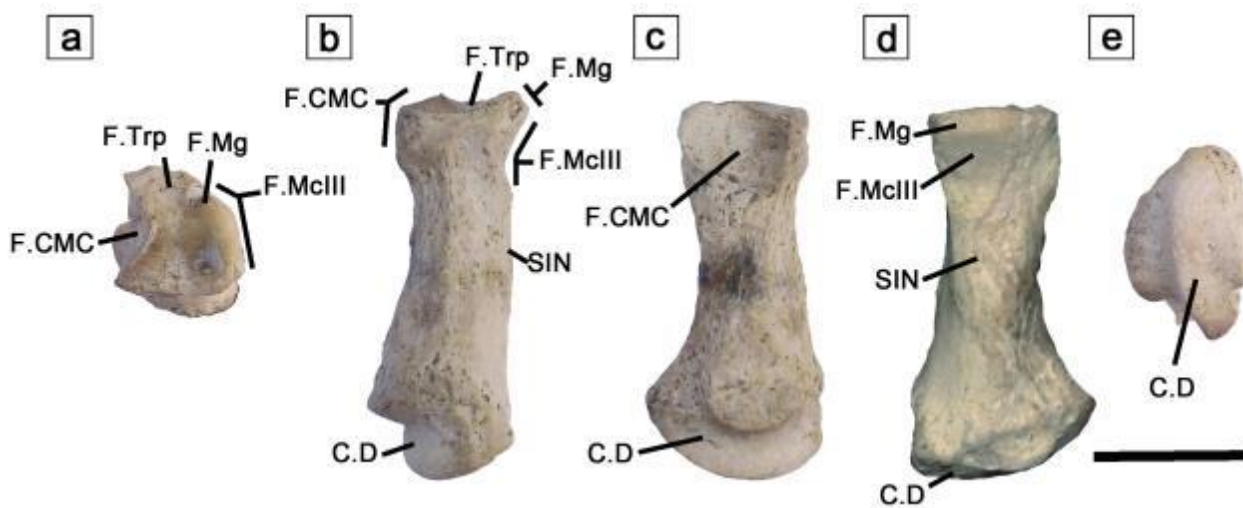


Figura 5.45. Segundo metacarpo izquierdo de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-0180). a) proximal, b) dorsal, c) lateral, d) medial, e) distal. Abreviaturas: C.D, carena distal, F.CMC, complejo Trapecio- Primer metacarpo, F.McIII, faceta para el metacarpo tres; F.Mg, faceta para el magnum; F.Trp, Faceta para el trapecoide; SIN, sinestosis con el MCIII. Escala: 20mm.

Dígito dos

Falange proximal. La falange proximal se acorta próximo-distalmente como en el caso de los perezosos en general. El sistema articular proximal tiene

un surco ancho y profundo para la carena distal del McII. El margen medial del surco es una superficie articular bien desarrollada para la parte medial de la faceta articular del McII, en tanto que la faceta lateral, es más grande que la medial. En cuanto a su disposición, ambos márgenes tienen una inclinación orientada en sentido medio-dorsal a latero-palmar.

La superficie distal tiene dos extensiones prominentes, una medial y una lateral, separadas por un profundo surco para articular con la segunda falange. El extremo dorsal del surco está marcado por una fosa poco profunda para alojar al proceso próximo-dorsal de la segunda falange, lo que refleja la pequeña amplitud para la flexión-extensión de esta articulación, una condición similar presente en *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 36), *Nothrotheriops shastensis* (ver Paula Couto, 1974) y *Mionothropus cartellei* (ver De Iuliis et al., 2011).

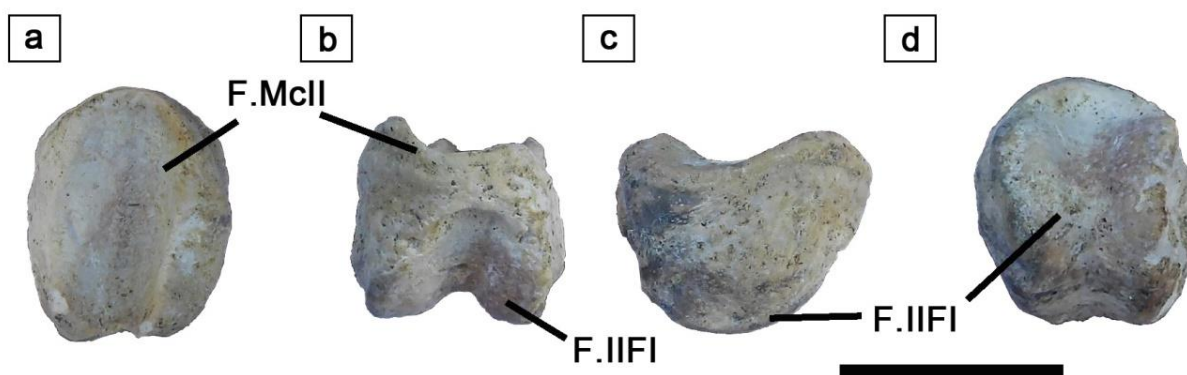


Figura 5.46. Falange proximal del dígito dos izquierdo de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-0180). En vista: a) proximal, b) dorsal, c) lateral, d) distal. **Abreviaturas:** F.IIFI, faceta para la segunda falange; F.McII, faceta para el metacarpo dos. **Escala:** 20mm.

Segunda falange. La segunda falange es aproximadamente tres veces más larga que la falange proximal.

En vista proximal, la superficie articular muestra, como en otros perezosos una prominente carena dispuesta medialmente, separando dos superficies articulares ligeramente cóncavas. Esta carena presenta un perfil cóncavo, debido a que sus extremos dorsal y palmar forman procesos dirigidos proximalmente, alojando a la superficie articular distal de la falange proximal, como en *Nothrotheriops shastensis* (ver Paula Couto, 1974), *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 36) y en *Megatherium americanum* (ver Owen, 1858).

En vista dorsal la segunda falange presenta una superficie plana hasta el extremo distal, en donde existe una fosa prominente para la recepción del proceso de la falange ungueal. En su margen distal, a la altura de la tróclea, se observa una reducción medio-lateral del eje longitudinal, similar a la de *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 a Fig. 36) y diferente de *Nothrotherium maquinense* (Cartelle y Fonseca, 1983 Fig. 10) y *Nothrotheriops shastensis* (Paula Couto, 1974 Fig. 1) en los que el margen distal presenta su ancho medio-lateral igual o mayor al de su eje longitudinal. A su vez, en la vista palmar y donde termina la superficie articular, se encuentra otra fosa profunda para recibir el proceso próximo-palmar de la falange ungueal. Así se completa la rotación medial del dígito, permitiéndole a la falange ungueal que se posicione medialmente a las otras falanges cuando se flexiona.

En vista lateral y medial existe una reducción dorso-palmar del eje del hueso en dirección próximo-distal hasta la tróclea. Anterior a la tróclea distal, tanto en el lado medial como en el lateral, se preserva una cresta con una superficie

baja dirigida disto-dorsalmente. A partir de interpretaciones realizadas por Pouchet 1867, para el genero *Myrmecophaga*, Amson et al. (2015 a) infiere que esta estructura sirve para la inserción de los músculos lumbricales de la mano. Asimismo, es distinguible que el cóndilo lateral es ligeramente más grande que el medial, como en *Nothrotheriops shastensis* (ver Paula Couto, 1974), en *Thalassocnus* (ver Amson et al., 2015 a) y *Megatherium americanum* (ver Owen, 1858), una condición ausente en *Nothrotherium maquinense* (ver Cartelle y Fonseca, 1983).

En vista distal, la tróclea (superficie articular) tiene su origen en la superficie dorsal, continuándose en la superficie palmar, formando tres cuartos de un círculo.

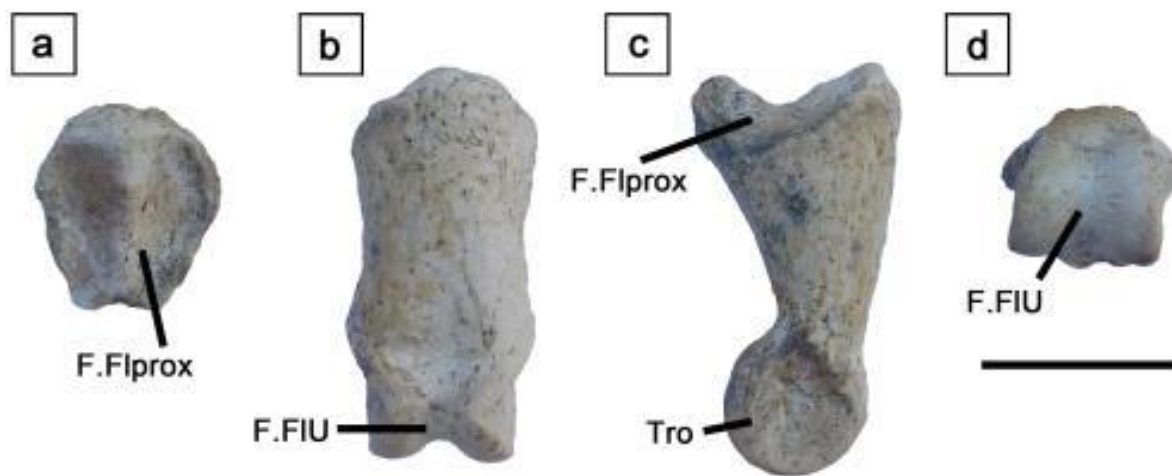


Figura 5.47. Segunda falange del dígito dos izquierdo de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-0180). En vista: a) proximal, b) dorsal, c) medial, d) distal. **Abreviaturas:** F.FIU, faceta para la falange ungueal; F.Flprox, faceta para la falange proximal; Tro, tróclea distal. **Escala:** 20mm.

La falange ungueal del dígito dos. En la falange ungueal de JUY-P-0180 es notable el aplanamiento dorso-palmar del proceso ungueal. De sección transversal semicircular y estrecho como de *Thalassocnus antiquus* (ver Amson et al., 2015 a), *Nothrotheriidae* y *Megatherium americanum*.

La superficie articular proximal presenta una carena media orientada en sentido dorso-palmar la cual es cóncava, uniéndose dorsalmente a una apófisis sobresaliente bien desarrollada, y palmarmente a una apófisis próximo-palmar menos desarrollada. En la superficie palmar no se distingue un proceso subungueal bien desarrollado, lo que también es el caso de *Thalassocnus* (ver Amson et al., 2015 a) y *Nothrotheriops shastensis* (ver Paula Couto, 1974).

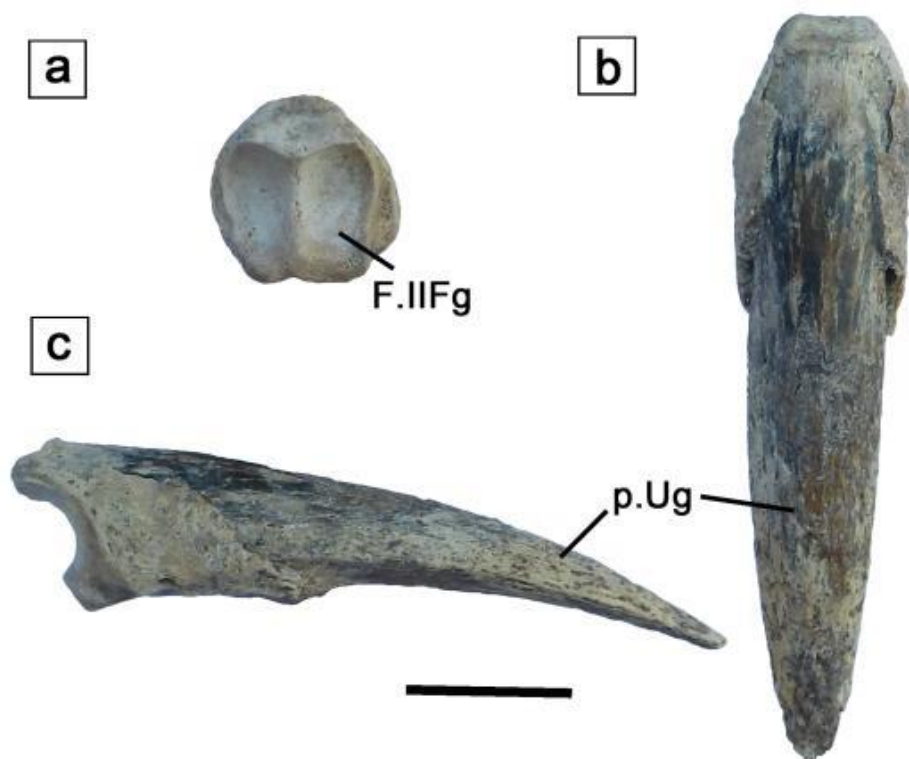


Figura 5.48. La falange ungueal del dígito dos de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-

0180). En vista: a) proximal, b) dorsal, c) medial. **Abreviaturas:** **F.IIFI**, faceta para la segunda falange; **p.Ug**, proceso ungueal. **Escala:** 20mm.

Tercer metacarpal. El tercer metacarpal tiene un contorno subrectangular, con su largo próximo-distal mucho mayor en relación con su profundidad dorso-palmar. Los extremos proximal y distal presentan un ancho medio-lateral y una profundidad dorso-palmar similar.

El extremo proximal (Fig. 5.49 a) del hueso está formado por cuatro facetas confluentes y separadas por crestas. Latero-distalmente se encuentra la faceta para el McIV, de forma convexa, proximalmente a esta se encuentra la faceta para el unciforme, con una gran extensión latero-proximal. Ambas facetas se contactan formando un ángulo agudo y se encuentran ubicadas sobre el proceso latero-proximal, que se superpone al McIV cuando se articulan. En el centro del extremo proximal se encuentra la superficie articular para el magnum, próximo-dorsalmente cóncavo y próximo-palmarmente convexo, y con su margen lateral inclinado sobre el proceso latero-proximal. La faceta para el magnum está separada de la siguiente por una cresta poco desarrollada en el extremo próximo-palmar pero con un mayor desarrollo en el extremo próximo-dorsal, formando un proceso medio-proximal. Esto delimita la faceta articular en el margen medial para contactar con el McII, la que cuenta con una forma semicircular y regularmente cóncavo en dirección dorso-palmar.

En vista dorsal (Fig. 5.49 b), sobre su margen medial, se extiende una cresta prominente hasta contactar con la superficie dorsal de la carena distal. Es

aquí donde probablemente se inserta el músculo extensor cubital del carpo (Amson et al., 2015 según estudios en *Tamandua* de Taylor, 1978). El eje central en vista palmar es simplemente cóncavo.

En el margen distal (Fig. 5.49 f) la carena se encuentra dispuesta en forma recta y extendida ocupando toda la superficie dorso-palmar, como en *Thalassocnus* (ver Amson et al., 2015 a), *Nothrotheriops shastensis* (ver Paula Couto, 1974), *Nothrotherium maquinense* (ver Cartelle y Fonseca, 1983) y *Mionothropus cartellei* (ver De Iuliis et al., 2011) y *Hapalops* (ver Scott, 1903-1904).

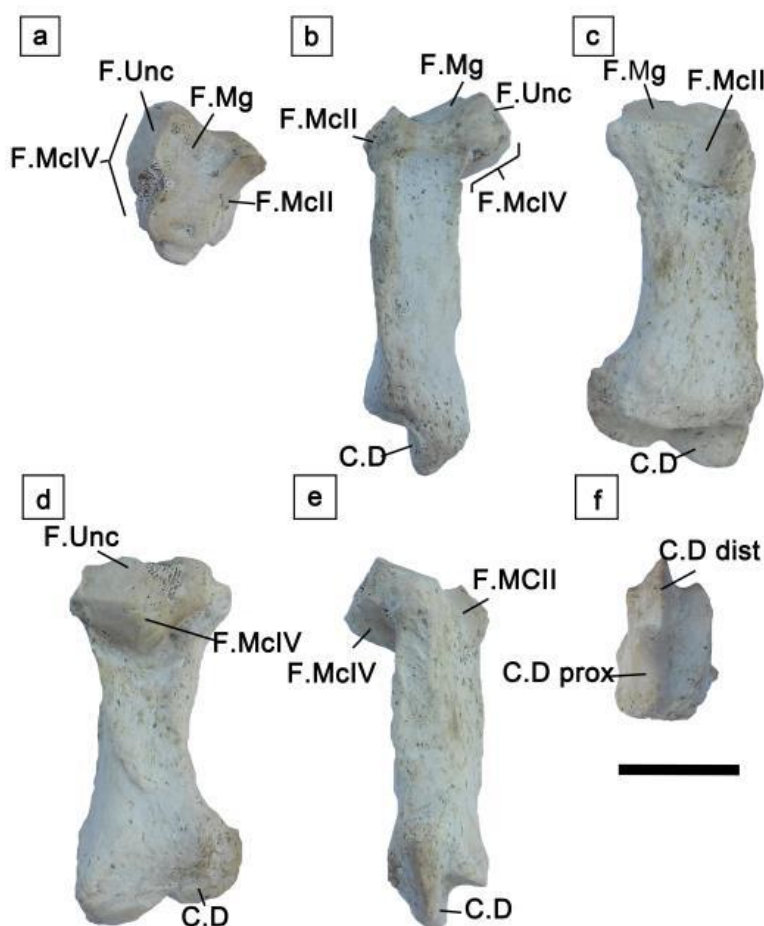


Figura 5.49. Tercer metacarpal izquierdo de de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-

0180). En vista: a) proximal, b) dorsal, c) medial, d) lateral, e) palmar f) distal.

Abreviaturas: **CD**, carena distal, **F.McII**, faceta para el metacarpal dos; **F.McIV**, faceta para el metacarpal cuatro, **F.Mg**, faceta para el magnum; **F.Unc**, Faceta para el unciforme. **Escala:** 20mm.

Dígito tres

Falange del dígito tres. En JUY-P-0180 ocurre una co-osificación entre la falange proximal y la segunda falange, como ocurre en *Thalassocnus* (ver Amson et al., 2015), *Megatherium americanum* y *Eremotherium laurillardi* (ver De Iuliis y Cartelle, 1994).

La superficie articular proximal (Fig. 5.50 a) de este complejo es similar al de la falange proximal del segundo dígito, es decir, presenta un surco medio con el borde medial de gran tamaño para articular con la superficie distal del McIII. Sin embargo, esta articulación metacarpo-falángica difiere de la del segundo dígito por la presencia de una carena recta dorso-palmarmente, inhibiendo así los movimientos de flexión/extensión, pero aumentando un poco más la desviación medial de la falange.

En el extremo distal de este complejo próximo a la tróclea, tanto en vista dorsal como palmar (Fig. 5.50 b, c), se encuentran presentes dos fosas profundas para la recepción de los respectivos procesos de la falange ungueal. Estas fosas, comparadas con las del segundo dígito, son más profundas lo que le permite una mayor flexión del dígito.

La forma de la tróclea distal (Fig. 5.50 f) también es similar a la de la segunda falange del segundo dígito; esta es transversalmente más estrecha que el eje central, como en *Thalassocnus* (Amson et al., 2015 Fig.39) pero con una diferencia notable en el tamaño comparado con *Nothrotheriops shastensis* (ver Paula Couto, 1974), *Nothrotherium maquinense* (ver Cartelle y Fonseca, 1983), *Mionothropus cartellei* (ver De Iuliis et al., 2011) y *Megatherium americanum* (ver Owen, 1858; Pujos y Salas, 2004), en los que la tróclea es más grande, siendo igual o más ancha que el eje central.

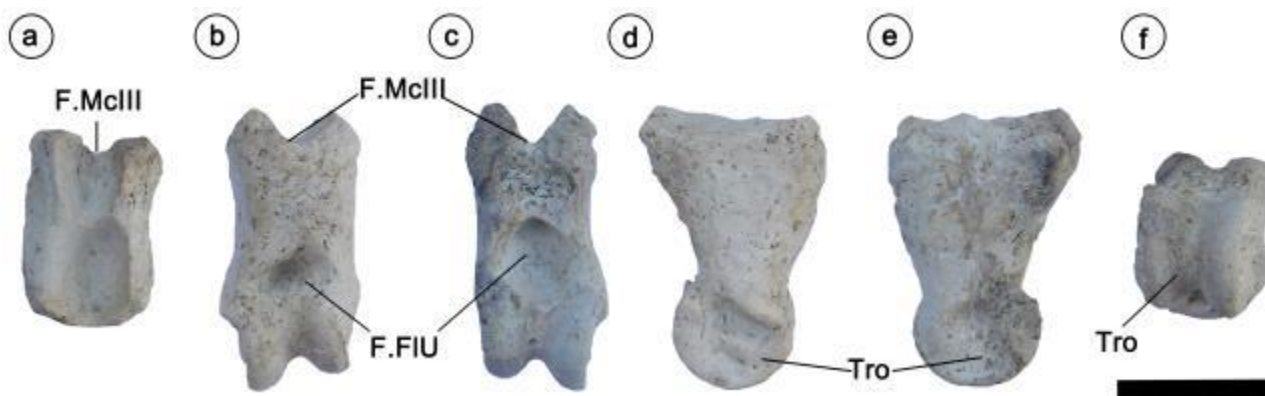


Figura 5.50. Co-osificación entre la falange proximal y la segunda falange del dígito tres de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-0180). En vista: a) proximal, b) dorsal, c) palmar, d) medial, e) lateral, f) distal. **Abreviaturas:** F.FIU, faceta para la falange ungueal; F.McIII, faceta para el metacarpo tres; Tro, tróclea distal. **Escala:** 20mm.

Falange ungueal. La falange ungueal es ligeramente más corta que la del dígito dos, pero más profunda en sentido dorso-palmar.

En vista proximal el extremo dorsal (Fig. 5.51 a) se encuentra desplazado hacia la cara medial. Al mismo tiempo es posible distinguir que el proceso

próximo-dorsal está bien desarrollado y con mayor extensión proximal, en comparación con el proceso próximo-palmar. A su vez, sobre la superficie dorsal del proceso próximo-dorsal, es visible un área de inserción grande y rugosa para el músculo extensor común de los dedos (inferido por Amson et al., 2015 a partir de Pouchet, 1867 para *Myrmecophaga*). Por otro lado, la cresta media de la superficie articular proximal es más elevada y cóncava en comparación con la del segundo dígito, dando lugar a dos concavidades paralelas y alargadas en sentido dorso-palmar para la articulación del extremo distal de la falange.

La apófisis ungueal presenta una sección transversal en forma de triángulo isósceles, siendo el margen palmar el más pequeño. En vista palmar (Fig. 5.51 c) cuenta con dos grandes forámenes y no presenta un proceso subungueal bien desarrollado. Sin embargo, el músculo *flexor digitorum profundus* se inserta sobre una superficie rugosa y ligeramente elevada.

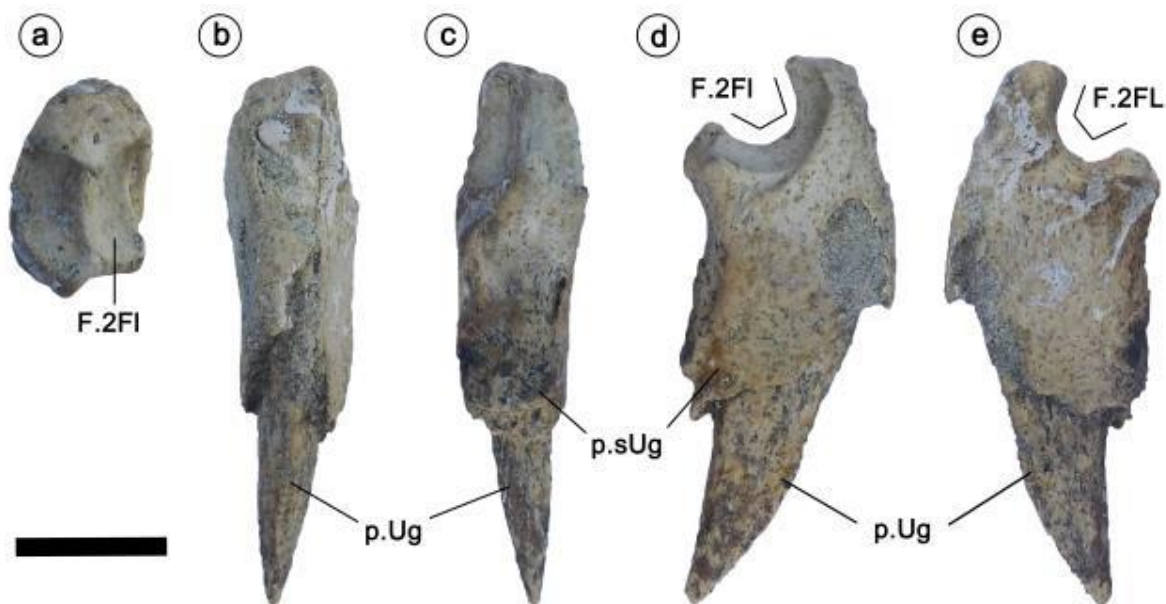


Figura 5.51. Falange ungueal del dígito tres de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-

0180). En vista: a) proximal, b) dorsal, c) palmar, d) medial, e) lateral. **Abreviaturas:** **F.IIFI**, faceta para la segunda falange; **p.Ug**, proceso ungueal; **p.sUg**, proceso subungueal. **Escala:** 20mm.

El cuarto metacarpal. El McIV es aproximadamente una cuarta parte más largo que el McIII del tercer dedo, mientras el ancho medio-lateral del eje medio es ligeramente inferior, diferenciándose de los Nothrotheriidae (e.g. *Nothrotheriops shastensis*, *Nothrotherium maquinense* y *Mionothropus cartellei*) en los que el McIV es aún más delgado, y de *Megatherium americanum* en el que su tamaño es mayor.

El extremo proximal es semicircular, con una única superficie articular para el unciforme que se continua con las de los metacarpos adyacentes. Esta faceta para el unciforme limita en su margen medial con la faceta para el McIII, formándose entre ambas facetas una cresta en sentido dorso-palmar. Por otra parte, la faceta para el unciforme se contacta lateralmente con la superficie articular para el McV, formando entre ambas un ángulo aproximadamente recto. La superficie articular para el McV, es convexa en su mitad proximal, volviéndose cóncava hacia distal.

En vista dorsal se observa la presencia de una cresta elevada y aguzada, que se inicia en la mitad de la longitud del eje y continúa distalmente hasta una tuberosidad proximal a la carena.

Tanto en vista medial como lateral se distingue proximalmente, cerca de sus respectivas articulaciones, la presencia de cicatrices correspondientes a procesos de sinostosis.

En el margen distal, al igual que en el McIII, la carena es recta, además es ligeramente oblicua y está orientada en sentido latero-palmar. Esta carena también se caracteriza por ser más ancha, con su terminación roma y menos elevada distalmente comparada con la de los demás metacarpos. Asimismo, es distinguible la falta de una superficie articular en el lado lateral de la carena, como se ha descrito para *Nothrotheriops shastensis* (ver Paula Couto, 1974) y *Megatherium americanum* (ver Owen, 1858), mientras que en el margen medial se conserva una superficie articular pequeña y confinada al margen medio-palmar. La articulación, al igual que el dígito tres, se ve restringida a la desviación media de la falange, similar a lo que ocurre en las especies de *Thalassocnus* (ver Amson et al., 2015).

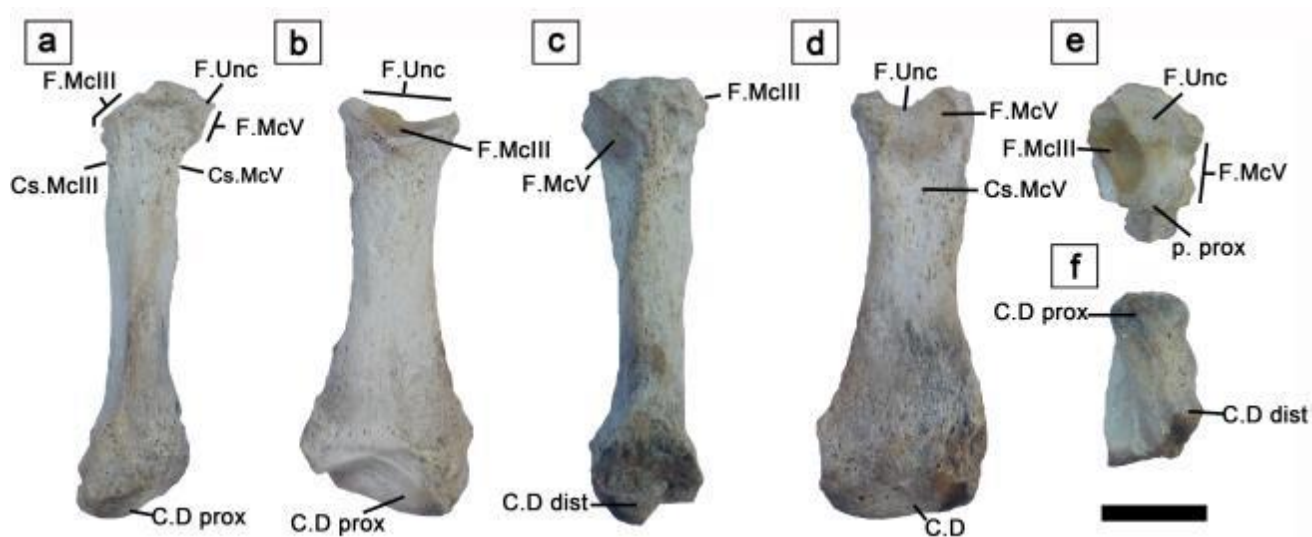


Figura 5.52. Cuarto metacarpal izquierdo de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-0180). En vista: a) dorsal, b) medial; c) palmar, d) lateral, e) proximal, f) distal.

Abreviaturas: C.D, carena distal; Cs.McIII, cicatriz de la sinostosis del metacarpo tres; Cs.McV, cicatriz de la sinostosis del metacarpo cinco; F.McIII, faceta para el metacarpo

tres; **F.McV**, faceta para el metacarpal cinco **F.Unc**, Faceta para el unciforme; **p.prox**, proceso proximal. **Escala:** 20mm.

Dígito cuatro

Falange proximal. La falange proximal es mucho más corta próximo-distalmente que la del dígito II. También difiere de esta última en su articulación proximal, que es más superficial y redondeada, como en los Nothrotheriinae (e.g. *Nothrotheriops shastensis*, y *Mionothropus cartellei*) y *Thalassoncnus*.

La faceta proximal se extiende por una plataforma medial y a los dos tercios de esta superficie presenta una continuación palmar de la faceta la que es pequeña y plana. A su vez, el extremo distal se encuentra formado por cóndilos poco extendidos distalmente, siendo el cóndilo medial el de mayor extensión.

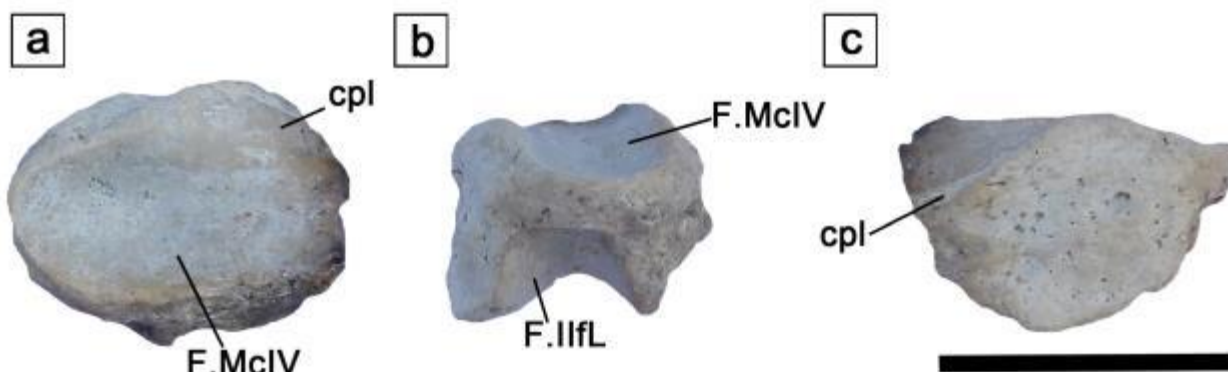


Figura 5.53. Falange proximal del cuarto dígito izquierdo de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-0180). En vista: a) proximal, b) dorsal, c) medial. **Abreviaturas:** cpl, continuación palmar; **F.McIV**, faceta para el metacarpal tres; **F.IIfL**, faceta para la segunda falange. **Escala:** 20mm.

Segunda falange. La segunda falange es también más corta que la del segundo dígito.

En vista proximal (Fig. 5.54 a), el proceso próximo-dorsal está más desarrollado que la del dígito II. La superficie articular proximal presenta sus dos facetas cóncavas, menos profundas y asimétricas que la del dígito II.

Tanto en vista dorsal como palmar (Fig. 5.54 b, c) se encuentra una fosa muy poco profunda y desplazada con dirección medial para los procesos que sobresalen de la falange ungueal.

En el margen distal, el cóndilo lateral (Fig. 5.54 d, e, f) de la tróclea presenta un mayor desarrollo dorso-palmar, a diferencia del cóndilo medial que presenta su mayor extensión en sentido próximo-distal; esta condición es similar a la que ocurre en los Nothrotheriinae (Stock, 1925 Fig. 24 c) y diferente de *Megatherium americanum*, en el que los cóndilos distales son mucho menos desarrollado.

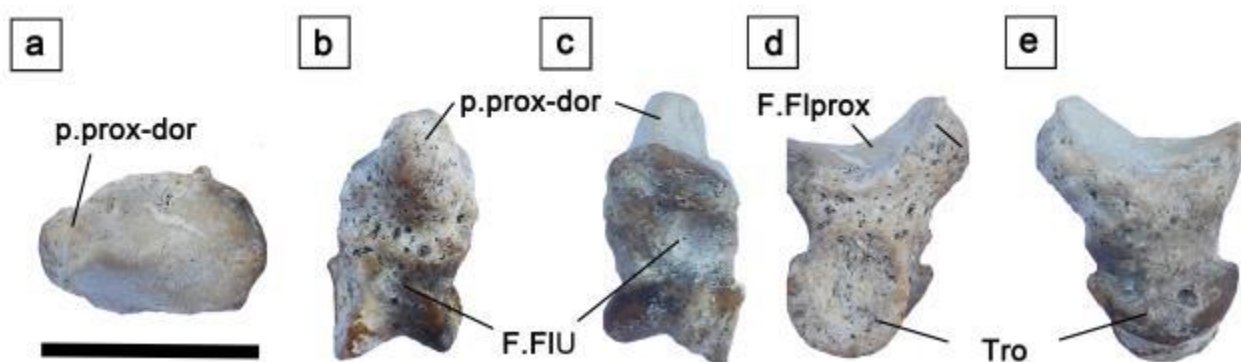


Figura 5.54. Segunda falange del cuarto dígito izquierdo de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-0180). En vista: a) proximal, b) dorsal, c) palmar, d) medial; e) lateral. **Abreviaturas:** F.FIU, faceta para la falange ungueal; F.Flprox, faceta para la falange proximal; p.prox.dor, proceso próximo-dorsal; Tro, tróclea distal. **Escala:** 20mm.

Falange ungueal. La falange ungueal, en vista dorsal resulta llamativa la curvatura medial que presenta el proceso ungueal, similar a lo que ocurre en todas las especies de *Thalassocnus*. A su vez, en vista medial, se encuentra dorso-palmarmente poco desarrollado.

En vista palmar se encuentran dos grandes forámenes, reteniendo las mismas características de las falanges ungueales de los demás dígitos. Al igual que en el holotipo de *Thalassocnus natans* (Amson et al, 2015 a Fig. 43) se observa la presencia en el borde próximo-palmar y de un sesamoideo circular fusionado a la falange.

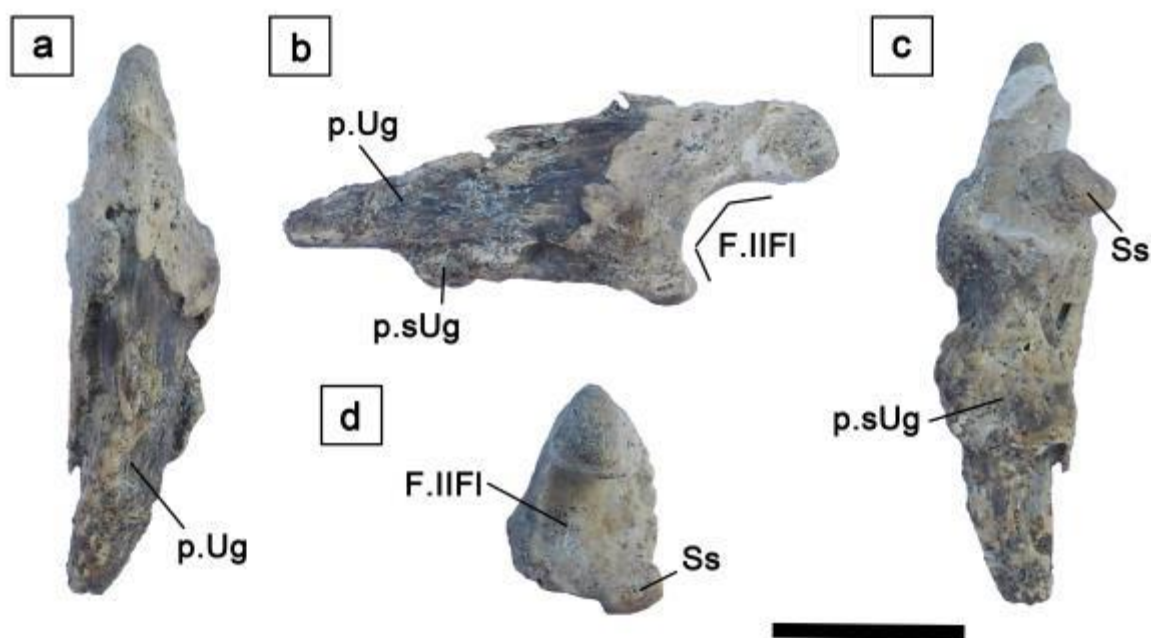


Figura 5.55. Falange ungueal del dígito cuatro, de *Thalassocnus* cf. *T. natans* (JUY-P-0180). En vista: a) dorsal, b) lateral, c) palmar, d) proximal. **Abreviaturas:** F.IIFI, faceta para la segunda falange; **p.Ug**, proceso ungueal; **p.sUg**, proceso subungueal; **Ss**, sesamoideo. **Escala:** 20mm.

Observaciones. El estudio comparado muestra que el nuevo material presenta una morfología muy similar a la de *Thalassocnus*, incluyendo la siguiente combinación de caracteres: 1) en vista medial la diáfisis de la ulna es ligeramente cóncava a recta; 2) el radio presenta una cresta pronadora en el cuarto proximal de la diáfisis, definiendo en vista medial o lateral un margen anterior sigmoideo; 3) en el carpo el complejo trapecio-Mc I (CMC) se reduce; 4) reducción en el número de falanges en el dígito I, que además se encuentran fusionadas (falange proximal + falange ungueal); 5) co-osificación de la falange proximal y la segunda falange del dígito III.

V.2. Análisis bioestratigráfico y paleobiogeográfico

A partir del análisis de la procedencia geográfica y estratigráfica precisa de los materiales exhumados y la determinación taxonómica de los xenartros registrados en las localidades bajo estudio (Capítulo V), se elaboró una tabla taxonómica (Tabla 1) a fin de establecer diferencias y similitudes entre las localidades fosilíferas de Casira y Calahoyo en relación a la diversidad de Xenarthra. Asimismo, esta información fue contrastada con aquellos ensambles de Xenarthra provenientes de otras localidades asignadas cronológicamente al lapso Mioceno tardío–Plioceno, con énfasis en las localidades de la Quebrada de Humahuaca (Chucalezna, Esquina Blanca, Maimará, San Roque, Uquía, en la provincia de Jujuy) y aquellas del Mioceno—Plioceno de los Valle inter e intramontanos del centro y norte de la provincia de Catamarca (Chiquimil (=Entre Ríos) y Andalhuala del Valle de Santa María; Puerta Corral Quemado, Valle de Hualfín). De igual modo, se incorporó la diversidad de Xenarthra reconocida para el mismo lapso (Mioceno tardío–Plioceno) en las principales localidades de la costa atlántica de la provincia de Buenos Aires (e.g. Monte Hermoso y Chapadmalal). Adicionalmente, se incluyeron comparaciones con los Xenarthra de otras unidades equivalentes, entre ellas Cerdas, Nazareno, Quebrada Honda, Inchasi, Potamata-Ayte y Ayo Ayo-Viscachani (Bolivia) y Chucal (Chile) (Apéndice 4).

Provincia	Argentina										Bolivia				Chile			
	Buenos Aires		Catamarca			Jujuy					In	QH	Ce	P-A AA-V	N	Chu		
Localidades	MH	MP	área PCQ	VSM	área PCQ	UQ, EB, SR y CH	MA	C	CL									
Formaciones	MH	Ch	Chi	An	CQ	U	M	T	T	NF				Um	N	Chu		
Taxones																		
CINGULATA																		
PELTEPHILIDAE																		
Peltephilidae gen. et sp. nov.																		
cf. <i>Peltephilus</i>																		
DASYPODIDAE																		
EUPHRACTINAE																		
EUPHRACTINI																		
<i>Chaetophractus villosus</i>	• Δ																	
<i>Chorobates recens</i>	• •																	
<i>Chorobates villosissimus</i>	• • •																	
<i>Euphractinae</i> indet.	•																	

<i>Holozaedyus laevisculptus</i>	•			
<i>Macrochorobates chapalmalensis</i>	•	•		
<i>Macrochorobates scalabrinii</i>		•	•	•
<i>Macro euphractus</i> aff. <i>morenoi</i>				•
<i>Macro euphractus</i> <i>outesi</i>		•		
<i>Macro euphractus</i> <i>retusus</i>	•	•		
<i>Macro euphractus</i> sp.			•	
<i>Paleuphractus argentinus</i>		•		•
<i>Paraeuphractus prominens</i>		•	•	
<i>Proeuphractus limpidus</i>		•		
<i>Prozaedyus</i> sp.				•
<i>Vetelia perforata</i>		•		
<i>Zaedyus pichiy</i>		•		
EUTATINI				•
<i>Chasicotatus</i> sp.			•	

<i>Chasicotatus ameghinoi</i>	• •			
<i>Chasicotatus peiranoi</i>	•			
<i>Doellotatus chapadmalensis</i>	• • •			
<i>Doellotatus inornatus</i>	•			
Eutatini indet.	•			
<i>Ringueletia simpsoni</i>	• •			
<i>Stenotatus planus</i>	• • • •			
TOLYPEUTINAE				
<i>Tolypeutes</i> sp.	•			
PAMPATHERIIDAE				
<i>Pampatherium</i> sp.	• •			•
<i>Plaina intermedia</i>	• •			
<i>Plana</i> sp.	•			• •
<i>Vassallia maxima</i>	• •			
<i>Vassallia minuta</i>	•			
<i>Vassallia</i> sp.	•			

GLYPTODONTIDAE				
“HOPLOPHORINAE”				
“HOPLOPHORINI”				
<i>Eosclerocalyptus lineatus</i>	• •			
<i>Eosclerocalyptus proximus</i>	• •			
<i>Eosclerocalyptus</i> sp.	• • • •			
<i>Sclerocalyptinae</i> indet.	• •			•
<i>Stromaphorus compressidens</i>	•			
<i>Stromaphorus</i> sp.	•			
LOMAPHORINI				
<i>Urotherium</i> sp.	•			
NEURYURINI				
<i>Neuryurus?</i> sp.	•			
“PLOHOPHORINI”				
<i>Phlyctaenopyga ameghinoi</i>	•			
<i>Phlyctaenopyga trouessarti</i>	•			

<i>Plohophoroides conterminus</i>	•			
<i>Plohophoroides</i> sp.	•			
<i>Plohophorus figuratus</i>	• •			
<i>Plohophorus</i> sp.	•			•
“PANOCHTHINI”				
<i>Nopachtus cabrerai</i>	•			
<i>Panochthus?</i>		•		
PROPALAEHOPLOPHORINAE				
<i>Propalaeohoplophorus andinus</i>				•
DOEDICURINAE				
Doedicurinae indet.		•		
<i>Eleutherocercus antiquus</i>	• •			
<i>Eleutherocercus solidus</i>		•		
<i>Palaeodaedicurus antiquus</i>	•			
<i>Xiphuroides uquiensis</i>		•		
GLYPTODONTINAE				

Glyptodontinae indet.	Δ			
GLYPTODONTINI				
<i>Glyptodon</i>	•			
<i>Paraglyptodon</i>				•
<i>Paraglyptodon uquiensis</i>	•			
PILOSA				
FOLIVORA				
MEGATHERIIDAE				•
NOTHROTHERIIDAE				
<i>Diheterocnus sanmartini</i>	•			
<i>Nothrotheriidae</i> sp.				
<i>Pronothrotherium typicum</i>	Δ •			
<i>Aymaratherium jeani</i>				•
<i>Xyophorus</i> sp.				•
<i>Xyophorus bondesioi</i>				Δ
<i>Xyophorus villarroeli</i>				•

MEGATHERIIDAE					•
<i>Megatherium? uquiensis</i>		•			
<i>Megatherium altiplanicum</i>					•
<i>Pyramiodontherium bergi</i>	?				
<i>Pyramiodontherium? carlesi</i>		•			
<i>Thalassocnus cf. natans</i>	•				
MYLODONTIDAE					• •
Mylodontidae indet.		•			
<i>Glossotheriopsis</i> sp.		• •			
<i>Simomylodon uccasamamensis</i>	• • •				
<i>Lestodon</i> sp.	•				
<i>Lestodon? castellanosi</i>		•			
<i>Glossotherium chapadmalensis</i>	•				•
<i>Sphenotherus zavaletianus</i>		•			
<i>Proscelidodon gracillimus</i>		•			
<i>Proscelidodon patrius</i>	Δ Δ	•			•

<i>Proscelidodon rothi</i>	•			
<i>Proscelidodon</i> sp.	? •			
<i>Scelidotheridium parodii</i>	•			
<i>Scelidotheridium</i> sp.	? •			
<i>Scelidotherium</i>	•			
MEGALONYCHIDAE				
<i>Sinhapalops jujuyensis</i>	•			

Tabla 1. Tabla con la distribución estratigráfica de taxones (Xenarthra) por localidad. Abreviaturas: Localidades: AA-V, Ayo Ayo-Viscachani; **C**, Casira; **CE**, Cerdas; **CH**, Chucalesna; **Chu**, Chucal; **CL**, Calahoyo; **EB**, Esquina Blanca; **I**, Inchasi; **MA**, Maimará; **MH**, Monte Hermoso; **MP**, Mar del Plata; **N**, Nazareno; **P-A**, Potamata-Ayte; **PCQ**, Puerta corral quemado; **QH**, Quebrada Honda; **SR**, San Roque; **UQ**, Uquia; **VSM**, Valle de Santa María. **Formaciones:** **AN**, Andalhuala; **CH**, Chiquimil; **Chap**, Chapadmalalense; **CQ**, Corral Quemado; **M**, Maimará; **Mh**, Montehermosense; **N**, Nazareno; **Fn**, Formación nov.; **T**, Tafna, **U**, Uquia. **Símbolos:** • presente; ? presente con duda; Δ especies *confrontis*.

Desde un punto de vista paleontológico, los resultados obtenidos indican que la diversidad de Xenarthra exhumada en el área de estudio incluye lo siguiente (Apéndice 1): en la localidad fosilífera de Calahoyo, se identificaron dos formaciones, la Formación nov. con una sección inferior en la que se registra la presencia del Cingulata Dasypodidae *Stenotatus planus*, y la sección superior de donde se exhumaron los Cingulata *Macrochorobates scalabrinii* y Eutatini indet.; y en cuanto a la Formación Tafna, en su miembro inferior se registraron Folivora [*Pyramiodontherium bergi* (Megatheriinae)] y Cingulata [*Macrochorobates scalabrinii* y *Eosclerocalyptus* sp. (Glyptodontidae)]. En la localidad fosilífera de Casira, en el miembro superior de la Formación Tafna, los hallazgos, si bien con alta frecuencia de registros, se encuentran limitados a Folivora [Mylodontidae indet. *Simomylodon* sp., *Simomylodon uccasamamensis* (Mylodontinae), y *Thalassocnus* cf. *natans* (Megatheriidae)]. Así, desde una perspectiva paleofaunística es de destacar la notable diferencia entre ambas localidades fosilíferas, dado por la diversidad de Cingulata en Calahoyo y la notable frecuencia de registros de Folivora en Casira.

Siguiendo con el análisis de los datos recopilados en la tabla taxonómica (Tabla 1), y en un marco biocronológico/bioestratigráfico (Fig. 5.56), los Xenarthra exhumados de la sección inferior de la Formación nov. de la localidad fosilífera de Calahoyo, particularmente *Stenotatus planus*, sugieren una antigüedad asignable al Mioceno medio. Este género cuenta con un biocrón que abarca el lapso Mioceno temprano–medio, con sus registros más antiguos procedentes de la Formación Cerro Boleadoras de la provincia de Santa Cruz, en el actual territorio de la Patagonia Argentina (Scillato-Yané y Carlini, 1998). A su vez, Oiso (1991)

señalan su presencia en la Formación Nazareno (Bolivia) (Mioceno inferior–medio; Croft y Anaya, 2020). Años más tarde, Croft et al. (2004, 2007, 2009, 2016) dan a conocer su registro en unidades ubicadas en la Formación Chucal (Mioceno inferior), al norte de Chile (Croft et al., 2004, 2007) y en la localidad de Cerdas (Mioceno inferior–medio) al sur de Bolivia (Croft et al., 2009, 2016). Desde un punto de vista anatómico se observó que existe una estrecha similitud morfológica entre el ejemplar recolectado en la localidad fosilífera de Calahoyo y el material de Cerdas (Bolivia) estudiado por Croft et al. (2009, 2016), razón por la que se propone en esta tesis que ambos ejemplares corresponden a la misma entidad específica (*Stenotatus planus*). Por su parte, los taxones de Xenarthra de la localidad fosilífera de Calahoyo, colectados de la sección superior de la Formación nov. y del miembro inferior de la Formación Tafna, sugieren una edad asignable al Mioceno tardío, particularmente a partir del registro del Dasypodidae *Macrochorobates scalabrinii* y del Folivora Megatheriidae *Pyramiodontherium bergi*, y mostrando una similitud más marcada con aquellas asociaciones de Xenarthra reconocidas para el Mioceno tardío–Plioceno de la región Noroeste de Argentina.

Por otra parte, como ya ha sido mencionado con anterioridad, la diversidad de Xenarthra reconocida para la localidad fosilífera de Casira, indica una fauna restringida a Folivora, *Thalassocnus* cf. *natans*, Mylodontidae indet., *Simomylodon* sp. y *Simomylodon uccasamamensis*. Esta última especie muestra una distribución geográfica y estratigráfica restringida a distintas localidades del Altiplano de Bolivia, con un biocrón que abarca desde el Mioceno tardío hasta el Plioceno tardío (Boscaini et al., 2019). El registro en Casira representa el primer

ejemplar tanto del género como de la especie para Argentina. Un caso similar ocurre con la presencia de *Thalassocnus* cf. *natans*, ya que dicho taxón fue registrado en depósitos de la costa pacífica, más precisamente en la Formación Pisco (Mioceno superior–Plioceno) en la zona de Sacaco, Perú (De Muizon y McDonald, 1995; McDonald y De Muizon, 2002; De Muizon et al., 2003, 2004 a) y en la Formación Bahía Inglesa (Mioceno superior) centro-norte de Chile (Canto et al., 2008; Peralta-Prato y Solórzano, 2019). El hallazgo de ambas especies indica una edad asignable al Mioceno tardío–Plioceno para el miembro superior de la Formación Tafna en la localidad fosilífera de Casira.

En función de lo expuesto anteriormente, se observó una notable diferencia taxonómica entre ambas localidades fosilíferas para la misma formación, destacando que el miembro inferior de la Formación Tafna tiene mayor similitud taxonómica con las localidades fosilíferas del Noroeste de Argentinas de los Valle inter e intramontanos del centro y norte de la provincia de Catamarca (Chiquimil (=Entre Ríos) y Andalhuala del Valle de Santa María; Puerta Corral Quemado, Valle de Hualfín), mientras que el miembro superior de la formación es frecuente encontrar taxones que hasta el momento solo tenían registro en localidades de Bolivia y de la costa pacífica de Perú y Chile. Por otra parte, ha sido llamativa la ausencia de taxones de Xenarthra compartidas con aquellas localidades del mismo lapso de tiempo (Plioceno), de la costa atlántica de la provincia de Buenos Aires (e.g. Monte Hermoso, Mar del Plata y Olavarría).

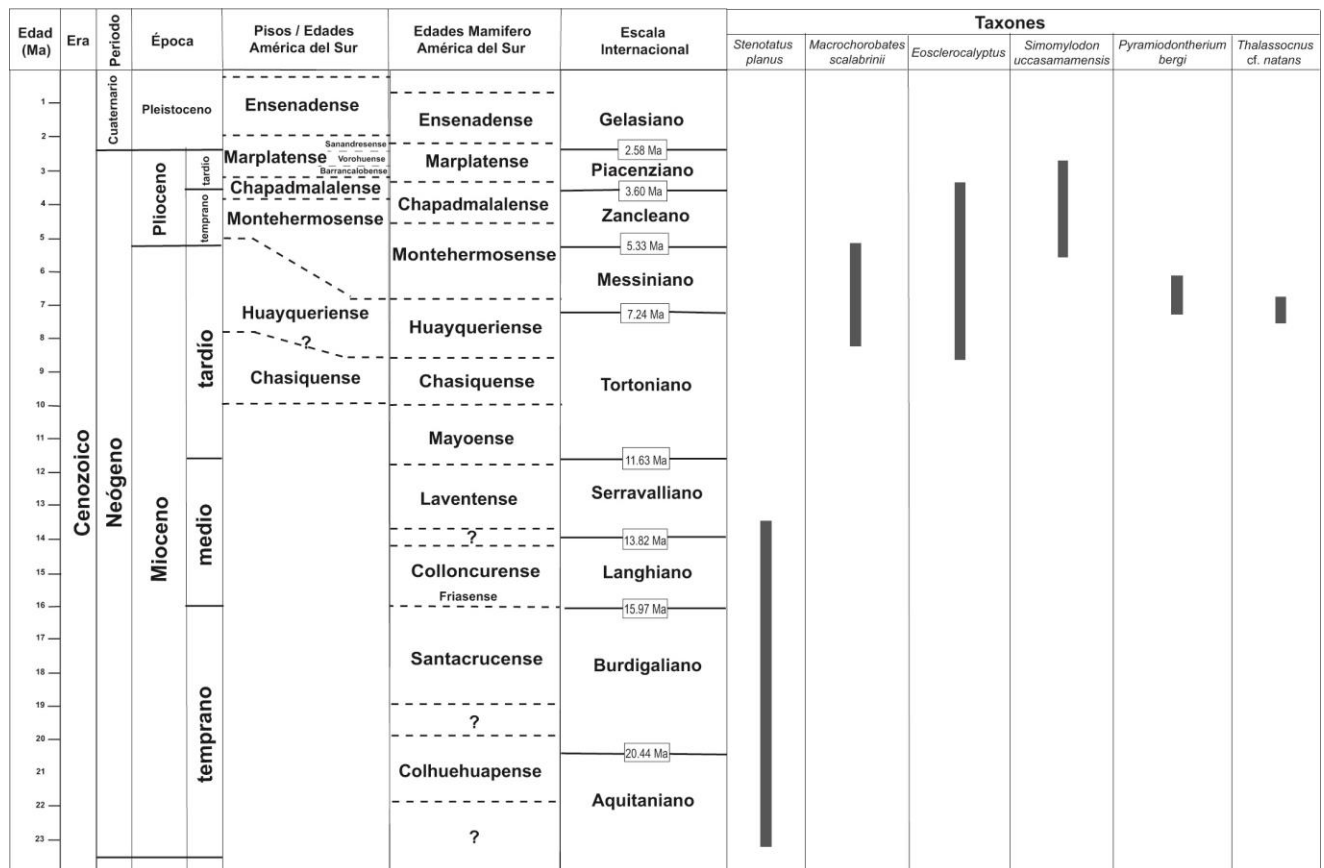


Figura 5.56. Cuadro de distribución temporal de los Xenarthra registrados. El cuadro cronológico general del Neógeno superior (Mioceno–Plioceno) fue modificado de Cione y Tonni (2005), Gaudin y Croft (2015) y Croft (2016).

Posteriormente, y con el objetivo de ampliar las comparaciones llevadas a cabo en el análisis anterior y de actualizar el conocimiento de la diversidad de géneros de mamíferos continentales presentes en las localidades en estudio, así como de rever si las relaciones establecidas por la fauna de xenartros coinciden teniendo en cuenta a la totalidad de faunas de mamíferos a nivel genérico (Apéndice 5), se implementaron dos métodos aplicados para este tipo de comparaciones: un análisis de parsimonia de endemismos (PAE por sus siglas en inglés *Parsimony Analysis of Endemicity*) y un análisis de similitud. Para ambos se

construyó una matriz de presencias (1) y ausencias (0) de géneros, en donde las columnas representaron los taxones (caracteres) y las filas las áreas comparadas (unidades geológicas). A partir de los resultados obtenidos de la comparación entre los xenartros y viendo la amplitud temporal que abarca la Formación Tafna, se optó por analizarla teniendo en cuenta los miembros por separado, Formación Tafna miembro inferior, presentes en la localidad fosilífera de Calahoyo y Formación Tafna miembro superior presentes en la localidad fosilífera de Casira.



Figura 5.57. Mapa de ubicación de las unidades fosilíferas del Mioceno-Plioceno analizadas mediante análisis de PAE y similitud.

Análisis de parsimonia de endemismos

Como resultado del PAE (Apéndice 3.A) se obtuvieron 2 árboles de máxima parsimonia con una longitud de 124 pasos, un Índice de Consistencia (CI) de 0,560 y un Índice de Retención (RI) de 0,583. En ambos árboles, las unidades bajo estudio correspondientes a la Formación Tafna, mantienen las mismas relaciones. Sin embargo, la posición de la Formación nov. cambia. Se observa que los diferentes clados presentan varios géneros que les dan sustento (“sinapomorfías”), aunque también es alto el número de “homoplasias”, las cuales se pueden interpretar como faltas en el registro o como extinciones locales. Por esta razón, en la descripción se mencionan solo los géneros exclusivos de cada clado.

El primer árbol (Fig. 5.57) presenta una politomía en la base, incluyendo tres grandes agrupaciones, que incluye la Unidad hipotética ((Formación nov. (Formación Chucal (Loc. Cerdas (Formación Nazareno, Loc. Quebrada Honda)))) (Formación Tafna miembro sup. (Formación Umala, Loc. Inchasi)) (Formación Tafna miembro inf. (Loc. Corral Quemado (Formación Chiquimil, Formación Andalhuala) (Formación Monte Hermoso, Formación Chapadmalal)))). En la descripción se mencionan solo los nodos que presentan géneros exclusivos. Por un lado, el nodo C se encuentra constituido por la (Loc. Cerdas, Formación Nazareno, Loc. Quebrada Honda) soportado por la presencia de *Xyophorus* y *Plesiotypotherium*. El nodo E está a su vez formado por (Formación Tafna miembro sup., Formación Umala, Loc. Inchasi) definido por la presencia de *Simomyiodon* y *Posnanskytherium*. El nodo I (Formación Chiquimil, Formación Andalhuala, Formación Monte Hermoso, Formación Chapadmalal) está soportado

por la presencia de *Cardiomyx* y *Chorobates*; por otro lado el nodo J (Formación Andalhuala y Formación Chiquimil) se soporta por la presencia de *Tetrastylus*, *Protabrocoma*, *Stromaphorus*, *Chasicotatus*, *Paraeuphractus*, *Toxodontherium* y *Typotheriopsis*; en tanto que el nodo K (Formación Monte Hermoso, Formación Chapadmalal) queda definido por *Thylatheridium*, *Telicomys*, *Lagostomus*, *Eumysops*, *Microcavia*, *Actenomys*, *Necomys*, *Diheterocnus*, *Plohophoroides*, *Doellotatus*, *Ringueletia*, *Toxodon* y *Argyrolagus*.

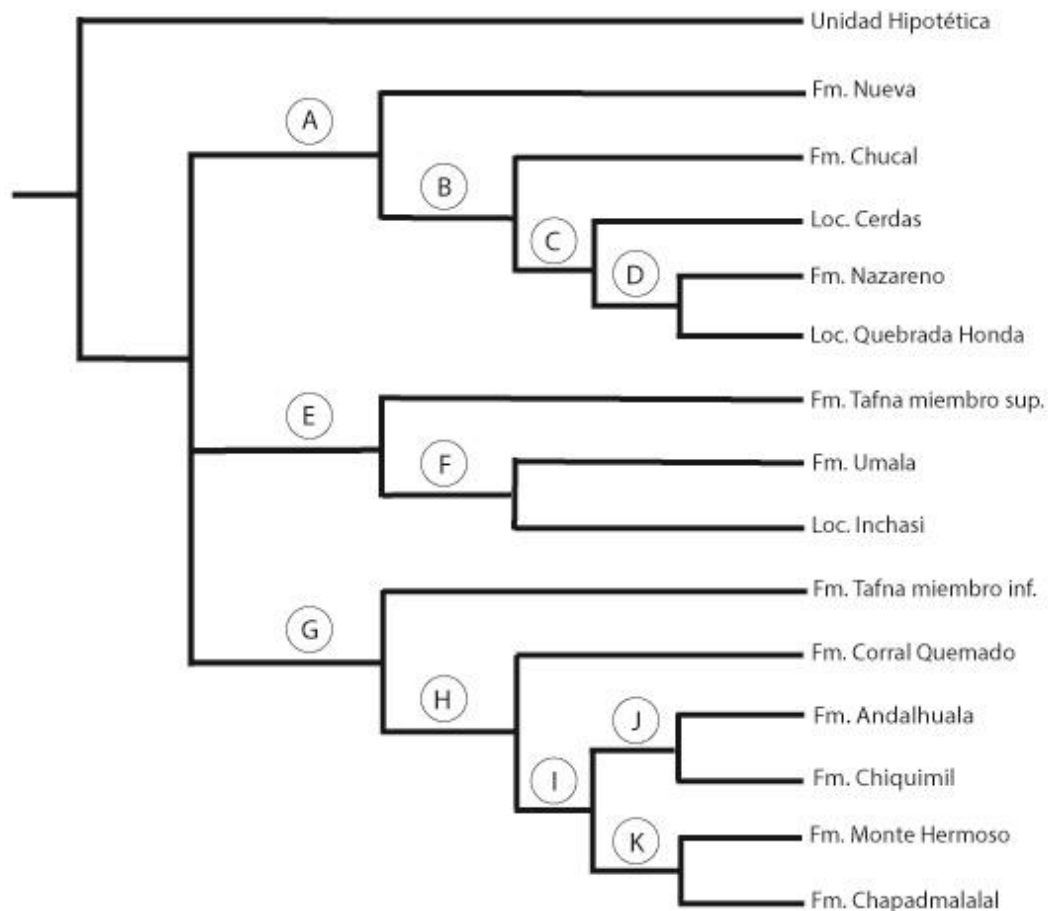


Figura 5.58. Primer cladograma de máxima parsimonia obtenido con PAE

Por otro lado, el segundo árbol más parsimonioso obtenido (Fig. 5.58) conserva en su mayoría la topología presente en el primer árbol, repitiendo la

politomía basal Unidad hipotética ((Formación Chucal (Loc. Cerdas (Formación Nazareno, Loc. Quebrada Honda))) (Formación Tafna miembro sup. (Formación Umala, Loc. Inchasi)) (Formación nov. (Formación Tafna miembro inf. (Formación Corral Quemado (Formación Chiquimil, Formación Andalhuala) (Formación Monte Hermoso, Formación Chapadmalal)))))). En este sentido, recupera la topología de los nodos D y E, y la posición de las unidades allí incluidas, demostrando la estabilidad de esta agrupación. Sin embargo, difiere del árbol anterior en la posición de la Formación nov. Así, esta unidad pasa a ocupar la posición más basal dentro del nodo F. Por su parte, el nodo A queda constituido por la Formación Chucal, la Loc. Cerdas, la Formación Nazareno y la Loc. Quebrada Honda.

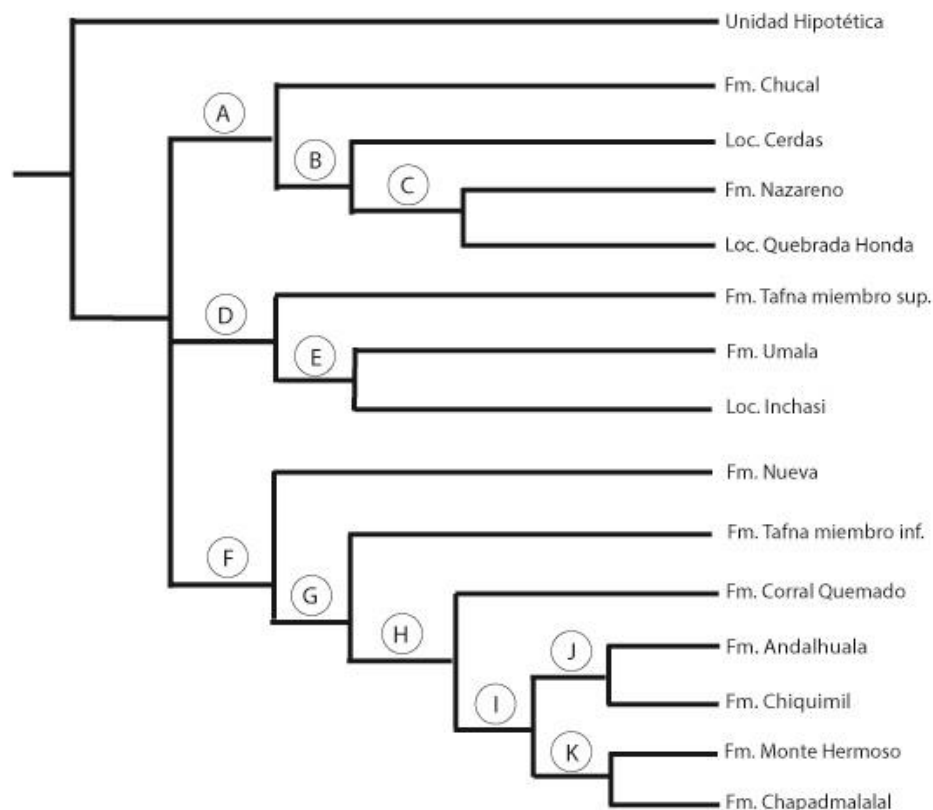


Figura 5.59. Segundo cladograma de máxima parsimonia obtenido con PAE

Por último, a partir de la topología del árbol de consenso estricto (Fig. 5.59) se obtuvo: Unidad hipotética (Formación nov (Formación Chucal (Loc. Cerdas (Formación Nazareno, Loc. Quebrada Honda))) (Formación Tafna miembro sup. (Formación Umala, Loc. Inchasi)) (Formación Tafna miembro inf. (Formación Corral Quemado (Formación Chiquimil, Formación Andalhuala) (Formación Monte Hermoso, Formación Chapadmalal)))).

En el árbol de consenso estricto (Fig. 5.59, Apéndice 3.B) se observa que el nodo B (loc. Cerdas, Formación Nazareno, loc. Quebrada Honda) se sustenta por la presencia de *Xyophorus* y *Plesiotypotherium*; el nodo D (Formación Tafna miembro sup., Formación Umala, loc. Inchasi) (Jackknife del 50%) queda definido por la presencia de *Simomyiodon* y *Posnanskytherium*; el nodo H (Formación Chiquimil, Formación Andalhuala, Formación Monte Hermoso, Formación Chapadmalal) soportado por la presencia de *Cardiomyis* y *Chorobates*; el nodo I (Formación Andalhuala, Formación Chiquimil) *Tetrastylus*, *Protabrocoma*, *Stromaphorus*, *Chasicotatus*, *Paraeuphractus*, *Toxodontherium* y *Typotheriopsis*; en tanto que el nodo J (Formación Monte Hermoso, Formación Chapadmalal) queda definido por *Thylatheridium*, *Telicomys*, *Lagostomus*, *Eumysops*, *Microcavia*, *Actenomys*, *Necromys*, *Diheterocnus*, *Plohophoroides*, *Doellotatus*, *Ringueletia*, *Toxodon*, *Argyrolagus*. En el árbol de consenso estricto es observable que la Formación nov. no se encontró agrupada en ninguno de los clados obtenidos.

Así, se observa que aun teniendo en cuenta a toda la fauna de mamíferos presentes en las diferentes formaciones y localidades fosilíferas, las unidades presentes en la localidad fosilífera de Calahoyo (Formación nov. y Formación

Tafna miembro inf.) siguen estando más relacionadas con aquellas localidades fosilíferas del Noroeste de Argentina, mientras que las unidades presentes en la localidad fosilífera de Casira (Formación Tafna miembro sup.) muestran una mayor relación con las localidades y formaciones de Bolivia.

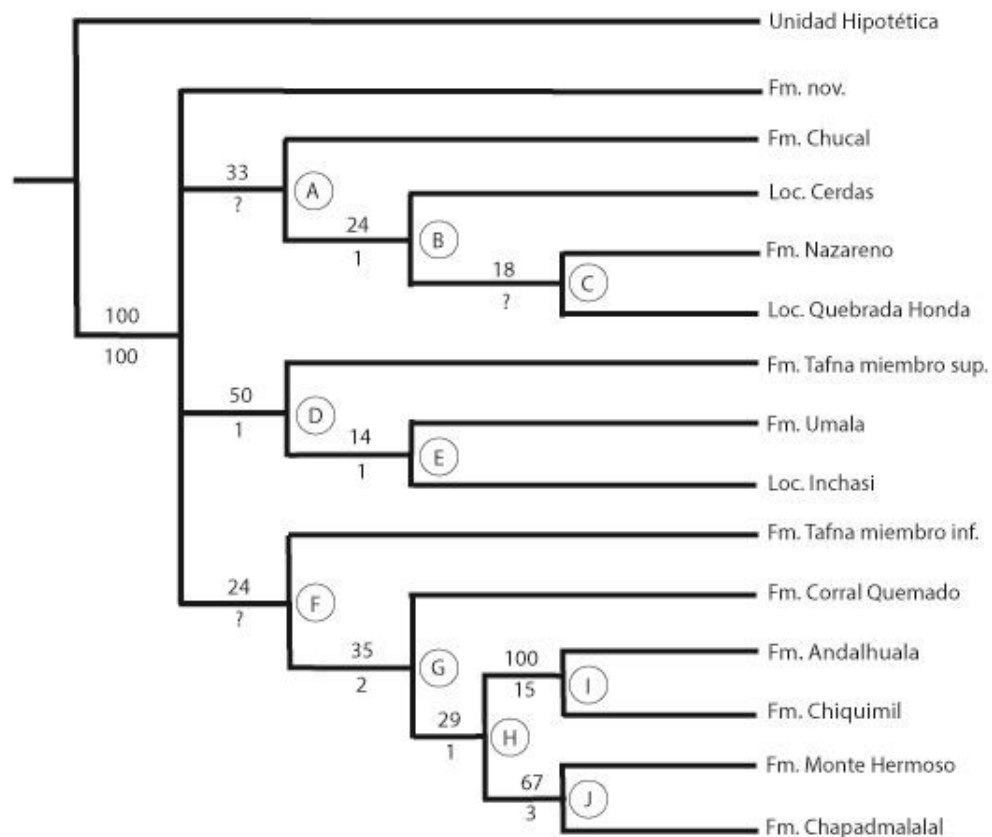


Figura 5.60. Cladograma de consenso obtenido con PAE. Árbol que muestra las relaciones entre las asociaciones de mamíferos analizadas. Las letras A-J indican los nodos. Los valores de Jackknife se muestran sobre las ramas y los valores de Bremer support por debajo de estas.

Análisis de similitud

Las relaciones de similitud entre las asociaciones faunísticas se indican en la Figura 5.60. En este se diferenciaron dos grandes grupos: El primero (A), presenta el núcleo de mayor similitud formado por Loc. Cerdas (7 especies) y

Formación Nazareno (8), que comparten cinco taxones (*Xyophorus*, *Stenotatus*, *Hegetotherium*, *Juchuysillu* y *Plesiotypotherium*), estos a su vez se relacionan con la Formación nov. sección inf. (2), Formación Chucal (12) y con menor similitud con la Loc. Quebrada Honda (25). El segundo grupo (B) incluye tres subgrupos. El primero B1 presenta un núcleo de mayor similitud constituido por Formación Tafna miembro sup. (5) y Formación Umala (14), que comparten cuatro géneros (Tabla 2), que se unen con la Loc. de Inchasi (12), compartiendo taxones como *Posnanskytherium* y *Simomyiodon*. El segundo subgrupo B2, está constituido por dos núcleos de mayor similitud uno está formado por la Formación Monte Hermoso (66 especies) y Formación Chapadmalal (41), que comparten 34 taxones, y relacionados a su vez con el segundo núcleo de mayor similitud constituido por Formación Chiquimil (26) y Formación Andalhuala (38) que comparten 17 géneros entre ellos (Tabla 2). A su vez, ambos núcleos se encuentran relacionados con Formación Corral Quemado (17) por la presencia de *Eosclerocalyptus*. El subgrupo B3, constituido por la Formación nov. sección sup. (2) y la Formación Tafna miembro inf. (3) en las que se ha encontrado presente *Macrochorobates*.

	Chi	An	CQ	MH	Ch	T. inf.	T. sup.	NF inf.	NF sup.	Chu	Ce	N	QH	In	Um
Chi	26	17	3	11	8	2	0	0	1	0	0	0	0	3	2
An	0,354	38	11	20	14	3	1	0	1	0	0	0	1	2	5
CQ	0,076	0,232	17	9	7	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1
MH	0,137	0,243	0,128	66	34	2	1	0	1	0	0	0	0	6	7
Ch	0,133	0,215	0,142	0,478	41	2	0	0	1	0	0	0	0	7	8
T. inf.	0,071	0,078	0,058	0,03	0,047	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0
T. sup.	0	0,023	0	0,014	0	0	5	0	0	0	0	0	0	2	4
NF inf.	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	1	2	1	0	0
NF sup.	0,074	0,052	0	0,031	0,023	0,25	0	0	2	0	0	0	0	0	0
Chu	0	0	0	0	0	0	0	0,166	0	12	2	2	3	0	0
Ce	0	0	0	0	0	0	0	0,125	0	0,117	8	5	2	0	0
N	0	0	0	0	0	0	0	0,25	0	0,25	0,363	9	4	0	0
QH	0	0,016	0,025	0	0	0	0	0,038	0	0,088	0,066	0,137	25	0	0
In	0,083	0,041	0,038	0,085	0,152	0	0,133	0	0	0	0	0	0	12	5
Um	0,051	0,106	0,035	0,098	0,17	0	0,266	0	0	0	0	0	0	0,238	14

Tabla 2. Matriz indicando la riqueza de taxones compartidos por las asociaciones de mamíferos analizadas (en negrita en diagonal superior derecha) y distancia a partir del complemento del índice de similitud de Jaccard (1-S) (parte inferior-izquierda de la diagonal). La diagonal indica la riqueza de taxones en cada tramo. **Abreviaturas:** Asociaciones de mamíferos analizadas: An, Fm. Andalhuala; Ce, Loc. Cerdas; Ch, Fm. Chapadmalal; Chi, Fm. Chiquimil; Chu, Fm. Chucal; CQ, Fm. Corral Quemado; FN inf., Formación nov. (sección inferior); FN sup., Formación nov. (sección superior); In, Loc. Incasi; MH, Fm. Monte Hermoso; N, Fm. Nazareno; QH, Loc. Quebrada Honda; T inf., Fm. Tafna (miembro inf.); T sup., Fm. Tafna (miembro sup.); Um, Fm. Umala.

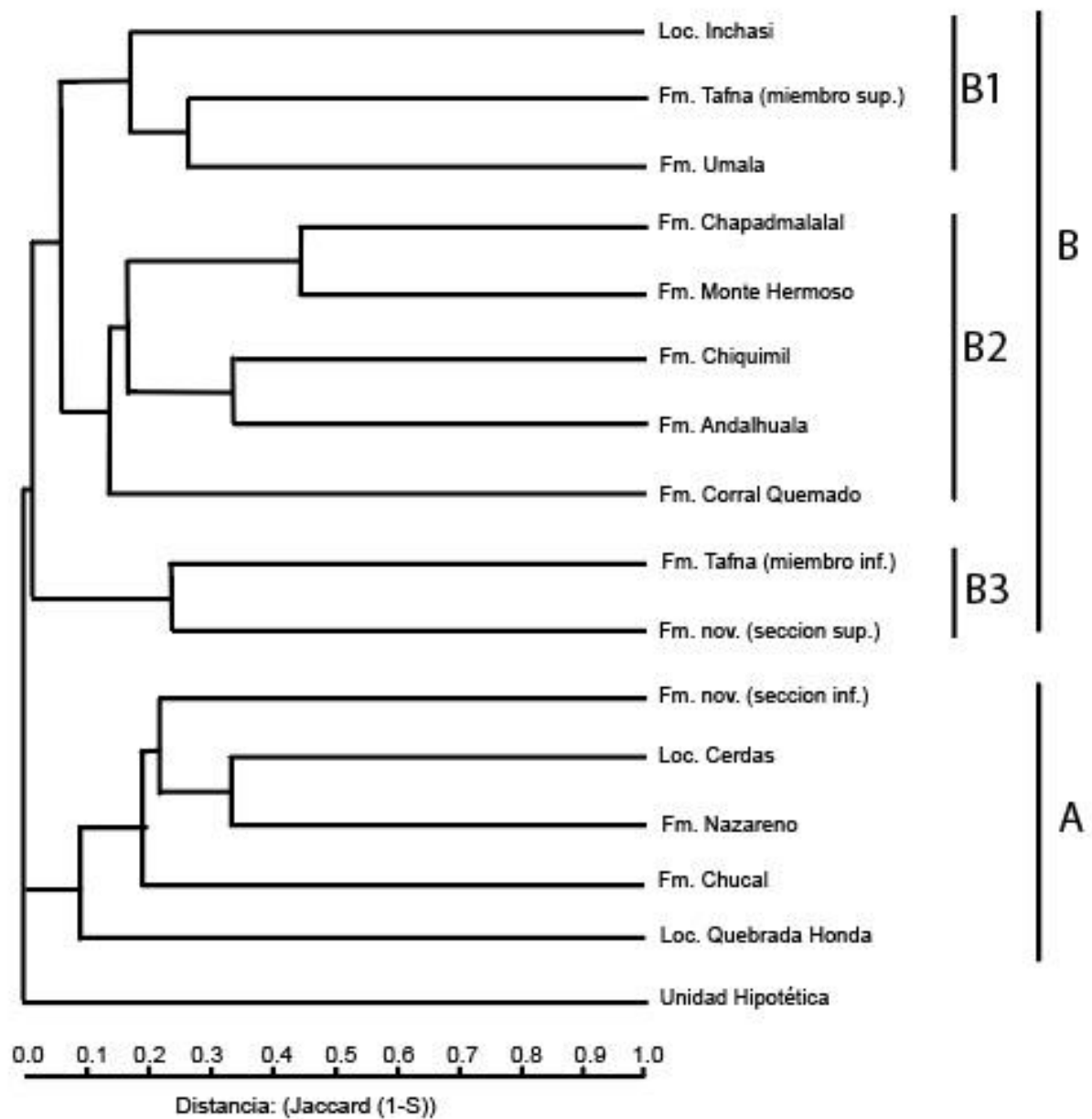


Figura 5.61. Dendrograma de similitud usando el coeficiente de Jaccard y el método UPGMA (correlación cofenética=0.9132) comparando las diferentes asociaciones de mamíferos analizadas. Las letras (A-B) indican los grupos y (A/ B1-B2-B3) subgrupos.

Capítulo VI

Discusión

VI. Discusión

VI.1. Geografía y estratigrafía del área del estudio

El análisis de las sucesiones sedimentarias efectuado en el marco de este trabajo de Tesis Doctoral en las localidades de Calahoyo y Casira (provincia de Jujuy) indica que éstas pueden ser divididas en dos unidades, de base a techo: a) una unidad inferior expuesta en la localidad fosilífera de Calahoyo y que representa una nueva formación, cuya sección inferior es asignable al Mioceno medio y una sección superior asignable al Mioceno superior de acuerdo a los registros paleontológicos asociados; y b) una segunda unidad expuesta en ambas localidades fosilíferas (Casira y Calahoyo), asignada en este trabajo de tesis y por diferentes autores a la Formación Tafna (e.g. Camacho et al., 2015a,b; Zurita et al., 2017; Quiñones et al., 2019), unidad definida originalmente por Turner (1964) y correlacionable al lapso Mioceno superior-Plioceno.

Desde una perspectiva paleoambiental, tanto la Formación nov como el miembro superior de la Formación Tafna se corresponden principalmente con ambientes de abanicos aluviales distales en los que se observan distintos depósitos aluviales, eólicos, paleosuelos, eventos de crecida y algunos eventos volcánicos. A diferencia de estos el miembro inferior de la Formación Tafna está conformado por potentes secuencias de conglomerados/brechas que son interpretadas como flujos de escombros propios de un ambiente de abanico proximal, lo cual implicaría para ese lapso un cambio muy importante en las condiciones estructurales de la cuenca.

Desde un punto de vista litológico, los depósitos de la Formación nov. expuestos en la localidad fosilífera de Calahoyo presentan similitudes con algunas de las unidades geológicas geográficamente cercanas, particularmente con aquellas de los miembros medio y superior de la Formación Nazareno (sur de Bolivia). Éstos se encuentran conformados por gruesos estratos de limolitas marrón rojizo con intercalaciones de delgados niveles estratos de conglomerados, y por depósitos tufíticos intercalados con depósitos rojizos de limolitas y fangolitas, en los cuales se encuentran los principales estratos fosilíferos (Oiso, 1991), de manera similar a lo observado en las sucesiones sedimentarias de la Formación nov. sección inferior de la localidad fosilífera de Calahoyo. Además, el contenido paleontológico es similar, compartiendo la presencia de algunos taxones como *Stenotatus* (Cingulata, Dasypodidae) y *Prolagostomus* (Rodentia, Chinchillidae). Por otra parte, en el sur de Bolivia, además de la Formación Nazareno, existen otras localidades asignadas al Mioceno Medio con las que presenta similitudes paleofaunísticas, como Cerdas (Croft et al., 2009, 2016) y Quebrada Honda (Croft, 2007).

En lo que respecta a la Formación Tafna, Turner (1964: 36) mencionó en su descripción original que ésta *“corresponde a un complejo integrado por sedimentos clásticos finos, de estratificación igualmente fina, y petrográficamente compuesto de ceniza volcánica”, la cual “en las inmediaciones de Calahoyo, muestra varios retazos de superficie muy reducida” y que “en la base se observa una camada conglomerádica, más bien brechosa, que se pierde paulatinamente hacia arriba, pero no siempre está presente”*. Estas características han permitido a distintos autores (ver, entre

otros, Rubiolo et al., 2003; Camacho et al., 2015a,b) asignar al miembro superior de la localidad fosilífera de Calahoyo y, sobre todo en la localidad fosilífera de Casira, a la Formación Tafna.

En este sentido, Zurita et al (2017) dividieron la Formación Tafna en dos miembros, uno inferior conformado por gravas y areniscas depositadas en ambientes de abanicos aluviales, y un miembro superior formado por grandes depósitos de dunas con intercalaciones de estratos de tufitas. Las observaciones realizadas en el marco de este trabajo de tesis coinciden con aquellas de Zurita et al. (2017). Esta formación se extiende ampliamente del lado boliviano, donde es denominada Formación Casira (o Kasira) por Claure (1969), quien también describe para ella dos miembros, aunque como surge de la descripción del autor, no presentan las mismas características litológicas que las mencionadas por Zurita et al. (2017), probablemente relacionado con cambios laterales de facies. Sin embargo, sí coinciden con las breves descripciones litológicas provistas por Anaya (1989) y Cerdeño et al. (2012), quienes además infieren, a través del registro de *Plesiotypotherium casirensense* (Notoungulata, Mesotheriidae), en la Formación Casira una edad correlacionable al Mioceno superior. Esta interpretación cronológica coincide con lo sugerido por Zurita et al. (2017) a través del registro de xenartros como *Pyramiodontherium*, *Macrochorobates* y *Eosclerocalyptus*. Sobre la base de estos registros, Zurita et al. (2017) infirieron una antigüedad correspondiente al lapso Mioceno superior–Plioceno para la secuencia sedimentaria correspondiente a la Formación Tafna expuesta en las localidades fosilíferas de Calahoyo y Casira.

Un aspecto importante a considerar en el desarrollo de estas unidades litológicas y de los ensambles paleofaunísticos registrados es la altitud a la cual se depositaron. Cabe destacar que existe gran controversia sobre la altitud inferida a partir de diferentes proxies (isótopos de oxígeno, requerimientos paleoecológicos de los taxones registrados, etc.) y de las distintas regiones consideradas. Esta controversia resulta esperable dado que el Plateau Altiplano-Puna no solo ha tenido un comportamiento diferente que la Cordillera Oriental, en donde se encuentran distintos sitios fosilíferos (Quebrada Honda, Bolivia y Quebrada de Humahuaca, Argentina) con los cuales generalmente se comparan las faunas, sino que además ha tenido un comportamiento diferencial a lo largo de toda su extensión tanto cronológica como geográfica. Garzione et al. (2014) indicaron, por ejemplo, que el momento del levantamiento de la superficie en el Altiplano sur precedió al Altiplano norte-central. Sin embargo, y más allá de las variaciones temporales y de magnitud, hay cierto consenso en que los principales pulsos han tenido lugar durante el Mioceno inferior–medio, el Mioceno superior, y el Plioceno–Pleistoceno (Jordan et al., 2010).

Para el Mioceno medio en particular, momento en el cual se deposita la Formación nov., que aflora en los estratos basales de la localidad fosilífera de Calahoyo, Jordan et al. (2010) y Garzione et al. (2014) indican que la región sur del Altiplano y la Cordillera Oriental experimentó un ascenso de $1,9 \pm 0.7$ km, lo cual fue posteriormente discutido por Cadena et al. (2015), quien a partir de los requerimientos de tortugas registradas en Quebrada Honda, ubicada en la Cordillera Oriental, indicaron que durante el Mioceno medio las alturas en ese

sitio fueron menores a 1.000 m s.n.m., es decir considerablemente más bajas que las interpretadas a través de isótopos estables (Garziona et al., 2014). Por su parte, para el mismo lapso, pero en la región de Salla en la parte norte del Altiplano boliviano, Leier et al. (2013) interpretan un ascenso desde los 0–1,5 km a los ~2.500 m s.n.m. Considerando esto, es posible inferir que el área de las localidades fosilíferas de Casira y Calahoyo tuvo una altura estimada de entre 1.000 y 2.000 metros de altitud durante el Mioceno medio.

Como se mencionó anteriormente, el miembro inferior de la Formación Tafna presenta potentes depósitos de conglomerados asignados al Mioceno superior, cuya presencia implica un cambio muy importante en las condiciones estructurales de la cuenca. Esto se condice con el elevamiento experimentado en ese lapso, tanto por la región sur del Altiplano, como por la Cordillera Oriental adyacente (Jordan et al., 2010; Garziona et al., 2014), que habría ascendido hasta aproximadamente los 1.200 m s.n.m, situación que seguramente determinó importantes cambios en relación a temperatura, precipitaciones, composición y ecología de las comunidades (Garziona et al., 2014).

En este escenario, los materiales recuperados por Zurita et al (2017) y que permitieron asignar la edad a los depósitos de conglomerados, corresponden justamente al miembro inferior de la Formación Tafna. Al momento de la depositación del miembro superior en el Plioceno, la región ya presentaba aproximadamente las altitudes actuales (ca. 3.600-3.400 m s.n.m).

Esto implica que a lo largo de la secuencia sedimentaria bajo análisis la región experimentó una variación de altitud entre 1.000 y 2.000 m s.n.m. para

la asociación registrada en la Formación nov. y la base del miembro inferior de la Formación Tafna, y de más de 3.000 m s.n.m. para el miembro superior de la Formación Tafna que aflora en Casira.

VI.2. Análisis de los registros geográficos, estratigráficos y ambientales de los taxones reconocidos

Por otro lado, y desde una perspectiva paleofaunística, los resultados presentados en esta tesis para las secuencias neógenas de la Puna Oriental en Argentina, incrementan significativamente la diversidad de Xenarthra en esta región previamente muy poco conocida, en tanto anteriormente el único registro correspondía a Zurita et al. (2017) en el que daban a conocer los primeros ejemplares para la localidad fosilífera de Calahoyo: *Pyramiodontherium bergi* (Folivora, Megatheriinae), *Macrochorobates chapadmalensis* (Cingulata, Dasypodidae) y *Eosclerocalyptus* sp. (Cingulata, Glyptodontidae). Sobre esta base, la edad propuesta por los autores para los niveles portadores de fósiles es estimada como Mioceno superior–Plioceno.

La asociación faunística reconocida para la Formación nov. que aflora en la localidad fosilífera de Calahoyo, incluye los xenartros *Stenotatus planus* y *Macrochorobates scalabrinii*, asociados a roedores como *Prolagostomus* y *Neophanomys*. *Stenotatus planus* y *Prolagostomus* fueron registrados en la sección inferior de la Formación nov., caracterizada por sedimentitas, areniscas-limosas, de coloración rojiza. Desde el punto de vista biocronológico y paleobiogeográfico, la presencia de *Stenotatus planus* es muy significativa en estos niveles. Este taxón presenta un biocrón que se extiende desde el

Mioceno temprano al Mioceno medio (ver González-Ruiz, 2010) en latitudes medias y altas. Si bien sus principales registros están centrados en la Formación Cerro Boleadoras en la Patagonia argentina (ver Scillato-Yané y Carlini, 1998), Oiso (1991) también reporta su presencia en la Formación Nazareno correspondiente al Mioceno inferior–medio (ca. 16–15 Ma Croft et al., 2020). Por su parte, Croft et al. (2004, 2007, 2009, 2016) dan a conocer el registro de *Stenotatus planus* en la Formación Chucal, al norte de Chile, Mioceno inferior (ca.18,5–17,5 Ma, Croft et al., 2004, 2007) y en la localidad de Cerdas al sur de Bolivia, Mioceno inferior–medio (con fechas radiométricas de 16,3–15,1 Ma, MacFadden et al., 1995; Croft et al., 2009)

Desde un punto de vista anatómico, el espécimen registrado en Calahoyo posee una marcada similitud con el material estudiado por Croft et al. (2009, 2016). Este último fue asignado en un principio a *Stenotatus planus* (ver Croft et al. 2009) y reasignado años después a *Eutatini* n. gen. n. sp. (ver Croft et al., 2016). Sin embargo, a partir de las observaciones llevadas a cabo en el marco de esta tesis, se propone que tanto el ejemplar JUY-P-0091 como UATF-V-000869 (proveniente de la localidad de Cerdas) corresponden a *Stenotatus planus*.

Por otra parte, como se mencionó anteriormente, junto a *Stenotatus planus* fue hallado en asociación estratigráfica un roedor asignado a *Prolagostomus*, género que posee un biocrón correspondiente al Mioceno temprano–medio y una amplia distribución geográfica. Sus registros incluyen la Patagonia argentina, encontrándose también en Quebrada Honda (Croft et al., 2011) y en Cerdas (Croft y Anaya, 2008), ambas localidades al sur de Bolivia.

Los restantes taxones reconocidos en esta tesis proceden de la sección superior de la Formación nov., compuesta por sedimento limoso y areniscas-limosas rojizas, entre los que se intercalan depósitos con laminación planar y entrecruzada. De estos niveles provienen *Macrochorobates scalabrinii* y *Neophanomys* (Rodentia, Octodontidae), la asociación de estos taxones sugiere que los depósitos más superiores de la nueva formación se extienden en edad hasta el Mioceno superior. Desde el punto de vista geológico, como se indicó anteriormente, la evidencia sugiere hasta el Mioceno medio una relativa estabilidad tectónica, infiriendo para el área en cuestión, una altitud cercana a los 1.000 m s.n.m. (Leier et al., 2013; Cadena et al., 2015)

Por otro lado, teniendo en cuenta la evidencia de mamíferos fósiles, y los estudios fitolíticos entre los que se han identificado gramíneas, sobre todo las tipo C3 (Pooide y Stipoideae), morfotipos de Dicotiledóneas herbáceas/leñosas, algunos restos de palmeras y Podostemaceae, junto a un número significativo de elementos no fitolíticos como frústulos de Bacillariophyceae, quistes de Chrysophyceae y espículas de esponjas (ver Contreras et al., 2019), se ha podido interpretar para estos estratos el desarrollo de ambientes tropicales/subtropicales, coincidiendo con la finalización del óptimo climático del Mioceno Medio (OCMM; ver Zachos et al., 2001, 2008).

El OCMM ocurrió hace ca. 15 Ma y representa un evento de calentamiento en latitudes medias, asociado a un aumento de la temperatura relativa de ~6°C con respecto a la actual (You et al., 2009). Este tipo de ambientes asignables al mismo lapso también ha sido identificado más al sur, en diversas localidades y unidades correspondientes al Mioceno inferior-medio

(formaciones Anta y San José) del noroeste de Argentina (provincias de Tucumán y Salta), en las que Anzótegui et al. (2017) describieron condiciones paleoclimáticas similares, representadas por comunidades vegetales heterogénea relacionadas a ambientes cálidos y húmedos, pero estacionalmente secos. Esta vegetación se extendió hacia el sur, existiendo elementos tropicales incluso en la Patagonia (Barreda et al., 2007).

A su vez, de los estratos superiores de la localidad fosilífera de Calahoyo (aquí interpretados como correspondientes al miembro inferior de la Formación Tafna) la presencia del dasipódido *Macrochorobates scalabrinii* y el perezoso *Pyramiodontherium bergi*, permite asignar una edad correlacionable al Mioceno superior para este miembro. En este escenario, la presencia de *Macrochorobates scalabrinii* sugiere condiciones climáticas templado-cálidas y ambientes abiertos, semiáridos, con el desarrollo de pastizales o áreas parcialmente forestadas (Contreras et al., 2013). Si bien no hay estudios paleoecológicos relacionados a *Pyramiodontherium*, el registro de este Megatheriinae sugiere el desarrollo de áreas arboladas (Scillato-Yané et al., 1995). Ambos taxones (*Macrochorobates scalabrinii* y *Pyramiodontherium bergi*) exhumados de los niveles superiores de Calahoyo, sugieren condiciones climáticas y ambientales diferentes a la de los niveles basales, con el inicio del desarrollo de condiciones más xéricas y con temperaturas un poco más frías que las inferidas para los niveles inferiores de Calahoyo. Cabe destacar, desde una perspectiva paleobiogeográfica, que éstos representan los registros más septentrionales de ambas especies.

Esta interpretación encuentra también sustento desde el punto de vista tectónico. En este momento el diastrofismo andino, provocado por la Fase Quechua, estimuló la formación de nuevos hábitats (ver Yrigoyen, 1979). Bajo su influencia, las extensas áreas ocupadas por el “mar paranaense” se ven sucedidas por extensas llanuras dando origen al periodo conocido como la “Edad de las Planicies Australes” (ver Pascual y Bondesio, 1982; Pascual et al., 1996; Ortiz-Jaureguizar, 1998). Esto resulta plenamente congruente con nuestras interpretaciones, teniendo en cuenta que los estudios fitolíticos llevados a cabo en el lugar de estudio revelaron la presencia de abundantes elementos de Dicotiledóneas y gramíneas C3, rara presencia de Podostemaceae y no fitolitos; pero con abundancia de globulares de palmeras (Contreras et al., 2019). En este lapso, el noroeste de la Argentina presentaba taxones de plantas neotropicales y la vegetación se caracterizaba por un equilibrio entre las comunidades herbáceo-arbustivas xéricas y los bosques higrófilos (Barreda et al., 2007). Esta variedad de paleocomunidades se habría desarrollado bajo un clima cálido con períodos de estacionalidad seca (Anzótegui et al., 2017). Esto podría ser parte de la evidencia del posterior evento al OCMM, mediante el enfriamiento del clima global, proceso que se ha denominado Transición Climática del Mioceno Medio (TCMM) (Flower y Kennett, 1994).

En síntesis, los depósitos sedimentarios de la localidad fosilífera de Calahoyo sugieren un lapso correspondiente al Mioceno medio–Mioceno superior, probablemente involucrando el final del Óptimo climático del Mioceno Medio (OCMM) y Transición Climática del Mioceno Medio (TCMM). Por otra

parte, y desde una perspectiva paleobiogeográfica, y teniendo en cuenta que algunos taxones como *Stenotatus planus*, *Prolagostomus* sp. y *Macrochorobates scalabrinii* se encuentran ampliamente distribuidos y que hasta ese momento no existían grandes barreras geográficas, permite plantear la posibilidad de una mayor comunicación biogeográfica de estas áreas con las regiones del sur de Sudamérica.

Por otro lado, la localidad fosilífera de Casira se encuentra ubicada a unos 9 km en línea recta de la localidad fosilífera de Calahoyo. En este lugar se encuentra expuesto el miembro superior de la Formación Tafna, caracterizado por cuerpos tabulares de sedimentitas a muy finos correspondientes en su mayoría a los niveles fosilíferos, intercaladas con algunos estratos de areniscas conglomerádicas. La diversidad de Xenarthra reconocida hasta ahora es completamente diferente a la de Calahoyo y se encuentra restringida a perezosos terrestres asignados a *Thalassocnus* cf. *natans*, Mylodontidae indet., *Simomylodon* sp. y *Simomylodon uccasamamensis*. Como se mencionó en el capítulo anterior, este último taxón presenta una distribución geográfica y estratigráfica restringida a las localidades del Altiplano de Bolivia desde el Mioceno superior hasta el Plioceno superior, con una extensión temporal de 5,3–2,6 Ma (Boscaini et al., 2019). Un aspecto interesante es la presencia del primer registro certero de un osículo dérmico asociado a los materiales asignados a *Simomylodon uccasamamensis* (JUY-P-0089). A su vez, es el registro más antiguo de esta estructura en los perezosos, siendo anteriormente reconocido por Nasif et al. (2008) en los niveles Mioceno—Plioceno del

noroeste de Argentina, asignados a un *Mylodontinae* indet. dado a que se encontraron aislados.

Un hallazgo particular está dado por la presencia del género *Thalassocnus*, con notables implicancias biogeográficas y, posiblemente, paleoambientales. Este taxón había sido considerado en principio endémico de la costa sur de Perú (localidad de Sacaco) (De Muizon et al., 2003), extendiéndose temporalmente desde el Mioceno tardío hasta el Plioceno tardío (De Muizon et al., 2004a). Años más tarde su registro fue dado a conocer en la Formación Bahía Inglesa en el área de Caldera (norte-centro de Chile), ampliando su distribución geográfica en más de 1600 km al sur de los registros anteriores.

La localidad fosilífera de Casira de donde ha sido exhumado el ejemplar asignado como *Thalassocnus* cf. *natans*, se encuentra actualmente a 1171 km en línea recta de Sacaco (Perú) y a 752 km de Caldera (Chile). Si bien los registros del género *Thalassocnus* han sido asociados a un estilo de vida mayormente acuático (e.g. De Muizon et al., 2004b), este supuesto ecológico se ha basado principalmente en la asociación de vertebrados marinos (De Muizon y McDonald, 1995).

En este sentido, De Muizon et al. (2003) observaron algunas diferencias en *Thalassocnus natans*, a nivel del cráneo y del radio, con respecto a las otras cuatro especies (*T. antiquus*, *T. littoralis*, *T. carolomartini* y *T. yaucensis*). El análisis filogenético de los *Thalassocninae* llevado a cabo por De Muizon et al. (2003) presentaba dos hipótesis igualmente parsimoniosas: a) favorecía la existencia de un único linaje temporal; b) excluía a *T. natans* del linaje, por la

presencia de algunos caracteres plesiomórficos en relación con *T. antiquus*, implicando una radiación adaptativa de los Thalassocninae (De Muizon et al., 2003). Sin embargo, considerando la pequeña área de distribución conocida para el *Thalassocnus* y los limitados recursos disponibles a lo largo de la costa árida del Perú durante el Mioceno superior–Plioceno, De Muizon et al. (2003) optaron por la hipótesis que implica la existencia de un linaje único y sucesivo, pero sin descartar la posibilidad de un escenario evolutivo más complejo (De Muizon et al., 2003). Recientes estudios indicaron que *Thalassocnus natans* habría tenido una dieta omnívora/frugívora, mientras que tradicionalmente se los ha descrito como especies herbívoras (Esteban-Trivigno, 2011). Congruente con esto, el trabajo llevado a cabo por Amson et al. (2018) ha reconocido que *Thalassocnus natans* no presenta osteoesclerosis y paquiosclerosis poscraneal, y muestra una estructura endocraneal similar a los perezosos terrestres y a los mamíferos en general (e.g. cráneo altamente neummatizado, grandes senos frontales y delgados turbínaes), a diferencia de las otras cuatro especies del género. Sin embargo, tanto el ejemplar colectado en la localidad fosilífera de Casira como el de Chile, a pesar de ser insuficientes para resolver la filogenia, apoyan indirectamente la hipótesis alternativa, al ofrecer una zona geográfica más amplia con numerosas oportunidades para la radiación adaptativa de los Thalassocninae.

A fines del Neógeno (Mioceno superior–Plioceno) la región que se convertiría en la actual Meseta Andina (norte de Argentina y sur de Bolivia) experimentó un rápido levantamiento, acompañado de cambios topográficos, formando una eficiente barrera orográfica (Garzione et al., 2008, 2017;

Anderson et al., 2018). En ese momento la Puna argentina ya presentaba una gran elevación regional, mientras hacia el sur todavía no se registraban grandes variaciones de altura (Garziona et al., 2006, 2007, 2008; Hartley et al., 2007). La consecuencia de este proceso fue un progresivo deterioro climático, con la ocurrencia de grandes extinciones locales de la flora de origen tropical y sustanciales cambios en la composición de la fauna asociada (ver Pascual y Ortiz-Jaureguizar, 1990), lo que determinó a la preponderancia de una biota de origen endémico.

Los estudios fitolíticos en la localidad fosilífera de Casira muestran una variación en la abundancia de fitolitos diagnósticos, algunas con muestras muy ricas y otras con pocos elementos silíceos. En ellas se observó una abundancia de elementos de Dicotiledoneas y gramíneas C3. La mayoría de las muestras está representadas por elementos de Podostemaceae y pocos globulares de palmeras y no fitolitos (Contreras et al., 2019). Esto es congruente con el aumento regional de C3 durante el Plioceno inferior hacia el noroeste de Argentina (Kleinert y Strecker, 2001).

Este tipo de ambiente también es distinguible a partir del registro fósil, en tanto la sucesión sedimentaria en donde se registra *Thalassocnus* cf. *natans* y *Simomyiodon uccasamamensis* es coherente con un clima árido a semiárido, tanto en el sur de Bolivia, así como en el sur del Perú y el norte de Chile (Alpers y Brimhall, 1988; Hartley et al., 2005). En la localidad fosilífera de Casira también se han colectado ejemplares de roedores Octodontidae relacionados a un modo de vida subterráneo y ambientalmente adaptados a climas más secos (Verzi et al., 1991); a estos se suman varios registros de

Prodolichotis, taxón asociado a hábitats de estepas semiáridas, pastizales y desiertos de arbustos espinosos (Dunnum, 2015).

VI.3. Interpretación de los análisis bioestratigraficos

Los resultados obtenidos de los diferentes análisis brindaron evidencia para discutir las relaciones entre las unidades faunísticas planteadas en el capítulo V.2. A partir de los análisis de parsimonia de endemismos, (PAE por sus siglas en inglés *Parsimony Analysis of Endemicity*) efectuado en el marco de este trabajo de tesis doctoral, los resultados han mostrado que las unidades fosilíferas se agruparon teniendo en cuenta las edades de los sitios bajo análisis.

De esta forma, se ha observado que el miembro inferior de la Formación Tafna se agrupó con aquellas unidades Argentinas que presentan una extensión temporal Mioceno superior-Plioceno. Si bien el miembro inferior de la Formación Tafna comparte un mayor número de géneros de mamíferos con la Formación Andalhuala (ver Capítulo V.2, Tabla 2), los resultados del análisis la ubican en la base de todas las asociaciones propuestas para Argentina. Como fuera indicado, la Formación Tafna ha sido referida, sobre la base del contenido fósil, al Mioceno tardío—Plioceno (Zurita et al., 2017). Considerando el hecho de que ambas unidades se hubieran depositado en épocas similares, la relación entre Formación Tafna (miembro inferior) y Formación Andalhuala, podría implicar que en ese momento el NOA formaban parte de un área continua mayor, caracterizadas por condiciones ambientales similares y separadas en términos biogeográficos, de otra gran área ubicada al este de

Argentina, lo que explica la diferencia faunística con respecto a la Región Pampeana. En este sentido, la conexión zoogeográfica se habría desarrollado antes de la finalización del levantamiento andino, que como consecuencia produjo la aridización del área durante el Plioceno (Montero-López et al., 2020). Es de destacar que para el momento de depositación del miembro inferior de la Formación Tafna y la Formación Andalhuala, se han propuesto ambientes similares, caracterizadas por la presencia de especies leñosas (árboles/arbustos) acompañados con un estrato herbáceo abundante, interpretadas con un clima semiárido, pero más húmedo que el actual y con un régimen estacional de lluvias (Bossi y Muruaga, 2009; Contreras et al., 2019).

En cuanto a la Formación Tafna (miembro superior), ésta se encontró asociada a unidades pliocenas, indicando una mayor afinidad con la localidad de Inchasi (Bolivia) y la Formación Umala (Bolivia). Esta asociación constituida por las tres unidades fosilíferas se ve soportado por dos especies sinapomórficas (*Simomyiodon* y *Posnanskytherium*), los que hasta esta contribución solo habían sido encontrados en localidades y formaciones de Bolivia. Estas relaciones a su vez se encuentran reforzadas por aspectos ambientales de dichas unidades fosilíferas. Durante este momento, el levantamiento andino del área ya presentaba aproximadamente las altitudes actuales (ca. 3600-3400 m s.n.m, Jordan et al. 2010; Garzione et al., 2014), lo cual podría haber determinado importantes cambios en relación a temperatura, precipitaciones y composición ecológica de las comunidades (MacFadden et al., 1994; Garzione et al., 2014), con una fauna y flora adaptada a los ecosistemas de altitud (MacFadden et al., 1994; Saint-André et al., 2010;

Contreras et al., 2019), diferenciándose del resto del NOA. Por lo tanto, como ya lo sugieren algunos autores, en este momento se iniciaban las condiciones para los biomas altos andinos modernos (MacFadden et al., 1994, Tejada et al., 2011).

Por último, teniendo en cuenta la posición ocupada por la Formación nov. en los análisis de PAE, se aprecia que esta unidad fosilífera tiende a relacionarse tanto con unidades características del Altiplano Boliviano (Loc. Cerdas, Formación Nazareno y Loc. Quebrada Honda) mediante la presencia de *Stenotatus* y *Prolagostomus*, como con las del NOA a partir de *Macrochorobates* y *Neophanomys* (Formación Chiquimil, Formación Andalhuala y Formación Corral Quemado), es decir que no presenta una posición precisa. Estos resultados se pueden explicar dado que las secciones de la Formación nov. presentan una extensión temporal asignable al Mioceno medio–Mioceno superior, caracterizada por taxones de ambos periodos. Como se mencionó anteriormente, desde una perspectiva paleobiogeográfica, teniendo en cuenta la presencia de algunos taxones con una amplia distribución, y que a nivel geológico esta área no habría sufrido mayores cambios, ni habría sido afectado por grandes barrera geográfica (Montero-López et al., 2020), ha permitido plantear la posibilidad de que haya ocurrido una comunicación biogeográficas entre la región sur de Argentina y Bolivia.

Siguiendo con los análisis de similitud de Jaccard, se observaron dos grandes asociaciones (Capítulo V.2, Fig. 5.60). La primera (A), se encuentra integrada por las unidades del norte de Argentina y sur de Bolivia de edad Miocena. Este grupo se encuentra constituido por la loc. Cerdas, Formación

Nazareno, Formación nov. sección inf., Formación Chucal y loc. de Quebrada Honda, evidenciándose de esta forma una mayor similitud faunística y temporal con las unidades presentes en las latitudes medias. El grupo A mantiene las relaciones, al igual que en el PAE, entre las unidades del Altiplano Boliviano. Sin embargo, a diferencia de este último, se aprecia un núcleo de mayor similitud entre la loc. Cerdas y la Formación Nazareno compartiendo 5 taxones (e.g. *Hegetotherium*, *Plesiotypotherium*, *Juchuysillu*, *Stenotatus*, *Xyophorus*), lo que se encuentra en concordancia con lo indicado por Croft y Anaya (2020) quienes proponen que estas especies presentan una fuerte evidencia biocronológica, por lo que han sugerido que ambos sitios habrían sido coetáneos. Estas dos unidades a su vez presentan similitud con la Formación nov sección inf. de la localidad fosilífera de Calahoyo por la presencia de dos taxones (*Stenotatus* y *Prolagostomus*), al igual que la Formación Chucal con la que también comparten dos taxones. En cuanto a esta última formación, teniendo en cuenta los biocrones de estos taxones (*Stenotatus* y *Hegetotherium*) y las edades estimadas para las unidades de la loc. Cerdas (Mioceno inferior-medio) y la Formación Nazareno (Mioceno inferior-medio?), lleva a suponer que si hubiera alguna relación entre éstas, se corresponderían con los últimos niveles de la Formación Chucal (Mioceno inferior); estos resultados coinciden con las propuestas de otros autores, los que se han basados en el estudio de los notoungulados mesotéridos, sugiriendo hábitats similares (Croft et al., 2004, 2007; Catena et al., 2017). También es destacable que a diferencia de los resultados obtenidos del PAE, Quebrada Honda presenta una menor similitud con las unidades anteriores, y probablemente

esto se deba a que se encuentra caracterizada mayoritariamente por contener una fauna endémica, correspondiéndose a una combinación de diferencias temporales y de hábitats/ambientes (Catena et al., 2017). Sin embargo, este primer gran grupo (A) se puede ver respaldado por el registro fósil así como por estudios sedimentológicos, climáticos y ambientales llevados a cabo por numerosos autores, que exponen cierta similitud entre ellas. Los análisis sedimentológicos han interpretado a estas unidades como depósitos aluviales (Croft et al., 2009; Catena et al., 2016, 2017; Quiñones et al., 2019), en tanto que el registro fósil los ha identificado como ambientes boscosos semi-húmedos a húmedos, con el doble de las precipitaciones actuales (ver Croft et al., 2013, 2016; Catena et al., 2016, 2017; Contreras et al., 2019). A su vez, es destacable que todas estas unidades se encuentran dentro de las latitudes coincidentes con los trópicos (e.g. Kay et al., 1997; Croft, 2007; Tejada et al., 2015; Croft et al., 2016), involucrando muy probablemente el óptimo climático del Mioceno medio (OCMM) (Croft et al., 2016; Contreras et al., 2019; Quiñones et al. 2019).

Por otro lado la agrupación B incluye a aquellas unidades de edades Mioceno superior- Plioceno y presentando tres subgrupos. B2 y B3 agrupa a las unidades fosilíferas de Argentina, mientras que B1 asocia a las unidades del límite Argentina-Bolivia. Este último, al igual que el PAE, agrupó las siguientes unidades: Formación Tafna (miembro superior) con la Formación Umala y la localidad de Inchasi. Tal afinidad faunística, como se expresó anteriormente, puede deberse a una correlación temporal, así como a una similitud y continuidad de ambientes y características ecológicas entre las

localidades consideradas. De esta forma, se considera que esta región comienza a pertenecer al dominio biogeográfico de la Puna.

Desde el punto de vista cronológico, el miembro superior de la Formación Tafna no dispone de dataciones; sin embargo, las dos unidades fosilíferas a las que se ha visto asociada, han sido referidas al Plioceno inferior, a partir de datos radiométricos en el que la localidad de Inchasi se encuentra fechada entre 4,0 y 3,3 Ma (Plioceno inferior; MacFadden et al., 1993; Anaya y MacFadden, 1995) y la Formación Umala que presenta su base por encima de la toba 76 fechada con una edad de $5,26 \pm 0,02$ Ma (Saint-André 1994; Boscaini et al. 2019). Teniendo en cuenta la estrecha relación entre la fauna del miembro superior de la Formación Tafna con de la Formación Umala y la localidad de Inchasi, es posible que los sedimentos portadores de esta fauna hayan comenzado a depositarse durante el Plioceno inferior (i.e. Piso Zancleano, 5,33–3,60 Ma., Fig. 5.56).

Capítulo IV

Conclusiones

VII. Conclusiones

A) Sistemáticas

- El análisis sistemático realizado sobre los ejemplares exhumados (con control estricto de procedencia estratigráfica y geográfica) de las localidades bajo estudio en el marco de esta Tesis permitió reconocer la presencia de 9 taxones de Xenarthra. En Calahoyo se reconocieron Cingulata Dasypodidae: *Stenotatus planus*, Eutatini indet. y *Macrochorobates scalabrinii*; Glyptodontidae, *Eosclerocalyptus* sp.; Folivora *Pyramiodontherium bergi*. A su vez, los registros en Casira incluyen Folivora Mylodontidae indet., *Simomylodon* sp., *Simomylodon uccasamamensis*, y *Thalassocnus* cf. *natans*. Estos constituyen los primeros registros de mamíferos neógenos provenientes de sedimentos aflorantes en los alrededores de la localidad fosilífera de Calahoyo y la localidad fosilífera de Casira, Puna Oriental. Por otro lado, los registros del Mylodontinae *Simomylodon uccasamamensis* (JUY-P- 0082, JUY-P-0084, JUY-P-0085, JUY-P-0086, JUY-P-0087, JUY-P-0089, JUY-P-0177, JUY-P-0185) y del Thalassocninae *Thalassocnus* cf. *natans* (JUY-P- 0180) representan los primeros para el Neógeno de Argentina.

B) Geológicas y estratigráficas

- El análisis de las unidades litoestratigráficas aflorantes en el área de estudio permitió reconocer que en la localidad fosilífera de Calahoyo aflora, en los niveles basales, una nueva unidad geológica, mientras que

las secciones superiores incluyen al miembro inferior de la Formación Tafna. Por su lado, en la localidad fosilífera de Casira se reconoce el miembro superior de la Formación Tafna. El análisis de las sucesiones sedimentarias de ambas formaciones permitió reconocer ambientes de abanicos aluviales dentro de los cuales se observan eventos de crecidas, paleosuelos, depósitos eólicos y algunos eventos volcánicos. Todos estos se habrían desarrollado en un contexto de relativa estabilidad tectónica, a excepción de lo indicado por los potentes depósitos de conglomerados/brechas en el miembro inferior de la Formación Tafna, interpretados como flujos de escombros y que indican pendientes elevadas relacionadas con un cambio muy importante en las condiciones estructurales de la cuenca.

C) Bioestratigráficas y ambientales

- La paleofauna de los depósitos basales de la localidad fosilífera de Calahoyo (interpretadas en este trabajo como una Formación nov.) sugiere un lapso correlacionable al Mioceno medio–Mioceno superior, involucrando en la sección inferior de esta nueva formación la finalización del Optimo Climático del Mioceno Medio. A su vez, la paleofauna de la sección superior de esta nueva unidad (e.g. *M. scalabrinii*) sugiere una progresiva aridización, congruente con la evidencia fitolítica. Desde una perspectiva paleofaunística, los niveles inferiores de la Formación nov. de la localidad fosilífera de Calahoyo son similares a las unidades fosilíferas de Cerdas, Quebrada Honda y

Formación Nazareno (sur de Bolivia), en los que también se registra la finalización del Optimo Climático del Mioceno Medio. A su vez, los niveles superiores de esta unidad muestra rasgos de la Transición Climática del Mioceno Medio (TCMM), presentando una oportunidad única para evaluar sus efectos, los que se podrán continuar profundizando a partir de nuevos registros fosilíferos.

- La presencia de *Macrochorobates scalabrinii*, *Eosclerocalyptus* sp., *Pyramiodontherium bergi* en los niveles superiores de la localidad fosilífera de Calahoyo (correspondientes al miembro inferior de la Formación Tafna) sugiere la presencia de elementos faunísticos comunes a las comunidades Mioceno superior del noroeste de Argentina. El registro fósil, como los análisis sedimentológicos, indican ambientes con una progresiva aridización, lo que es respaldado por los estudios fitolíticos. En la localidad fosilífera de Casira (en donde aflora el miembro superior de la Formación Tafna), la diversidad de Xenarthra se encuentra limitada a Folivora: *Mylodontidae* indet., *Simomyodon* sp. y *Simomyodon uccasamamensis*, *Thalassocnus* cf. *natans*. Este conjunto de taxones sugiere, para esta unidad, una edad correlacionable al Mioceno superior–Plioceno.
- La notable ausencia de Cingulata en la localidad de Casira, a pesar de los grandes esfuerzos de muestreo y la diversidad de este grupo observada en Calahoyo, sugiere que las condiciones ambientales no eran favorables para los Cingulata; pero sí para los Folivora y los

Notoungulata. Teniendo en cuenta los aspectos geológicos ocurridos durante el Mioceno superior–Plioceno y el registro fósil, se considera que esta región (Casira) comienza a pertenecer al dominio biogeográfico de la Puna, presentando una paleofauna de xenartros similar a la observada en el Plioceno del Altiplano de Bolivia.

- Finalmente, a partir de las comparaciones llevadas a cabo con la diversidad reconocida de Xenarthra para el Mioceno superior–Plioceno de la región Pampeana (formaciones Monte Hermoso, Chapadmalal y El Polvorín) con las asociaciones aquí estudiadas de la Puna Oriental, resulta evidente que los Xenarthra fueron un elemento conspicuo de las paleofaunas, aunque con baja diversidad específica en comparación con lo que ocurre en la Región Pampeana, en donde la diversidad registrada es mucho mayor.

Consideraciones finales

En síntesis, considero que esta contribución efectuada en el marco de mi trabajo de tesis doctoral es particularmente significativa en tanto este representa el primer estudio de la diversidad fósil de Xenarthra para la Puna Oriental, al tiempo que se dan a conocer dos nuevas localidades fosilíferas con alto potencial dado la diversidad allí registrada. Esto incrementa el conocimiento de las paleocomunidades del Neógeno de altura a latitudes medias en Sudamérica, anteriormente reconocidas principalmente en la Patagonia argentina y en algunas otras localidades. El hallazgo de ciertos taxones, particularmente el Thalassocninae *Thalassocnus* cf. *natans* en

ambientes continentales, abre la puerta a nuevas investigaciones que serán llevadas a cabo en el marco de mi beca postdoctoral, de ser otorgada.

Apéndice

Apéndice 1. Lista de taxones bajo estudio

Número de colección	Asignación taxonómica	Material	Procedencia
JUY-P-0091	<i>Stenotatus planus</i>	Hemimandíbula izquierda y cinco osteodermos móviles	Calahoyo
JUY-P-0171	Eutatini indet.	Fragmento de coraza dorsal, tres hileras de osteodermos móviles	Calahoyo
JUY-P-0090	<i>Macrochorobates scalabrinii</i>	Tres osteodermos del escudo cefálico, ocho osteodermos de las bandas móviles, dos osteodermos fijos, dos osteodermos del escudo pélvico, dos osteodermos del estuche caudal	Calahoyo
JUY-P 33	<i>Macrochorobates scalabrinii</i>	Dos osteodermos móviles completos, y el fragmento de otra.	Calahoyo
JUY-P 32	<i>Eosclerocalyptus</i> sp	Coraza dorsal, 12 osteodermos del anillo caudal y tubo caudal	Calahoyo
JUY-P-0081	Myodontidae indet.	Fragmento distal de fémur derecho	Casira
JUY-P-0173	<i>Simomylodon</i> sp.	Porción posterior de cráneo	Casira
JUY-P-0082	<i>Simomylodon uccasamamensis</i>	Fragmento proximal de fémur derecho	Casira
JUY-P-0084	<i>Simomylodon uccasamamensis</i>	Cráneo, mandíbula, atlas y axis, vértebras caudales, fragmento distal de fémur; osículos dérmicos	Casira
JUY-P-0085	<i>Simomylodon uccasamamensis</i>	Fragmento de cráneo, mandíbula, fragmento de clavícula, fragmento de ulna, dos falanges ungueales, extremo distal de tibia y 2 vértebras caudales	Casira
JUY-P-0086	<i>Simomylodon uccasamamensis</i>	Fragmento de hemimandíbula	Casira
JUY-P-0087	<i>Simomylodon uccasamamensis</i>	Mandíbula	Casira
JUY-P-0089	<i>Simomylodon uccasamamensis</i>	Porción de paladar, mandíbula, astrágalo izquierdo y una vertebras dorsales, un osículo	Casira

		dérmico	
JUY-P-0177	<i>Simomyodon uccasamamensis</i>	Astrágalo y fragmento proximal de calcáneo izquierdo	Casira
JUY-P-0185	<i>Simomyodon uccasamamensis</i>	Fémur derecho	Casira
JUY-P 31	<i>Pyramiodontherium bergi</i>	Fragmento de cráneo, preservando los Mf1 y Mf5 del lado derecho	Calahoyo
JUY-P-0180	<i>Thalassocnus</i> cf. <i>T. natans</i>	Radio, ulna y parte del autopodio izquierdo articulado	Casira

Apéndice 2. Tablas de medidas de los taxones bajo estudio.

Tablas de Medidas

A) Tabla de medidas (en mm) de la hemimandíbula de *Stenotatus planus*

<i>Stenotatus planus</i>			
Taxón/espécimen	LT	LSD	ARM
(JUY-P-0091)	41	35	8

Abreviaturas: **ARM**, Altura de la rama mandibular; **LT**, Longitud total; **LSD**, Longitud de la serie dentaria.

B) Tabla de Medidas (en mm) de los osteodermos de *Stenotatus planus*, *Eutatini* indet. y *Macrochorobates scalabrinii*

Taxón/espécimen		Osteodermos	Longitud	Ancho
<i>Stenotatus planus</i>	(JUY-P-0091)	Osteodermos móviles de la coraza dorsal (4)	17	6–6.5
<i>Eutatini</i> indet.	(JUY-P-0171)	Osteodermos móviles de la coraza dorsal (19)	10–15	5–6
<i>Macrochorobates scalabrinii</i>	JUY-P-0090	Osteodermos móviles de la coraza dorsal (8)	46–50	12–15
		Osteodermos fijos de la coraza dorsal (2)	19	11–12
		Osteodermos del escudo pélvico de la coraza dorsal (2)	35–38	13–14
		Osteodermos del escudo cefálico (3)	15–19	14–12
		Osteodermos del escudo caudal (3)	9–11	8–9
	JUY-P-0033	Osteodermos móviles de la coraza dorsal (2)	29–44	12–15

C) Tabla de medidas (en mm) de coraza y tubo caudal de *Eosclerocalyptus* sp.

<i>Eosclerocalyptus</i> sp.				
JUY-P 32	Coraza dorsal			
	LsC		LcC	
	880		1000	
	Tubo caudal			
	LT	ANTa	ANTb	ANTc
	411	104	86	67

Abreviaturas: **ANT**, Ancho del tubo a nivel: a) proximal; b) medio; c) distal; **LcC**, Longitud de la coraza con curva; **LsC**, Longitud de la coraza sin curva; **LT**, Longitud total.

D) Tabla de medida (en mm) del fémur de Mylodontidae indet.

Mylodontidae indet.		
(JUY-P-0081)	ADF	LTF
	95	161

Abreviaturas: ADF, Ancho distal del fémur; LTF, Longitud máxima del fémur.

E) Tabla de medida (en mm) de *Simomylodon uccasamamensis*.

Simomylodon uccasamamensis												
Cráneo												
Taxón/espécimen	LT	LP	LSD	LSM	AAP	APP	AH	AMP	AC	AIH	DBI	DBE
JUY-P-0084	350	130	121	94	86	31	118	75	103	86	33	91
Mandíbula												
Taxón/espécimen	ARM	LT	Lp	LSD	LSM	Ami						
JUY-P-0084	65	233	38	110	81	76						
JUY-P-0085	53	145	-	63	63	-						
JUY-P-0087	66	233	37	95	75	60						
JUY-P-0089	53	178	30	83	68	52						
Fémur												
Taxón/espécimen	LTF			APF			ADF					

JUY-P-0185	266	*103	107
JUY-P-0082	268	112	-
JUY-P-0084	-	-	130
Astrágalo			
Taxón/espécimen	LTA	ATA	
JUY-P-0085	62	-	
JUY-P-0085	90	82	

Abreviaturas: Medidas de cráneo: AAP, Ancho anterior del paladar; AC, Altura del cráneo; AH, Ancho máximo del hocico; AIH, Altura del hocico; AMP, Ancho mínimo postorbital; APP, Ancho posterior del paladar; DBE, Diámetro bicondiloideo externo; DBI, Diámetro bicondiloideo interno; LP, Longitud palatina; LSD, Longitud de la serie dentaria; LSM, Longitud de la serie de molariformes; LT, Longitud total. **Medidas de mandíbula:** Ami, Ancho del margen pre-dentado; ARM, Altura de la rama mandibular; Lp, Longitud pre-dentaria; LSD, Longitud de la serie dentaria; LSM, Largo de la serie de molariformes; LT, Longitud total. **Medidas de Postcráneo:** ADF, Ancho distal del fémur; APF, Ancho proximal del fémur; ATA, Ancho máximo del astrágalo; LTA, Longitud máxima del astrágalo; LTF, Longitud máxima del fémur. **Símbolo:** *Aproximadamente

F) Tabla de medida (en mm) de *Pyramiodontherium bergi*.

Cráneo				
Taxón/espécimen	LT	AIH	LSM	APP
JUY-P 31	298	64	140	34

Abreviaturas: AIH, Altura del hocico; APP, Ancho posterior del paladar; LSM, Longitud de la serie de molariformes; LT, Longitud total.

G) Tabla de medidas (en mm) de Ulna y Radio de *Thalassocnus* cf. *T. natans*, comparada con otras especies de ***Thalassocnus*** (medidas obtenidas de Amson et al., 2015).

Ulna		
Taxón/espécimen		LTU
<i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i>	JUY-P-0180	325
<i>T. natans</i>	MNHN.F.SAS734	333
<i>T. littoralis</i>	MNHN.F.SAS61	297
<i>T. carolomartini</i>	(MUSM1995)	353.6
<i>T. yaucensis</i>	MUSM 37	300.5
Radio		
Taxón/espécimen		LTR
<i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i>	JUY-P-0180	295
<i>T. antiquus</i>	MUSM 228	267
<i>T. natans</i>	MNHN.F.SAS734	284.8
<i>T. yaucensis</i>	MUSM 37	250.5

Abreviaturas: LTR, Longitud máxima del radio; LTU, Longitud máxima de la ulna.

H) Tabla de medidas (en mm) de huesos del Autopodio de *Thalassocnus* cf. *T. natans*, comparada con otras especies de ***Thalassocnus*** (medidas obtenidas de Amson et al., 2015).

Escafoides			
Taxón/espécimen		Ancho (medio-lateral)	Longitud (próximo-distal)
<i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i>	JUY-P-0180	31.0	29.0
<i>T. carolomartini</i>	SMNK-PAL 3815	40.9	23.9
	MUSM 1995	47.0	27.1
<i>T. yaucensis</i>	MUSM 37	40.4	21.1
	MUSM 347	45.8	24.8
Lunar			
Taxón/espécimen		Ancho (medio-lateral)	Longitud (próximo-distal)
<i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i>	JUY-P-0180	26	23
<i>T. antiquus</i>	MUSM 228	20.0	27.6
<i>T. natans</i>	MNHN.F.SAS734	32.9	30.6
<i>T. littoralis</i>	MNHN.F.SAS182	33.2	31.1
	MUSM 223	30.2	28.7
<i>T. carolomartini</i>	MUSM 1995	38.1	30.5

Complejo Trapecio- Primer metacarpo (CMC).		
Taxón/espécimen		Longitud (próximo-distal)
<i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i>	JUY-P-0180	30
<i>T. antiquus</i>	MUSM 228	32.6
<i>T. littoralis</i>	MNHN.F.SAS53	33.4
	MNHN.F.SAS163	34.3

<i>T. carolomartini</i>	MUSM 223	35.8
	MUSM 1995	39.6
<i>T. yaucensis</i>	MUSM 37	35.2

Segundo Metacarpal (Mcll)		
Taxón/espécimen		Longitud (próximo-distal)
<i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i>	JUY-P-0180	53
<i>T. antiquus</i>	MUSM 228	62.5
<i>T. natans</i>	MNHN.F.SAS734	69.0
<i>T. littoralis</i>	MNHN.F.SAS163	59.4
	MNHN.F.SAS371	66.5
	MUSM 223	68.1
<i>T. carolomartini</i>	SMNK-PAL 3815	57.1
<i>T. yaucensis</i>	MUSM 37	51.7

Falange Ungueal del dígito dos		
Taxón/espécimen		Ancho (medio-lateral)
<i>Thalassocnus</i> cf. <i>natans</i>	JUY-P-0180	23
<i>T. antiquus</i>	MUSM 228	25.6
<i>T. littoralis</i>	MUSM 223	28.1
<i>T. yaucensis</i>	MUSM 37	30.0

Apéndice 3. Matriz y lista de taxones incluidos.

A) Lista de los taxones incluidos en la matriz de presencia/ausencia para el análisis PAE.

1 <i>Thylacosmilus</i>	37 <i>Plaina</i>
2 <i>Lutreolina</i>	38 <i>Pampatherium</i>
3 <i>Hyperdidelphys</i>	39 <i>Vassallia</i>
4 <i>Sparassocynus</i>	40 <i>Stromaphorus</i>
5 <i>Thylatheridium</i>	41 <i>Eosclerocalyptus</i>
6 <i>Microtragulus</i>	42 <i>Urotherium</i>
7 <i>Tetrastylus</i>	43 <i>Eleutherocercus</i>
8 <i>Telicomys</i>	44 <i>Glyptodontidium</i>
9 <i>Lagostomopsis</i>	45 <i>Plohophorus</i>
10 <i>Lagostomus</i>	46 <i>Phlyctaenopyga</i>
11 <i>Prolagostomus</i>	47 <i>Plohophoroides</i>
12 <i>Protabrocoma</i>	48 <i>Chasicotatus</i>
13 <i>Orthomyctera</i>	49 <i>Doellotatus</i>
14 <i>Eumysops</i>	50 <i>Ringueletia</i>
15 <i>Cardiomyx</i>	51 <i>Macroeuphractus</i>
16 <i>Palaeocavia</i>	52 <i>Chorobates</i>
17 <i>Prodolichotis</i>	53 <i>Macrochorobates</i>
18 <i>Caviodon</i>	54 <i>Paraeuphractus</i>
19 <i>Microcavia</i>	55 <i>Paleuphractus</i>
20 <i>Acarechimys</i>	56 <i>Stenotatus</i>
21 <i>Neophanomys</i>	57 <i>Posnanskytherium</i>
22 <i>Pithanotomys</i>	58 <i>Xotodon</i>
23 <i>Phtoramys</i>	59 <i>Toxodontherium</i>
24 <i>Phugatherium</i>	60 <i>Hemihegetotherium</i>
25 <i>Actenomys</i>	61 <i>Paedotherium</i>
26 <i>Praectenomys</i>	62 <i>Hegetotherium</i>
27 <i>Necromys</i>	63 <i>Juchuysillu</i>
28 <i>Paramyocastor</i>	64 <i>Tremacyllus</i>
29 <i>Megatherium</i>	65 <i>Typotheriopsis</i>
30 <i>Pyramiodontherium</i>	66 <i>Plesiotypotherium</i>
31 <i>Pronothrotherium</i>	67 <i>Toxodon</i>
32 <i>Xyophorus</i>	68 <i>Neobrachytherium</i>
33 <i>Proscelidodon</i>	69 <i>Promacrauchenia</i>
34 <i>Simomyiodon</i>	70 <i>Theosodon</i>
35 <i>Glossotherium</i>	71 <i>Cyonasua</i>
36 <i>Diheterocnus</i>	72 <i>Argyrolagus</i>

- Los números se corresponden con la ubicación en la matriz

- Matriz de presencia/ausencia de 72 taxones para PAE.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	
Unidad hipotética	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Fm. Chiquimil	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Fm. Andalhualá	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Fm. Corral Quemado	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Fm. Monte Hermoso	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
Fm. Chapadmalal	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1
Fm. Tafna (seccion inf.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
Fm. Tafna (seccion sup.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	
Fm. nov.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Fm. Chucal	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Loc. Cerdas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
Fm. Nazareno	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Loc. Quebrada Honda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Loc. Inchasi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
Fm. Umala	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0

	36	37	38	39	40	41	42	43	#	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72
Unidad hipotética	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Fm. Chiquimil	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Fm. Andalhualá	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0
Fm. Corral Quemado	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
Fm. Monte Hermoso	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1
Fm. Chapadmalal	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
Fm. Tafna (seccion inf.)	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Fm. Tafna (seccion sup.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Fm. nov.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Fm. Chuca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Loc. Cerdas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	
Fm. Nazareno	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	
Loc. Quebrada Honda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
Loc. Inchasi	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Fm. Umala	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0

B) Lista de sinapomorfías exclusivas que sustentan los nodos del cladograma comparando las asociaciones de mamíferos analizadas.

Nodos	Sinapomorfías
Nodo A (Chu (Ce (N, QH)))	-
Nodo B (Ce (N , QH))	32, 66
Nodo C (N, QH)	-
Nodo D (T sup. (Um, In))	34, 57
Nodo E (Um, In)	-
Nodo F (T inf., (CQ , (Chi, An) (MH, Cha)))	41
Nodo G (CQ (Chi, An) (MH, Ch))	-
Nodo H ((Chi, An) (MH, Ch))	15, 52
Nodo I (An, Chi)	7, 12, 40, 48, 54, 59, 65
Nodo J (MH, Ch)	5, 8, 10, 14, 19, 25, 27, 36, 47, 49, 50, 67, 72

Los números corresponden a la lista de especies de la matriz.

Asociaciones de mamíferos analizadas: **An**, Fm. Andalhuala; **Ce**, Loc. Cerdas; **Ch**, Fm. Chapadmalal; **Chi**, Fm. Chiquimil; **Chu**, Fm. Chucal; **CQ**, Fm. Corral Quemado; **In**, Loc. Incasi; **MH**, Fm. Monte Hermoso; **N**, Fm. Nazareno; **QH**, Loc. Quebrada Honada; **T inf.**, Fm. Tafna sección inf.; **T sup.**, Fm. Tafna sección sup.; **Um**, Fm. Umala.

Apéndice 4. Unidades de Bolivia y Chile utilizadas en el análisis.**Inchasi**

La localidad de Inchasi se encuentra en la Cordillera Oriental, unos 50 km al sureste de la ciudad de Potosí (Provincia de Linares, Departamento de Potosí, Bolivia; ver MacFadden et al., 1993; Anaya y MacFadden, 1995). Las unidades fosilíferas se han fechado entre 4,0 y 3,3 Ma (Plioceno temprano; MacFadden et al., 1993; Anaya y MacFadden, 1995). Una revisión posterior (ver Cione y Tonni, 1996) basada en las asociaciones de mamíferos correlacionó Inchasi con la Piso/Edad Chapadmalalense; aunque posiblemente sea más antiguo que las secciones clásicas de las secciones de la Formación Chapadmalal en la costa atlántica (Carrillo et al., 2015). Inchasi presenta una gran diversidad de mamíferos para el Plioceno del altiplano boliviano, caracterizado por la presencia de Xenarthra, Rodentia y Ungulados nativos (Litopterna y Notoungulata) (MacFadden et al. 1993; Anaya y MacFadden, 1995; Boscaini et al., 2019).

Formación Umala

La base de la Formación Umala se encuentra representada en la localidad de Potamata-Ayte, a 2,5 km al este-noreste de la localidad homónima (Provincia Carangas, Departamento de Oruro; Saint-André, 1994). Los restos fósiles de esta localidad se encontraron por encima de la toba 76, que marca la base de la Formación Umala, fechada con una edad de $5,26 \pm 0,02$ Ma (Saint-André 1994; Boscaini et al. 2019), asignada al Plioceno temprano (Marshall et al., 1983; Hoffstetter, 1986; Marshall y Sempere, 1991; Saint-André, 1994; Saint-

André et al., 2010; Pujos et al., 2016). La fauna de vertebrados hallados en la sección base de dicha formación incluye: *Simomylodon uccasamamensis*, *Aymaratherium jeani*, *Megatherium altiplanicum*, *Macrauchenia* sp., *Posnanskytherium* cf. *viscachanense*, *Plaina* sp., dos cingulados de afinidades inciertas y un roedor (Pujos et al., 2016).

Por otro lado, la sección superior se encuentra en la localidad de Ayo Ayo-Viscachani, ubicada entre los dos pueblos homónimos en la Provincia Aroma (Departamento de La Paz), a unos 70 km al sur de la ciudad de La Paz (Hoffstetter et al., 1971; Marshall y Sempere, 1991; Saint-André, 1994). Los depósitos sedimentarios en Ayo Ayo-Viscachani proporcionan ensambles de vertebrados correspondientes al lapso Plioceno tardío – Pleistoceno (Hoffstetter et al., 1971). Sin embargo, las dos paleofaunas sucesivas (la fauna de la sección basal y aquella de la sección superior) presentan asociaciones distintas, separadas por cenizas volcánicas (la toba Ayo Ayo) de una edad promedio de aproximadamente 2,8 Ma (Lavenue et al., 1989; Marshall et al., 1992; Saint-André, 1994). La fauna Plioceno tardío–Pleistoceno incluye *Sparassocynus heterotopicus*, *Microtragulus bolivianus*, *Macrauchenia minor*, *Posnanskytherium* cf. *P. viscachanense*, *Praectenomys*, cf. *Lagostomopsis*, *Phugatherium*, *Pampatherium* sp., *Macroeuphractus* cf. *moreni*, *Megatherium* (M.) *altiplanicum* y *Simomylodon uccasamamensis* (Saint-André, 1994; Saint-André et al., 2010).

Cerdas

La localidad de Cerdas se encuentra situada a 65-70 km al sudeste de Uyuni, entre las ciudades de Cerdas y Atocha (MacFadden et al., 1995; Croft et al.,

2009). Fósiles de mamíferos se han encontrado en varios niveles estratigráficos de los niveles inferiores de la Formación Cerdas (Croft et al. 2009). Sobre la base de los fechados radioisotópicos y la magnetoestratigráfica elaborados por MacFadden et al. (1995), los niveles fosilíferos abarcan entre 16,5 a 15,3 Ma, situándose dentro de la parte final del Óptimo Climático del Mioceno Medio (OCMM; Zachos et al., 2001, 2008; Croft et al., 2009). Entre los últimos estudios, Catena et al. (2016) reconstruyeron el paleoambiente mediante el análisis de paleosuelos e icnofósiles, indicando que el paisaje se caracterizaba por áreas abiertas, compuestas de matorrales que experimentaban cambios en los regímenes de humedad debido a las precipitaciones estacionales y a las inundaciones, con diversos grados de estabilidad temporal.

Formación Nazareno

El nombre de la Formación Nazareno proviene del pueblo Nazareno, ubicado en la extensa planicie de la cuenca intermontana de Nazareno en la Cordillera Oriental, al sur del Departamento de Potosí, Bolivia. Esta unidad fosilífera fue descubierta por Juan Pacheco, Luis Pili y Heberto Pérez en marzo de 1989 cuando estaban haciendo un mapa geológico de esta zona. En las campañas llevadas a cabo por Oiso en 1989 y 1990, se recolectó un gran número de restos fósiles. Los sedimentos portadores se encontraron en la parte sur de la Formación Nazareno, los que consisten en conglomerados, limolitas y lutitas de color marrón rojizo y exposiciones de cenizas volcánicas al oeste de la Estación Arenarus (Oiso, 1991). La Formación Nazareno descansa discordantemente sobre rocas de edad Ordovícica, mientras la parte superior

se encuentra cubierto por conglomerados de edad Cuaternaria (Oiso, 1991). Actualmente, no se sabe la edad exacta de los niveles portadores de vertebrados de la Formación Nazareno, pero la presencia de al menos tres especies de notoungulados compartidas con Cerdas sugiere una edad similar (ca. 16–15 Ma) para los niveles portadores de los fósiles (Croft y Anaya, 2020).

Quebrada Honda

Quebrada Honda se encuentra en el sur de Bolivia, a unos 20 km al norte de la frontera con Argentina, y con una altura de unos 3500 m s.n.m. Los depósitos fosilíferos se encuentran en el valle del Río Honda y sus afluentes. Los datos paleomagnéticos y radioisotópicos proporcionaron una edad extrapolada de 13 a 12,7 Ma para los niveles portadores (MacFadden et al., 1990). Múltiples proxies para estimar la paleoelevación de los Andes Centrales han arrojado valores entre 1.000 y 2.000 m para el Mioceno medio (Garzione et al., 2008); sin embargo, un estudio más reciente utilizando la termometría de isótopos agrupados con carbonato en los paleosuelos han inferido una elevación más temprana para el Altiplano, ubicando a Quebrada Honda a unos 2.600 ± 600 m s.n.m. y una temperatura media anual de $\sim 9 \pm 5^\circ\text{C}$ (Garzione et al., 2014). El conjunto de fósiles se encuentra representados por Metatheria, Xenarthra, Rodentia, Astrapotheria y Ungulados nativos Litopterna y Notoungulata (Croft, 2007; Croft et al., 2013). Entre los últimos estudios, Catena et al. (2017) reconstruyeron el paleoambiente mediante el análisis de paleosuelos e icnofósiles, indicando que el paisaje se caracterizaba por áreas con abundante vegetación, que experimentaban cambios en los regímenes de humedad

debido a las precipitaciones estacionales y a las inundaciones, con diversos grados de estabilidad temporal.

Formación Chucal

La Formación Chucal se encuentra cerca del Cerro Chucal, ubicado en el Altiplano chileno al noroeste del Salar de Surire. Estos depósitos cuentan con una abundante fauna fósil de mamíferos y algunos otros vertebrados (como anfibios). Esta formación suprayace una toba blanca correspondiente a la Formación Lupica (datada en $21,7 \pm 0,8$ Ma en Chucal y $\geq 18,5$ Ma en el resto de la región) e infrayace a la Formación Macusa, en cuya parte inferior se obtuvieron edades de $16 \pm 0,3$ Ma y $17,5 \pm 0,4$ Ma en el Cerro Chucal (Muñoz, 1991; Bond y García, 2002; Charrier et al., 2002). Resulta probable que la Formación Chucal se haya depositado rápidamente, en un período considerablemente inferior a 4–5 Ma; ésta no tiene más de 22,5 Ma (posiblemente 18,5 Ma) y ni menos que unos 17 Ma (Croft et al., 2004, 2007). Por lo tanto, esto llevo a considerar que los fósiles de mamíferos de la Formación Chucal en el Cerro Chucal representan un único conjunto de corta duración, la Fauna de Chucal (Charrier et al., 2002; Flynn et al., 2002; Croft et al., 2004, 2007).

Apéndice 5. Géneros de mamíferos continentales presentes en las unidades analizadas

Argentina

Provincia de Jujuy

Formación nov (sección inferior): *Prolagostomus*, *Stenotatus*.

Formación nov (sección superior): *Macrochorobates*, *Neophanomys*,

Formación Tafna (miembro inferior): *Eosclerocalyptus*, *Macrochorobates*, *Pyramiodontherium*.

Formación Tafna (miembro superior): *Megatherium*, *Posnanskytherium*, *Praectenomys*, *Prodolichotis*, *Simomylodon*, *Thalassocnus*.

Provincia de Catamarca

Formación Chiquimil: *Cardiomya*, *Chasicotatus*, *Chorobates*, *Diadiaphorus*, *Eosclerocalyptus*, *Gyriabrus*, *Lagostomopsis*, *Macrochorobates*, *Neophanomys*, *Orthomyctera*, *Paedotherium*, *Paleuphractus*, *Paraeuphractus*, *Paranamys*, *Plaina*, *Potamarchus*, *Proscelidodon*, *Protabrocoma*, *Pseudohegetotherium*, *Stromaphorus*, *Tetrastylus*, *Toxodontherium*, *Tremacyllus*, *Typotheriopsis*, *Vassallia*, *Vetelia*, *Xotodon*.

Formación Andalhuala: *Cardiomya*, *Chapalmalania*, *Chasicotatus*, *Chorobates*, *Cyonasua*, *Eosclerocalyptus*, *Glyptodontidium*, *Hemihegetotherium*, *Hesperocynus*, *Hyperdidelphys*, *Lagostomopsis*, *Lutreolina*, *Macrochorobates*, *Macroeuphractus*, *Microtragulus*,

Neobrachytherium, Neophanomys, Orthomyctera, Palaeocavia, Paraeuphractus, Phlyctaenopyga, Pithanotomys, Plaina, Pleurolestodon, Prodolichotis, Promacrauchenia, Pronothrotherium, Protabrocoma, Pyramiodontherium, Sphenotherus, Stromaphorus, Tetrastylus, Thylacosmilus, Toxodontherium, Tremacyllus, Typotheriopsis, Urotherium, Xotodon.

Formación Corral Quemado: *Borhyaenidium, Eleutherocercus, Eosclerocalyptus, Hemihegetotherium, Lutreolina, Neobrachytherium, Paleuphractus, Promacrauchenia, Thylacosmilus, Paramyocastor, Phtoramys, Pronothrotherium, Xotodon.*

Provincia de Buenos Aires

Formación Monte Hermoso: *Actenomys, Alitoxodon, Argyrolagus, Auliscomys, Cardiomyx, Caviodon, Chorobates, Cyonasua, Diheterocnus, Diplasiotherium, Doellotatus, Eleutherocercus, Eoauchenia, Eosclerocalyptus, Epitherium, Eucelophorus, Eumysops, Holozaedyx, Hyperdidelphys, Lagostomus, Lestodon, Lutreolina, Macrochorobates, Macroeuphractus, Microcavia, Microtragulus, Myrmecophaga, Necromys, Neocavia, Nopactus, Neophanomys, Notocynus, Orthomyctera, Paedotherium, Palaeocavia, Palaeodaedicurus, Pampatherium, Parahyaenodon, Paramyocastor, Phtoramys, Phugatherium, Phlyctaenopyga, Pithanotomys, Plaina, Plohophoroides, Plohophorus, Prodolichotis, Promacrauchenia, Proscelidodon, Pseudoplateomys, Pseudotypotherium, Reithrodon, Ringueletia, Sparassocynus, Telicomys, Thylacosmilus, Thylamys, Thylohorops, Thylatheridium, Toxodon, Trachycalyptus, Tremacyllus, Trigodon, Xotodon.*

Formación Chapadmalal: *Actenomys*, *Argyrolagus*, *Cardiomys*, *Caviodon*, *Chaetophractus*, *Chorobates*, *Cyonasua*, *Diheterocnus*, *Doellotatus*, *Dolicavia*, *Eleutherocercus*, *Eosclerocalyptus*, *Eumysops*, *Glossotherium*, *Hyperdidelphys*, *Lagostomopsis*, *Lagostomus*, *Lutreolina*, *Macrochorobates*, *Macroeuphractus*, *Microcavia*, *Microtragulus*, *Necomys*, *Paedotherium*, *Pampatherium*, *Paramyocastor*, *Phugatherium*, *Plania*, *Platygonus*, *Plohophoroides*, *Plohophorus*, *Promacrauchenia*, *Pronothrotherium*, *Proscelidodon*, *Ringueletia*, *Scelidotheridium*, *Sparassocynus*, *Telicomys*, *Thylacosmilus*, *Thylatheridium*, *Toxodon*.

Bolivia

Localidad de Cerdas: *Hegetotherium*, *Juchuysillus*, *Microtypotherium*, *Palyeidodon*, *Plesiotypotherium*, *Protypotherium*, *Stenotatus*, *Xyophorus*.

Localidad Inchasi: *Caviodon*, *Hypsitherium*, *Paraglyptodon*, *Phugatherium*, *Plania*, *Plohophorus*, *Posnanskytherium*, *Promacrauchenia*, *Proscelidodon*, *Simomyiodon*.

Formación Nazareno: *Acarechimys*, *Hegetotherium*, *Juchuysillus*, *Plesiotypotherium*, *Prolagostomus*, *Stenotatus*, *Thoatherium*, *Xyophorus*.

Localidad Quebrada Honda: *Acarechimys*, *Acdestis*, *Acyon*, *Australogale*, *Hemihegetotherium*, *Patagosmilus*, *Plesiotypotherium*, *Prolagostomus*, *Theosodon*, *Xyophorus*.

Formación Umala: *Aymaratherium*, *Lagostomopsis*, *Macrauchenia*, *Macroeuphractus*, *Megatherium*, *Microtragulus*, *Pampatherium*, *Phugatherium*, *Plaina*, *Posnanskytherium*, *Praectenomys*, *Simomyodon*, *Sparassocynus*.

Chile

Formación Chucal: *Acarechimys*, *Adinotherium*, *Altitypothorium*, *Eotypootherium*, *Hegetotherium*, *Neoreomys*, *Nesodon*, *Parapropalaehoplophorus*, *Peltephilus*, *Stenotatus*, *Theosodon*.

Bibliografía

Bibliografía

- Abello, M. A., De Los Reyes, M., Candela, A. M., Pujos, F., Voglino, D. y Quispe, B. M. 2015. Description of a new species of *Sparassocynus* (Marsupialia: Didelphoidea: Sparassocynidae) from the late Miocene of Jujuy (Argentina) and taxonomic review of *Sparassocynus heterotopicus* from the Pliocene of Bolivia. *Zootaxa*, 3937, 147–160. Doi:10.11646/zootaxa.3937.1.7.
- Allmendinger, R. W. 1986. Tectonic development, southeastern border of the Puna Plateau, northwestern Argentine Andes. *Geological Society of America Bulletin*, 97(9), 1070–1082.
- Allmendinger R. W., Jordan T. E., Kay S. M., Isacks B. L. 1997. The evolution of the Altiplano-Puna Plateau of the Central Andes. *Annual Review Earth Planetary Sciences*, 25, 139–174.
- Alonso R. N. 2012. Icnitas de aves en depósitos de boratos y su contribución a la reconstrucción paleoambiental. *Revue de Paléobiologie, Volume Spécial*, 11, 429–445.
- Alonso, R. N. y Viramonte, J. G. 1987. Geología y Metalogenia de la Puna. *Estudios geológicos*, 43(5–6), 393–407.
- Alonso, R., Gutiérrez, R. y Viramonte, J. 1984. Puna Austral. Bases para el subprovincialismo geológico de la Puna Argentina. *IX Congreso Geológico Argentino, Actas 1*, 43–63.
- Alonso, R. N., Jordan, T. E., Tabbut, K. T. y Vandervoort, D. S. 1991. Giant evaporite belts of the Neogene central Andes. *Geology*, 19, 401–404.

- Alpers, C., y Brimhall, G. 1988. Middle Miocene climatic change in the Atacama desert, northern Chile: evidence from supergene mineralization at La Escondida. *Bulletin of the Geological Society of America* 100, 1640–1656
- Ameghino, C. 1919. Sobre los mamíferos fósiles del piso Araucanense de Catamarca y Tucumán. *Actas de la Primera Reunión Nacional de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales* (Tucumán, 1916), 2, 150–153.
- Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de Patagonia austral y depositados en el Museo La Plata. *Boletín del Museo La Plata*, 1, 1–26.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba*, 6(32), 1–1027.
- Ameghino, F. 1891a. 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(2), 88–101.
- Ameghino, F. 1891b. Mamíferos y aves fósiles argentinas: Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural*. 1(4), 240–259.
- Ameghino, F. 1894. Enumeration synoptique des especes de mamifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba (República Argentina)*, 13, 259–452.
- Ameghino, F. 1897. Mammifères crétacés de l'Argentine. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino*, 18, 406–429, 431–521.

- Ameghino, F. 1902. Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à Colpodon. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba)*, 17, 71–138.
- Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 58, 225–291.
- Ameghino, F. 1908. Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapadmalal. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 10, 343–428.
- Amrine-Madsen, H., Koepfli, K. P., Wayne, R. K. y Springer, M. S. 2003. A new phylogenetic marker, apolipoprotein B, provides compelling evidence for eutherian relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28, 225–240
- Amson, E., Argot, C., McDonald, H. G. y De Muizon, C. 2015a. Osteology and functional morphology of the axial postcranium of the marine sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada) with paleobiological implications. *Journal of Mammalian Evolution*, 22(4), 473–518. Doi:10.1007/s10914-014-9280-7.
- Amson, E., Argot, C., McDonald, H. G. y De Muizon, C. 2015b. Osteology and functional morphology of the forelimb of the marine sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada). *Journal of Mammalian Evolution*, 22(2), 169–242. Doi:10.1007/s10914-014-9268-3.
- Amson, E., Carrillo, J. D. y Jaramillo, C. 2016a. Neogene sloth assemblages (Mammalia, Pilosa) of the Cocinetas Basin (La Guajira, Colombia): implications for the Great American Biotic Interchange. *Palaeontology*, 59(4), 563–582. Doi:10.1111/pala.12244.
- Amson, E., Muizon, C. y Gaudin, T. J. 2016a. A reappraisal of the phylogeny of the Megatheria (Mammalia: Tardigrada), with an emphasis on the relationships of

- the Thalassocninae, the marine sloths. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 179(1), 217–236.
- Amson, E., Billet, G. y De Muizon, C. 2018. Evolutionary adaptation to aquatic lifestyle in extinct sloths can lead to systemic alteration of bone structure. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1878), 20180270. Doi:10.1098/rspb.2018.0270.
- Anaya, F. y Macfadden, B. J. 1995. Pliocene mammals from Inchasi, Bolivia. The endemic fauna just before the Great American Interchange. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 39(3), 87–140.
- Anaya, F., Pachero, J. y Pili, L. A. 1989. Hallazgo de mesotherinos en la formación Kasira (Terciario) en el Sud Boliviano, Prov. Modesto Omiste–Dpto. Potosí. *Boletín del Servicio Geológico de Bolivia*, 4, 41–46.
- Anderson, R. B., Long, S. P., Horton, B. K., Thomson, S. N., Calle, A. Z., y Stockli, D. F. 2018. Orogenic wedge evolution of the central Andes, Bolivia (21 S): Implications for Cordilleran cyclicity. *Tectonics*, 37(10), 3577–3609. Doi:10.1029/2018TC005132.
- Antoine, P., Abello, M. A., Adnet, S., Altamirano Sierra, A., Baby, P., Billet, G., Boivin, M., Calderón, Y., Candela, A., Chabain, J., Corfu, F., Croft, D. A., Ganerød, M., Jaramillo, C., Klaus, S., Marivaux, L., Navarrete, R. E., Orliac, M. J., Parra, F., Pérez, M. E., Pujos, F., Rage, J., Ravel, A., Robinet, C., Roddaz, M., Tejada-Lara, J.V., Vélez-Juarbe, J., Wesselingh, F. P., y Salas-Gismondí, R. 2016. A 60-million-year Cenozoic history of western Amazonian ecosystems in Contamana, eastern Peru. *Gondwana Research*, 31, 30–59. Doi:10.1016/j.gr.2015.11.001.

- Anzótegui, L. M., Mautino, L. R., Garralla, S., Herbst, R., Robledo, J. M., y Horn, M. Y. 2017. Paleovegetación cenozoica del noroeste argentino. En Muruaga, C. M. y Grosse, P., (Eds.), Ciencias de la Tierra y Recursos Naturales del NOA, Relatorio de 20th Congreso Geológico Argentino: San Miguel de Tucumán. *Asociación Geológica Argentina*, 767–781.
- Armella, M. A., García-López, D. A., Lorente, M., Babot, M. J. 2016. Anatomy, systematic, and functional study on native ungulate proximal tarsals from middlelate Eocene of Northwestern Argentina. *Ameghiniana*, 53, 142–159.
- Asher, R. J. 1999. A morphological basis for assessing the phylogeny of the “Tenrecoidea” (Mammalia, Lipotyphla). *Cladistics*, 15, 231–252.
- Asher, R. J. y Helgen, K. M. 2010. Nomenclature and placental mammal phylogeny. *BMC Evolutionary Biology*, 10(1), 102.
- Asher, R. J., Bennett, N. y Lehmann, T. 2009. The new framework for understanding placental mammal evolution. *Bioessays*, 31(8), 853–864.
- Bacon, C. D., Silvestro, D., Jaramillo, C., Smith, B.T., Chakrabarty, P. y Antonelli, A. 2015. Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(19), 6110–6115. Doi:10.1073/pnas.1423853112.
- Bargo, M. S., Toledo, N. y Vizcaíno, S. F. 2006. Muzzle of South American Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada). *Journal of Morphology*, 267, 248–263.
- Barreda, V., Anzótegui, L. M., Prieto, A. R., Aceñolaza, P., Bianchi, M. M., Borromei, A. M., Brea, M., Caccavari, M., Cuadrado, G. A., Garralla, S., Grill, S., Guerstein, G. R., Lutz, A. I., Mancini, M. V., Mautino, L. R., Ottone, E. G., Quattrocchio, M. E., Romero, E. J., Zamaloa, M. C. y Zucol, A. 2007. Diversificación y cambios

- de las angiospermas durante el Neógeno en Argentina. *Ameghiniana*, 11, 173–191. Doi:10.13140/2.1.2832.7366.
- Barrio, C., Carlini, A. A. y Goin, F. J. 1989. Litogénesis y antigüedad de la Formación Chichinales de Paso Córdoba (Río Negro, Argentina). En *Actas, IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 4, 149–156.
- Beilinson, E., Gasparini, G. M., Tomassini, R. L., Zárate, M. A., Deschamps, C. M., Barendregt, R. W. y Rabassa, J. 2017. The Quequén Salado river basin: geology and biochronostratigraphy of the Mio–Pliocene boundary in the southern Pampean plain, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 76, 362–374.
- Bergqvist, L. P., Abrantes, E. A. L. y Avilla, L. S. 2004. The Xenarthra (Mammalia) of São José de Itaboraí Basin (upper Paleocene, Itaboraian), Río de Janeiro, Brazil. *Geodiversitas*, 26(2), 323–337.
- Berman, W. D. 1989. Notas sobre la sistemática y paleobiogeografía del grupo *Cyonasua* (Carnívora, Procyonidae) de la Argentina. En *Actas, Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, 6th, La Plata Facultad de Ciencias Naturales y Museo*, 17–18.
- Bianchi, A. R., Yáñez, C. E. y Acuña, L. R. 2005. Base de datos mensuales de precipitaciones del Noroeste Argentino: Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca de la Nación, Instituto Nacional de Tecnología Agripecuaria (INTA), Centro Regional Salta-Jujuy: (en línea) http://www.ora.gov.ar/informes/atlas_noa_precipitaciones.pdf.
- Bininda-Emonds, O. R., Cardillo, M., Jones, K. E., MacPhee, R. D., Beck, R. M., Grenyer, R., Price, S. A, Vos, R. A., Gittleman, J. L. y Purvis, A. 2007. The delayed rise of present-day mammals. *Nature*, 446(7135), 507–512.

- Blair, T. C. y Mcpherson, J. G. 1994. Alluvial fans and their natural distinction from rivers based on morphology, hydraulic processes, sedimentary processes, and facies assemblages. *Journal of Sedimentary Research*, A64(3), 450–489.
- Bocquentin-Villanueva, J. 1984. Un nuevo representante de la subfamilia Preprotheriinae (Mammalia, Edentata) proveniente del Mioceno de Venezuela. En *III Congreso Latinoamericano de Paleontología Memorias*, Oaxtepec, México, 516–523.
- Bonarelli, G. 1921. Tercera contribución al conocimiento geológico de las regiones petrolíferas subandinas del norte (Provincias de Salta y Jujuy). *Anales del Ministerio de Agricultura, Sección Geología, Mineralogía y Geología* 15(1), 1–96.
- Bond, M. y García, M. 2002. Nuevos restos de toxodonte (Mamalia, Notoungulata) en estratos de la Formación Chucal, Mioceno, Altiplano de Arica, norte de Chile. *Revista geológica de Chile*, 29(1), 81–91.
- Bonini, R. A. 2014. *Bioestratigrafía y diversidad de los mamíferos del Neógeno de San Fernando y Puerta de Corral Quemado (Catamarca, Argentina)* [Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata]. (Inédita), 366 p.
- Bonini, R. A. Candela, A. M., Georgieff, S. M. y Reguero, M. A. 2016. Bioestratigrafía, geocronología y diversidad de los mamíferos del Neógeno de San Fernando, departamento Belén, Catamarca. *Ameghiniana*, 53(1) Suplemento, 5–6.
- Bonini, R. A., Schmidt, G. I., Reguero, M. A., Cerdeño, E., Candela, A. M., y Solís, N. 2017. First record of Toxodontidae (Mammalia, Notoungulata) from the late Miocene–early Pliocene of the southern central Andes, NW Argentina. *Journal of Paleontology*, 91, 566–576. Doi:10.1017/jpa.2016.160.

- Bordas, A. F. 1933. Notas sobre los Eutatinae nueva subfamilia extinguida de Dasypodidae. *Anales del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires*, 37, 583–614.
- Boscaini, A., Gaudin, T. J., Mamani Quispe, B., Münch, P., Antoine, P. O., y Pujos, F. 2019. New well-preserved craniodental remains of *Simomyiodon uccasamamensis* (Xenarthra: Mylodontidae) from the Pliocene of the Bolivian Altiplano: Phylogenetic, chronostratigraphic and palaeobiogeographical implications. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 185(2), 459–486. Doi:10.1093/zoolinnean/zly075.
- Bossi, G. y Palma, R. 1982. Reconsideración de la estratigrafía del Valle de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina. *V Congreso Latinoamericano de Geología, Actas 1*, Buenos Aires, 155–172.
- Bossi, G. E. y Muruaga, C. M. 2009. Estratigrafía e inversión tectónica del rift neógeno en el Campo del Arenal, Catamarca, NO Argentina. *Andean geology*, 36(2), 311–340.
- Bossi, G., Ovejero, R., y Strecker, M. 1987. Correlación entre los perfiles del Terciario superior en la Puerta de Corral Quemado-Hualfín y de Entre Ríos (Chiquimil) Provincia de Catamarca, Argentina. En *X Congreso Geológico Argentino, Actas 2: San Miguel de Tucumán, Asociación Geológica Argentina*, 117–120.
- Bossi, G., Muruaga, C., Sanagua, J., Hernando, A. y Ahumada, A. 1993. Geología y Estratigrafía de la cuenca Neógena Santa María-Hualfín (Departamentos Santa María y Belén, Provincia de Catamarca). *XII Congreso Geológico Argentino, Actas 2*, Buenos Aires, 156–165.

- Brackebusch, L. 1883. Estudio sobre la Formación Petrolífera de Jujuy. *Academia Nacional de Ciencias*, 5, 137–252.
- Brandoni, D. 2009. Descripción del fémur de *Protomegalonyx chasicoensis* Scillato-Yané (Mammalia, Xenarthra, Megalonychidae) de la Formación Arroyo Chasicó (Mioceno tardío), provincia de Buenos Aires, Argentina: Consideraciones sistemáticas sobre los perezosos de Edad Chasiquense. *Ameghiniana*, 46, 513–521.
- Brandoni, D. 2014. “*Xyophorus*” sp. en el Mioceno Medio de Chubut: implicancias sistemáticas, biogeográficas y biocronológicas del registro de un Nothrotheriinae en el Neógeno de la Argentina. *Ameghiniana*, 51(2), 94–105.
- Brandoni, D. y De Iuliis, G. 2007. A new genus for the Megatheriinae (Xenarthra, Tardigrada, Megatheriidae) from the Arroyo Chasicó Formation (Upper Miocene) of Buenos Aires Province, Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 244(1), 53–64.
- Brandoni, D. y Carlini, A. A. 2009. On the presence of *Pyramiodontherium* (Mammalia, Tardigrada, Megatheriidae) in the “Conglomerado osífero” (late Miocene) of Argentina and its biogeographical implications. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 115(1), 111–123.
- Brandoni, D. y McDonald, H. G. 2015. An enigmatic nothrotheriinae (Xenarthra, Tardigrada) from the Pleistocene of Argentina. *Ameghiniana*, 52, 294–302. Doi:10.5710/AMGH.21.10.2014.2817.
- Brandoni, D., Ferrero, B. S. y Brunetto, A. 2010. *Mylodon darwini* Owen (Xenarthra, Mylodontidae) from the Late Pleistocene of Mesopotamia, Argentina, with remarks on individual variability, paleobiology, paleobiogeography, and paleoenvironment. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30, 1547–1558.

- Brandoni, D., Schmidt, G. I., Candela, A., Noriega, J. I., Brunetto, E. y Fiorelli, L. E. 2012. Mammals from the Salicas Formation (late Miocene), La Rioja Province, northwestern Argentina: Paleobiogeography, age, and paleoenvironment. *Ameghiniana*, 49, 375–387. Doi:10.5710/AMGH.v49i3(467).
- Brandoni, D., Carlini, A. A., Anaya, F., Gans, P. y Croft, D. A. 2018. New remains of *Megathericulus patagonicus* Ameghino, 1904 (Xenarthra, Tardigrada) from the Serravallian (middle Miocene) of Bolivia; chronological and biogeographical implications. *Journal of Mammalian Evolution*, 25(3), 327–337. Doi:10.1007/s10914-017-9384-y.
- Buckley, M., Fariña, R. A., Lawless, C., Tambusso, P. S., Varela, L., Carlini, A. A., Powell, J. E. y Martinez, J. G. 2015. Collagen sequence analysis of the extinct giant ground sloths *Lestodon* and *Megatherium*. *PloS One* 10, e0139611.
- Butler, R. F., Marshall, L. G., Drake, R. E. y Curtis, G. H. 1984. Magnetic polarity stratigraphy and K-Ar dating of late Miocene and early Pliocene continental deposits, Catamarca province, NW Argentina. *Journal of Geology*, 92, 623–636.
- Cabrera, A. 1928. Sobre algunos megaterios Pliocenos. *Revista del Museo de la Plata*, 31, 339–352.
- Cabrera, A. 1939. Sobre vertebrados fósiles del Plioceno de Adolfo Alsina. *Revista del Museo de la Plata*, 2, 3–35.
- Cabrera, A. 1944. Los Gliptodontoideos del Araucaniano de Catamarca. *Revista Museo La Plata (Nueva Serie)* 3, 5–76.
- Cadena, E. A., Anaya, F. y Croft, D. A. 2015. Giant fossil tortoise and freshwater chelid turtle remains from the middle Miocene, Quebrada Honda, Bolivia: Evidence for

- lower paleoelevations for the southern Altiplano. *Journal of South American Earth Sciences*, 64, 190–198. Doi:10.1016/j.jsames.2015.10.013.
- Camacho, M. y Kulemeyer, J. J. 2017. The Quaternary of the Laguna de los Pozuelos Basin, northern Puna, Argentina. En *Advances in Geomorphology and Quaternary Studies in Argentina*, Springer, 237–259.
- Camacho, M., Zurita, A. E., Miño-Boilini, A. R., Rodríguez-Bualo, S. y Canavidez, D. H., 2015a, Geología y paleontología de la cuenca del Río Casira, Puna Norte, Argentina. En *III Simposio del Mioceno-Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina. Resúmenes*, R.8.
- Camacho, M., Zurita, A., Miño-Boilini, A. R., Rodríguez-Bualó, S. M., Canavidez, D. H. y Scillato-Yané, G. J. 2015b. El paleoambiente de la comarca de Calahoyo, Puna Norte, Argentina. En *III Simposio del Mioceno-Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina. Resúmenes*, R.7–8.
- Canto, J., Salas-Gismondi, R., Cozzuol, M. y Yáñez, J. 2008. The aquatic sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Xenarthra) from the late Miocene of north-central Chile: biogeographic and ecological implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(3), 918–922. Doi:10.1671/0272-4634(2008)28[918:TASTMX]2.0.CO;2
- Carlini, A. A., y Scillato-Yané, G. J. 1995. *Chorobates recens* (Xenarthra, Dasypodidae) y un análisis de la filogenia de los Euphractinii. *Revista Museo La Plata (n. ser.). Paleontología*, 9, 225–238.
- Carlini, A. A. y Scillato-Yané, G. J. 1999. Evolution of Quaternary xenarthrans (Mammalia) of Argentina: *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 12, 149–176.

- Carlini, A. A., Vizcaíno, S. F. y Scillato-Yané, G. J. 1997. Armored xenarthrans: a unique taxonomic and ecologic assemblage. En Kay, R. F., Madden, R. H., Cifelli R. L. y Flynn, J. J (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*, 213–226.
- Carlini, A. A., Brandoni, D., Scillato-Yané, G. J. y Pujos, F. 2002. Una nueva especie de megaterino (Xenarthra, Megatheriidae) del Mioceno Tardío–Plioceno de Catamarca, Argentina. *Ameghiniana*, 39(3), 367–377.
- Carlini, A. A., Ciancio, M. y Scillato-Yané, G. J. 2005. Los Xenarthra de Gran Barranca: Más de 20 Ma de historia. *Actas, 16th Congreso Geológico Argentino, Maipú. Asociación Geológica Argentina*, 4, 419–424.
- Carlini, A. A., Brandoni, D. y Sánchez-Villagra, M. R. 2006a First Megatherines (Xenarthra, Phyllophaga, Megatheriidae) from the Urumaco (late Miocene) and Codore (Pliocene) formations, Estado Falcón, Venezuela. *Journal of Systematic Palaeontology*, 4, 269–278. Doi:10.1017/s1477201906001878.
- Carlini, A. A., Scillato-Yané, G. J. y Sánchez, R. 2006b. New Mylodontoidea (Xenarthra, Phyllophaga) from the middle Miocene–Pliocene of Venezuela. *Journal of Systematic Palaeontology*, 4(3), 255–267. Doi:10.1017/s147720190600191x.
- Carlini, A. A., Zurita, A. E. y Aguilera, O. 2008a. North American glyptodontines (Xenarthra, Mammalia) in the upper Pleistocene of northern South America. *Palaeontologische Zeitschrift*, 82, 139–152. Doi:10.1007/BF02988404.
- Carlini, A. A., Zurita, A. E. y Scillato-Yane, G. J. 2008b. A new glyptodont species from Codore Formation (Pliocene), Estado Falcon (Venezuela), and the ‘*Asterostemma*’ problem. *Palaeontologische Zeitschrift*, 82, 125–138. Doi:10.1007/BF02988405.

- Carlini, A. A., Brandoni, D., y Sánchez, R. 2008c. Additions to the knowledge of *Urumaquia robusta* (Xenarthra, Phyllophaga, Megatheriidae) from the Urumaco Formation (Late Miocene), Estado Falcón, Venezuela. *Paläontologische Zeitschrift*, 82(2), 153–162.
- Carrillo, J. D., Forasiepi, A., Jaramillo, C., y Sánchez-Villagra, M. R. 2015. Neotropical mammal diversity and the Great American Biotic Interchange: spatial and temporal variation in South America's fossil record. *Frontiers in Genetics*, 5, 451. Doi:10.3389/fgene.2014.00451
- Cartelle, C. y Fonseca, J. S. 1983. Contribuição ao melhor conhecimento da pequena preguiça terrícola *Nothrotherium maquinense* (Lund) Lydekker, 1889. *Lundiana*, 2, 127–181.
- Cartelle, C., De Iuliis, G. y Lopes Ferreira, R. 2009. Systematic revision of tropical brazilian scelidotheriine sloths (Xenarthra, Mylodontoidea). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29, 555–566.
- Castellanos, A. 1927. Descripción de un tubo caudal de un nuevo doedicurino en relación con sus géneros afines. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 2(2), 265–300.
- Castellanos, A. 1948. Um novo Esclerocaliptino. Departamento Nacional da Produção Mineral. Divisao de Geología e Mineralogía. *Notas Preliminares e Estudos*, 47, 1–13.
- Castellanos, A., 1950. El Uquiense. Sedimentos neógenos de Uquía (Senador Pérez) de la Provincia de Jujuy (Argentina). *Universidad Nacional del Litoral, Facultad de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales, Serie Técnico-Científica*, Rosario, 36, 1–56.

- Castro, M. C. 2014. *Revisión, morfología, filogenia y evolución de los Dasypodini (Xenarthra, Cingulata, Dasypodidae)* [Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata] 295 p. (Inédito). Doi: 10.35537/10915/43384.
- Catena, A. M., Hembree, D. I., Saylor, B. Z., Anaya, F. y Croft, D. A. 2016. Paleoenvironmental analysis of the Neotropical fossil mammal site of Cerdas, Bolivia (middle Miocene) based on ichnofossils and paleopedology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 459, 423–439.
- Catena, A. M., Hembree, D. I., Saylor, B. Z., Anaya, F., y Croft, D. A. 2017. Paleosol and ichnofossil evidence for significant Neotropical habitat variation during the late middle Miocene (Serravallian). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 487, 381–398.
- Cerdeño, E., Vera, B., Schmidt, G. I., Pujos, F., Mamaní Quispe, B., 2012. An almost complete skeleton of a new Mesotheriidae (Notoungulata) from the late Miocene of Casira, Bolivia. *Journal of Systematic Palaeontology*, 10, 341–360.
- Charrier, R., Chávez, A., Elgueta, S., Hérail, G., Flynn, J. J., Croft, D. A., Wyss, A. y García, M. 2002. Rapid tectonic and paleogeographic evolution: the Chucal Anticline, Altiplano of Arica, northern Chile. In *International Symposium of Andean Geodynamics*, 5, 137–140.
- Charrier, R., Chávez, A. N., Elgueta, S., Hérail, G., Flynn, J. J., Croft, D. A., Wyss, A. R., Riquelme, R. y García, M. 2005. Rapid tectonic and paleogeographic evolution associated with the development of the Chucal anticline and the Chucal-Lauca Basin in the Altiplano of Arica, northern Chile. *Journal of South American Earth Sciences*, 19(1), 35–54.

- Chen, I. H., Kiang, J. H., Correa, V., Lopez, M. I., Chen, P. Y., McKittrick, J. y Meyers, M. A. 2011. Armadillo armor: mechanical testing and micro-structural evaluation. *Journal of the Mechanical behavior of biomedical materials*, 4, 713–722.
- Ciancio, M. R. 2016. Los armadillos (Dasypodidae, Xenarthra) del Cenozoico temprano–medio de Argentina: Aspectos evolutivos, bioestratigráficos y biogeográficos. *Contribuciones del MACN*, 6, 231–247.
- Ciancio, M. R., Carlini, A. A., Campbell, K. E. y Scillato-Yané, G. J. 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. Doi:10.1080/14772019.2012.704949.
- Ciancio, M. R., Krmpotic, C. M., Scarano, A. C. y Epele, M. B. 2017. Internal morphology of osteoderms of extinct armadillos and its relationship with environmental conditions. *Journal of Mammalian Evolution*, 26, 71–83. Doi:10.1007/s10914-017-9404-y.
- Cione, A. L., y Tonni, E. P. 1996. Reassessment of the Pliocene-Pleistocene continental time scale of Southern South America. Correlation of the type Chapadmalalan with Bolivian sections. *Journal of South American Earth Sciences*, 9(3-4), 221–236. Doi: 10.1016/0895-9811(96)00008-9.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Geología y recursos minerales de la provincia de Buenos Aires*, 11, 183–200.
- 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. *Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica. Serie Correlación Geológica*, 14, 191–237.
- Cione, A. L., Tonni, E. P., Bargo, S., Bond, M., Candela, A. M., Carlini, A. A., Deschamps, C. M., Dozo, M. T., Esteban, G., Goin, F. J., Montalvo, C. I., Nasif, N., Noriega, J. I., Ortiz-Juareguizar, E., Pascual, R., Prado, J. L., Reguero, M., Scillato-Yané, G. J., Soibelzon, L., Verzi, D. H., Vieytes, E. C., Vizcaíno, S. F. y Vucetich, M. G. 2007. Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad en la Argentina: cincuenta años de estudios. *Asociación Paleontologica Argentina, Publicación Especial, Ameghiniana, 50º aniversario* 11, 257–278.
- Cione, A. L., Gasparini, G. M., Soibelzon, E., Soibelzon, L. H. y Tonni, E. P. 2015. The Great American Biotic Interchange in Southern South America: Land Mammal Biostratigraphy, Climatic Evolution and Faunal Integration. *Springer Briefs in Earth System Sciences, New York- London* (1–97). Doi:10.1007/978-94-0179792-4.
- Claure, H., 1969. *Estudio geológico de la region de Chagua-Kasira* [Tesis Doctoral. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia] 58 p. (Inédito)
- Contreras, V.H. 2007. *Macrochorobates scalabrinii* (Moreno y Mercerat) (Cingulata, Dasypodidae) en el Neógeno del valle de Iglesias, San Juan, Argentina [abs.]. *Ameghiniana*, 44, R11.
- Contreras, V. H. y Baraldo, J. A. 2011. Calibration of the Chasicuan–Huayquerian stages boundary (Neogene), San Juan, western Argentina. 111–121. En J. A. Salfity y R. A. Marquillas (Eds.), *Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina*, SCS Publisher.

- Contreras, V. H., Tomassini, R. L., Perez, M. A. y Oliva, C. 2013. *Macrochorobates scalabrinii* (Moreno y Mercerat) (Cingulata, Dasypodidae) en el Mioceno tardío de la provincia de San Juan (Argentina). Implicancias biocronoestratigráficas y paleobiogeográficas. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 16, 309–318. Doi:10.4072/rbp.2013.2.11
- Contreras, S. A., Quiñones, S. I., Luna, C. A. y Zurita, A. E. 2019. Microrrestos Silíceos En Sedimentos Asociados A Vertebrados Del Neógeno Tardío De La Puna Argentina. *V Simposio del Mioceno Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina San Salvador de Jujuy*. 181–183.
- Cope, E. D. 1889. The Edentata of North America. *The American Naturalist*, 23(272), 657–664.
- Cozzuol, M. A. 2006. The Acre vertebrate fauna: age, diversity, and geography. *Journal of South American Earth Sciences*, 21(3), 185–203.
- Cracraft, J. 1991. Patterns of diversification within continental biotas: hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Australian Systematic Botany*, 4(1), 211-227.
- Craw, R. 1988. Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. *Systematic Biology*, 37(3), 291-310.
- Croft, D. A. 2007. The middle Miocene (Laventan) Quebrada Honda Fauna, southern Bolivia, and a description of its notoungulates. *Palaeontology* 50, 277–303.
- Croft, D. A. 2012. Punctuated isolation: the making and mixing of South America's mammals. *Bones, Clones and Biomes. The History and Geography of Recent Neotropical Mammals*, 9–19.

- Croft, D. A. 2016. Horned armadillos and rafting monkeys: the fascinating fossil mammals of South America. Indiana University Press, 315.
- Croft, D. A. y Anaya, F. 2008. A new early/middle Miocene fauna from southern Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28, 67A.
- Croft, D. A. y Anaya, F. 2020. A new typothere notoungulate (Mammalia: Interatheriidae), from the Miocene Nazareno Formation of southern Bolivia. *Ameghiniana*, 57(2), 189–208.
- Croft, D. A., Flynn, J. J. y Wyss, A. R. 2004. Notoungulata and Litopterna of the early Miocene Chucal fauna, northern Chile. *Fieldiana Geology*, 2004(50), 1–52. Doi:10.3158/0096-2651(2004)50%5B1:NALOTE%5D2.0.CO;2.
- Croft, D. A., Flynn, J. J. y Wyss, A. R. 2007. A new basal glyptodontoid and other Xenarthra of the early Miocene Chucal fauna, northern Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(4), 781–797. Doi:10.1671/0272-4634(2007)27[781:ANBGAO]2.0.CO;2.
- Croft, D. A., Anaya, F., Auerbach, D., Garzione, C. y MacFadden, B. J. 2009. New data on Miocene neotropical provinciality from Cerdas, Bolivia. *Journal of Mammalian Evolution*, 16(3), 175–198. Doi:10.1007/s10914-009-9115-0.
- Croft, D. A., Chick, J. M. y Anaya, F. 2011. New middle miocene caviomorph rodents from Quebrada Honda, Bolivia. *Journal of Mammalian Evolution*, 18(4), 245.
- Croft, D. A., Anaya, F., Catena, A., Ciancio, M. R. y Engelman, R. 2013. New species, local faunas, and paleoenvironmental data for the middle Miocene Quebrada Honda Fauna, Bolivia. En *73rd Annual Meeting SVP. Journal of Vertebrate Paleontology, Program and Abstracts Book*, 109.

- Croft, D. A., Carlini, A. A., Ciancio, M. R., Brandoni, D., Drew, N. E., Engelman, R. K. y Anaya, F. 2016. New mammal faunal data from Cerdas, Bolivia, a middle-latitude neotropical site that chronicles the end of the Middle Miocene Climatic Optimum in South America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 6, e1163574. Doi:10.1080/02724634.2016.1163574.
- Cruz, L. E., Fernicola, J. C., Taglioretti, M. y Toledo, N. 2016. A reassessment of the taxonomic status of *Paraglyptodon* Castellanos, 1932 (Mammalia, Cingulata, Glyptodontia). *Journal of South American Earth Sciences*, 66, 32–40.
- Cuadrelli, F., Zurita, A. E., Toriño, P., Miño-Boilini, Á. R., Perea, D., Luna, C. A., Gillette, D.D. y Medina, O. 2020. . A new species of glyptodontine (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae) from the Quaternary of the Eastern Cordillera, Bolivia: phylogeny and palaeobiogeography. *Journal of Systematic Palaeontology*, 18(18), 1543–1566. Doi 10.1080/14772019.2020.1784300.
- Cuvier, G. 1796. Notice sur le squelette d'une très grande espèce de quadrupède inconnue jusqu'à présent, trouvée au Paraguay, et déposé au cabinet d'histoire naturelle de Madrid. *Magasin Encyclopédique: ou Journal des Sciences, des Lettres et des Arts* 1, 303–310.
- Cuvier, G. B. 1798. Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux, *Baudoin*, Paris. 710.
- Delsuc, F. y Douzery E. J. P. 2008. Recent advances and future prospects in xenarthran molecular phylogenetics. 11–23. En Vizcaíno, S.F. y Loughry, J. (Eds.), *The Biology of the Xenarthra*. University Press of Florida, Gainesville
- Delsuc, F. y Douzery, E. J. P. 2009. Armadillos, anteaters, and sloths (Xenarthra). *The timetree of life*, 475, 478.

- Delsuc, F., Cteflis, F. M., Stanhope, M. J. y Douzery, E. J. 2001. The evolution of armadillos, anteaters and sloths depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: implications for the status of the enigmatic fossil Eurotamandua. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1476), 1605–1615. Doi:10.1098/rspb.2001.1702.
- Delsuc, F., Scally, M., Madsen, O., Stanhope, M. J., De Jong, W. W., Catzefflis, F. M., Springer, M. S. y Douzery, E. J. 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. Doi:10.1093/oxfordjournals.molbev.a003989.
- Delsuc, F., Vizcaíno, S. F. y Douzery, E. J. P. 2004. Influence of Tertiary paleoenvironmental changes on the diversification of South American mammals: a relaxed molecular clock study within xenarthrans. *BMC Evolutionary Biology*, 4(1), 11p.
- Delsuc, F., Superina, M., Tilak, M. K., Douzer, E. J. P. y Hassanin, A. 2012. Molecular phylogenetics unveils the ancient evolutionary origins of the enigmatic fairy armadillos. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62(2), 673–680
- Delsuc, F., Kuch, M., Gibb, G. C., Karpinski, E., Hackenberger, D., Szpak, P., Martínez, J. G., Mead, J. I., McDonald, H. G., MacPhee, R. D. E., Billet, G., Hautier, L. y Poinar, H. N. 2019. Ancient mitogenomes reveal the evolutionary history and biogeography of sloths. *Current Biology*, 29, 2031–2042.
- Deschamps, C. M., Vucetich, M. G., Verzi, D. H. y Olivares, A. I. 2012. Biostratigraphy and correlation of the Monte Hermoso Formation (early Pliocene, Argentina): the evidence from caviomorph rodents. *Journal of South American Earth Science*, 35, 1–9.

- De Carles, E. 1912. Ensayo geológico descriptivo de las Guayquerías del Sur de Mendoza (Dep. de San Carlos). *Anales del Museo de Nacional Historia Natural*, 22, 77–95.
- De Esteban-Trivigno, S. 2011. Ecomorfología de xenartros extintos: análisis de la mandíbula con métodos de morfometría geométrica. *Ameghiniana*, 48(3), 381–398.
- De Iuliis, G. 2003. Toward a morphofunctional understanding of the humerus of Megatheriinae: the identity and homology of some diaphyseal humeral features (Mammalia, Xenarthra, Megatheriidae). *Senckenbergiana biologica*, 83(1), 69–78.
- De Iuliis, G. y Cartelle, C. 1994. The medial carpal and metacarpal elements of *Eremotherium* and *Megatherium* (Xenarthra: Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13, 525–533.
- De Iuliis, G., Re, G. H. y Vizcaíno, S. F. 2004. The toro negro megatheriine (Mammalia, Xenarthra): a new species of *Pyramiodontherium* and a review of *Plesiomegatherium*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(1), 214–227.
- De Iuliis, G., Brandoni, D. y Scillato-Yané, G. J. 2008. New remains of *Megathericulus patagonicus* Ameghino, 1904 (Xenarthra, Megatheriidae): Information on primitive features of megatheriines. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28, 181–196. Doi 10.1671/02724634(2008)28[181:NROMPA]2.0.CO;2.
- De Iuliis, G., Gaudin, T. J. y Vicars, M. J. 2011. A new genus and species of nothrotheriid sloth (Xenarthra, Tardigrada, Nothrotheriidae) from the late Miocene (Huayquerian) of Peru. *Palaeontology*, 54, 171–205. Doi 10.1111/j.1475-4983.2010.01001.x.

- De Iuliis, G., Cartelle, C., McDonald, H. G. y Pujos, F. 2017. The mylodontine ground sloth *Glossotherium tropicorum* from the late Pleistocene of Ecuador and Peru. *Papers in Palaeontology*, 3: 613–636.
- De Iullis, G. 2003. Toward a morphofunctional understanding of the humerus of Megatheriinae: the identity and homology of some diaphyseal humerus features (Mammalia, Xenarthra, Megatheriidae). *Senckenbergiana Biologica*, 83(1), 68–78.
- De Jong, W. W., Zweers, A., Joysey, K. A., Gleaves, J. T. y Boulter, D. 1985. Protein sequence analysis applied to Xenarthran and Pholidote Phylogeny. En Montgomery, G.G. (Ed.), *The evolution y ecology of armadillos, sloths, y vermilinguas*. Washington, DC. Smithsonian Institution Press, 65–76.
- De los Reyes, M., Poiré, D., Soibelzon, L. H., Zurita, A. E. y Arrouy, M. J. 2013. First evidence of scavenging in a glyptodont (mammalia, Glyptodontidae) from the Pliocene of the pampean region (Argentina). Taphonomic and paleoecological remarks. *Palaeontologia Electronica*, 16, 1–13.
- De los Reyes, M., Zurita, A. E., Quiñones, S. I., Miño-Boilini, A. R., Arrouy, M. J., Poiré, D. G. 2019. Un Particular y muy completo ejemplar de *Plohophorus Ameghino* (Cingulata, Glyptodontidae): el último miembro de un linaje exitoso en el sur de América del Sur. En: *Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina*, p. 105.
- De Muizon, C. y McDonald, H. G. 1995. An aquatic sloth from the Pliocene of Peru. *Nature*, 375, 224–227. Doi:10.1038/375224a0
- De Muizon, C., McDonald, H. G., Salas, R. y Urbina, M. 2003. A new early species of the aquatic sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Xenarthra) from the late Miocene of Peru. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23, 886–894. Doi:10.1671/2361-13.

- De Muizon, C., McDonald, H. G., Salas, R. y Urbina, M. 2004a. The youngest species of the aquatic sloth *Thalassocnus* and a reassessment of the relationships of the nothrothere sloths (Mammalia: Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24, 287–397. Doi:10.1671/2429^a.
- De Muizon, C., McDonald, H. G., Salas, R. y Urbina, M. 2004b. The evolution of feeding adaptations of the aquatic sloth *Thalassocnus*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24, 398–410. Doi:10.1671/2429b.
- Del Papa, C., Hongn, F., Powell, J., Payrola, P., Do Campo, M., Strecker, M., Petrinovic, I., Schmitt, A. y Pereyra, R. 2013. Middle Eocene-Oligocene broken foreland evolution in the Andean Calchaquí Valley, NW Argentina: insights from stratigraphic, structural and provenance studies. *Basin Research*, 25, 574–593. Doi:10.1111/bre.12018
- Douady, C. J. y Douzery, E. J. P. 2003. Molecular estimation of eulipotyphlan divergence times and the evolution of “Insectivora”. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28, 285–296.
- Dunnum, J. L. 2015. Family Caviidae. 690–726. En Patton, J. L., Pardinas, U. F. J., D’Elia, G. (Eds.), *Mammals of South America: Rodents*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Elissamburu, A., Dondas, P. A. y De Santi, L. J. M. 2011. Morfometría de las paleocuevas de la " Fm." Chapadmalal y su asignación a *Actenomys* (Rodentia), *Paedotherium* (Notoungulata) y otros mamíferos fósiles hospedantes. *Mastozoología Neotropical*, 18(2), 227–238.
- Engelmann, G.F. 1985. The phylogeny of the Xenarthra. 51–63. En Montgomery, G.G. (Ed.), *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*. Smithsonian Institution, Washington DC.

- Esteban, G. I. 1996. *Revisión de los Mylodontinae cuaternarios (Edentata, Tardigrada) de Argentina, Bolivia y Uruguay: Sistemática, filogenia, paleobiología, paleozoogeografía y paleoecología* [Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo San Miguel de Tucumán] 314 p. (inédito)
- Esteban, G. I. 1999. Nuevo registro de *Sphenotherus* (Xenarthra, Mylodontidae) en el Terciario superior del valle de El Cajón (provincia de Catamarca, Argentina). Revisión sistemática del género. *Ameghiniana* 36, 317–321.
- Esteban, G. I. y Nasif, N. I. 1996. Nuevos Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno tardío del Valle del Cajón, Catamarca, Argentina. *Ameghiniana*, 33(3), 327–334.
- Esteban, G. I. y Nasif, N. L. 1999. Mamíferos fósiles de la Formación Chiquimil (Mioceno tardío), provincia de Catamarca, Argentina. Bioestratigrafía. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes*, 36, R11.
- Esteban, G. I., Nasif, N. I. y Montalvo, C. I. 2001. Nuevos registros de Dasypodidae (Xenarthra) del Mioceno tardío de la provincia de La Pampa, Argentina. *Revista Española de Paleontología*, 16, 77–87.
- Esteban, G. I., Nasif, N. I., Montalvo, C. I. y Visconti, G. 2003. Nuevos registros de Dasypodidae (Xenarthra) en la Formación Cerro Azul (Mioceno tardío) de Caleufú, La Pampa, Argentina. *Ameghiniana*, 40, 495–499.
- Esteban, G., Nasif, N. y Georgieff, S. M. 2014. Cronobioestratigrafía del Mioceno tardío–Plioceno temprano, Puerta de Corral Quemado y Villavil, provincia de Catamarca, Argentina. *Acta Geológica Lilloana*, 26, 165–192.

- Esteban, G., Nasif, N., Armella, M. y Madozzo Jaén, M. C. 2017. Los vertebrados del Neógeno tardío de Catamarca y Tucumán: Actualización de su registro y cronología. En Muruaga, C. M., y Grosse, P. (Eds.), *Ciencias de la Tierra y Recursos Naturales del NOA. Relatorio del 20th Congreso Geológico Argentino*: San Miguel de Tucumán. *Asociación Geológica Argentina*, 754–766.
- Esteban, G., Georgieff, S. M., Nasif, N., Ibáñez, L., y Bonnini, R. 2019. Marco estratigráfico, paleontología de vertebrados y paleoambientes del Plioceno de Catamarca, Tucumán y Santiago del Estero, Argentina. *Mioceno al Pleistoceno del centro y norte de Argentina*, 52, 348–366.
- Ezcurra, M. D. y Agnolín, F. L. 2012. A new global palaeobiogeographical model for the Late Mesozoic and Early Tertiary. *Systematic Biology*, 61(4), 553–566. Doi:10.1093/sysbio/syr115.
- Fariña, R. A. y Vizcaíno, S. F. 2003. Slow moving or browsers? A note on nomenclature. *Senckenbergiana Biologica*, 83, 3–4.
- Fernicola, J. C. 2008. Nuevos aportes para la sistemática de los Glyptodontia Ameghino 1889 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). *Ameghiniana*, 45(3), 553–574.
- Fernicola, J. C., Rinderknecht, A., Jones, W., Vizcaíno, S. F. y Porpino, K. 2018. A new species of *Neoglyptatelus* (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the Late Miocene of Uruguay provides new insights on the evolution of the dorsal armor in cingulates. *Ameghiniana*, 55, 233–253. Doi 10.5710/AMGH.02.12.2017.3150.
- Ferrero, B. S., Schmidt, G. I., Zurita, A. E., Miño Boilini, A. R., Camacho, M., Candela, A. M., Cuadrelli, F. y Solís, N. 2017. Primer Registro De *Posnanskytherium* Liendo Lazarte, 1943 (Notoungulata, Toxodontidae) En Argentina. *31° Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, R.72

- Flower, B. P. y Kennett, J. P. 1994. The middle Miocene climatic transition: East Antarctic ice sheet development, deep ocean circulation and global carbon cycling. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 108, 537–555.
- Flynn, J. y Wyss, A. 1998. Recent advances in South American mammalian paleontology. *Trends in Ecology and Evolution*, 13(11), 449–454. Doi:10.1016/S0169 5347(98)01457-8.
- Flynn, J. J., Novacek, M. J., Dodson, H. E., Frassinetti, D., McKenna, M. C., Norell, M. A., Sears, K. E. y Wyss, A. R. 2002. A new fossil mammal assemblage from the southern Chilean Andes: implications for geology, geochronology, and tectonics. *Journal of South American Earth Sciences*, 15(3), 285–302.
- Forasiepi, A. M., Goin, F. y Martinelli, A. G. 2009. Contribution to the knowledge of the Sparassocynidae (Mammalia, Metatheria, Didelphoidea), with comments on the age of the Aisol Formation (Neogene), Mendoza Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29, 1252–1263.
- Galli, C. I., Coira, B. L., Alonso, R. N., Iglesia Llanos, M. P., Prezzi, C. B. y Mahlburg Kay, S. 2016. Tectonostratigraphic history of the Neogene Maimará basin, northwest Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 72 137–158. Doi:10.1016/j.jsames.2016.09.007.
- Garzione, C. N., Molnar, P., Libarkin, J. C., y MacFadden, B. J. 2006. Rapid late Miocene rise of the Bolivian Altiplano: Evidence for removal of mantle lithosphere. *Earth and Planetary Science Letters*, 241(3-4), 543–556.
- Garzione, C. N., Molnar, P., Libarkin, J. C. y MacFadden, B. L. 2007. Reply to commenton “Late Miocene rise of the Bolivian Altiplano: Evidence for removal of mantle lithosphere”. *Earth and Planetary Science Letters*, 259, 630–633.

- Garzione, C. N., Hoke, G. D., Libarkin, J. C., Withers, S., MacFadden, B., Eiler, J., Ghosh P. y Mulch, A. 2008. Rise of the Andes. *Science*, 320(5881), 1304–1307. Doi:10.1126 / science.1148615. .
- Garzione, C. N., Auerbach, D. J., Smith, J. J. S., Rosario, J. J., Passey, B. H., Jordan, T. E. y Eiler, J. M. 2014. Clumped isotope evidence for diachronous surface cooling of the Altiplano and pulsed surface uplift of the Central Andes. *Earth and Planetary Science Letters*, 393, 173–181. Doi 10.1016/j.epsl.2014.02.029.
- Garzione, C. N., McQuarrie, N., Perez, N. D., Ehlers, T. A., Beck, S. L., Kar, N., Eichelberger, N., Chapman, A. D., Ward, K. M., Ducea, M. N., Lease, R. O., Poulsen, C. J., Wagner, L. S., Saylor, J. E., Zandt, G. y Horton, B. K. 2017. Tectonic Evolution of the Central Andean Plateau and Implications for the Growth of Plateaus. *Annual Review Earth Planetary Sciences*, 45, 529–559. Doi 10.1146/annurev-earth- 063016-020612.
- Gaudin, T. J. 1995. The ear region of edentates and the phylogeny of the Tardigrada (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15(3), 672–705. Doi:10.1080/02724634.1995.10011255.
- Gaudin, T. J. 1999. The morphology of xenarthrous vertebrae (Mammalia, Xenarthra). *Fieldiana*, 41, 1–38.
- Gaudin, T. J. 2004. Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): The craniodental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 140(2), 255–305. Doi:10.1111/ j.1096-3642.2003.00100.x.
- Gaudin, T. J. y Wible, J. R. 2006. The phylogeny of living y extinct armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): a craniodental analysis. En Carrano, M. T., Gaudin, T. J., Blob, R. W. y Wible, J. R. (Eds.), *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, y Reptiles*. A Volume

- Honoring James Allen Hopson, University Press of Chicago, London, .6, 153–198.
- Gaudin, T. J., y McDonald, H. G. 2008. Morphology-based investigations of the phylogenetic relationships among extant and fossil xenarthrans. *The Biology of the Xenarthra. University Press of Florida, Gainesville*, 24–36.
- Gaudin, T. J. y Croft, D. A. 2015. Paleogene Xenarthra and the evolution of South American mammals. *Journal of Mammalogy*, 96, 622–634. Doi:10.1093/jmammal/gyv073.
- Gaudin, T. J. y Lyon, L. M. 2017. Cranial osteology of the pampathere *Holmesina floridanus* (Xenarthra: Cingulata; Blancon NALMA), including a description of an isolated petrosal bone. *PeerJ*, 5, e4022.
- Gelfo, J. N. 2006. *Los Didolodontidae (Mammalia: Ungulatomorpha) del Terciario Sudamericano. Sistemática, origen y evolución*. [Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires, Argentina] 454 p. (inédito)
- Gelfo, J. N., Goin, F. J., Woodburne, M. y Muizon, C. D. 2009. Biochronological relationships of the earliest South American Paleogene mammalian faunas. *Palaeontology*, 52, 251–269. Doi:10.1111/j.1475-4983.2008.00835.x.
- Gibb, G. C., Condamine, F. L., Kuch, M., Enk, J., Moraes-Barros, N., Superina, M., Poinar, H. N. y Delsuc, F. 2016. Shotgun mitogenomics provides a reference phylogenetic framework and timescale for living xenarthrans. *Molecular Biology and Evolution*, 33(3), 621–642. Doi:10.1093/molbev/msv250.
- Gill, T. 1872. Arrangement of the families of mammals with analytical tables: *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 11, 1–98.

- Gillette, D. D. y Ray, C. E. 1981. Glyptodonts of North America. *Smithsonian Contributions to Palaeobiology*, 40, 1–251.
- Gillette, D. D., Carranza-Castañeda, Ó., White Jr. R. S., Morgan G. S, Thrasher, L. C., McCord, R. y McCullough, G. 2016. Ontogeny y Sexual Dimorphism of Glyptotherium texanum (Xenarthra, Cingulata) from the Pliocene y Pleistocene (Blancan y Irvingtonian NALMA) of Arizona, New Mexico, y Mexico. *Journal of Mammalian Evolution*, 23(2), 133–154.
- Glass, B. P. 1985. History of classification y nomenclature in Xenarthra (Edentata). *The evolution y ecology of armadillos, sloths, y vermilinguas*, 51–64.
- Goin F. J., Candela A. y López G. M. 1998. Middle Eocene marsupials from Antofagasta de la Sierra, Northwestern Argentina. *Geobios*, 31, 75–85
- Goin F. J., Gelfo, J. N., Chornogubsky, L, Woodburne, M. O, y Martin, T. 2012. Origins, radiations, and distribution of South American mammals: from greenhouse to icehouse worlds. En Patterson, B. D, Costa, L. P. (Eds.), *Bones, Clones, and Biomes: An 80-million Year History of Recent Neotropical Mammals*. University of Chicago Press, Chicago, 20–50.
- Gois-Lima, F. 2013. *Análisis morfológico y afinidades de los Pampatheriidae (Mammalia, Xenarthra)*. [Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina] 312 p. (Inédito).
- Goloboff, P. A., Farris, J. S. y Nixon, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24(5), 774–786.
- González, L. R. 2010. *Los Cingulata (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno temprano y medio de Patagonia (edades Santacrucense y 'Friasense')*: Revisión sistemática y consideraciones bioestratigráficas [Tesis Doctoral. Universidad

- Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, Argentina] 471 p. (Inédito).
- Gray, J. E. 1821. On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Medical Repository*, 15, 296–310.
- Gray, J. E. 1869. Catalogue of carnivorous, pachydermatous and edentate Mammalia in the British Museum. British Museum (Natural History). Londres VII C, 398.
- Greenwood, A. D., Castresana, J., Feldmaier-Fuchs, G. y Pääbo, S. 2001. A molecular phylogeny of two extinct sloths. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 18, 94–103.
- Grosse, P. y Guzmán, S. 2018. Volcanismo. En H. R. Grau, M. J. Babot, A. Izquierdo y A. Grau (Eds.), *La Puna argentina: naturaleza y cultura*. Serie Conservación de la Naturaleza, 24, 30–49.
- Guantay, S. y Alonso, R. N. 1989. Icnita de mamífero en la Formación Sijes (Mioceno Superior), Salta. *VI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, San Juan, *Actas*, 93–96.
- Guzmán, S., Grosse, P., Montero-López, C., Hongn, F., Pilger, R., Petrinovic, I., Seggiaro, R. y Aramayo, A. 2014. Spatial-temporal distribution of explosive volcanism in the 25-28°S segment of the Andean Central Volcanic Zone. *Tectonophysics*. Doi:10.1016/j.tecto.2014.08.013.
- Hallström, B. M., Kullberg, M., Nilsson, M. A. y Janke, A. 2007. Phylogenomic data analyses provide evidence that Xenarthra and Afrotheria are sister groups. *Molecular Biology and Evolution*, 24, 2059–2068.

- Hammer, O., Harper, D. A. y Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica*, 4(1), 9.
- Hartley, A. J., Chong, G., Houston, J. y Mather, A. E. 2005. 150 million years of climatic stability: evidence from the Atacama Desert, northern Chile. *Journal of the Geological Society*, 162, 421–424.
- Hartley, A. J., Sempéré, T. y Worner, G. 2007. A comment on "Rapid late Miocene rise of the Bolivian Altiplano: Evidence for removal of mantle lithosphere" by C. N. Garzione et al. (Earth Planet. Sci. Lett. 241 (2006) 543–556). *Earth and Planetary Science Letters*, 259(3), 625–629.
- Haro, J. A., Tauber, A. A. y Krapovickas, J. M. 2016. The manus of *Myiodon darwini* Owen (Tardigrada, Mylodontidae) and its phylogenetic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36, e1188824. Doi 10.1080/02724634.2016.1188824.
- Herbst, R., Anzótegui, L., Esteban, G., Mautino, L., Morton, S. y Nasif, N. L. 2000. Síntesis paleontológica del Mioceno de los valles Calchaquíes, noroeste argentino. En Aceñolaza, F. G. y Herbst, R. (Eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica*, 14, 263–288.
- Hill, R. V. 2006. Comparative anatomy and histology of xenarthran osteoderms. *Journal of Morphology*, 267, 1441–1460. Doi 10.1002/jmor.10490.
- Hirschfeld, S. E. 1985. Ground sloths from the Friasian La Venta Fauna, with additions to the Pre–Friasian Coyaima Fauna of Colombia, South America. *University of California Publications in Geological Sciences* 128, 1–91.
- Hoffstetter, R., Martinez, C., Muñoz-Reyes, J., y Tomasi, P. 1971. Le gisement d'Ayo Ayo (Bolivie), une succession stratigraphique Pliocène–Pléistocène datée par

- des mammifères. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Série D: Sciences Naturelles*, 273(25), 2472–2475.
- Hoffstetter, R. 1986. High Andean mammalian faunas during the Plio–Pleistocene. *High altitude tropical biogeography*, 9, 219–245.
- Hongn, F., Del Papa, C., Powell, J., Petrinovic, I., Mon, R. y Deraco, V. 2007. Middle Eocene deformation and sedimentation in the Puna-Eastern Cordillera transition (23°-26°S): control by preexisting heterogeneities on the pattern of initial Andean shortening. *Geology*, 35, 271–274.
- Hongn F., Mon R., Petrinovic, I., Del Papa, C. y Powell, J. 2010. Inversión y reactivación tectónicas Cretácico-Cenozoicas en el Noroeste Argentino: influencia de las heterogeneidades del basamento Neoproterozoico–Paleozoico Inferior. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 66, 38–53.
- Hongn, F., Montero-López, C., Guzmán, S., Aramayo, A. y Mathez-Stiefel, S. L. 2019. Capítulo 1. Geología. En Grau, H. R., Babot, M. J., Izquierdo A. E. y Grau, A. (Eds.), *La Puna argentina: naturaleza y cultura [The Argentinian Puna: Nature and Culture]*. Mountain Research and Development, 39(2).
- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., Ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C. L., Figueiredo, J. P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F. R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Sarkinen T. y Antonelli, A. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330(6006), 927–931. Doi:10.1126/science.1194585.
- Huxley, T. 1872. A Manual of the Anatomy of Vertebrated Animals (D. Appleton and Co. New York), 431p.

- Hynek, S. A., Passey, B. H., Prado, J. L., Brown, F. H., Cerling, T. E., y Quade, J. 2012. Small mammal carbon isotope ecology across the Miocene–Pliocene boundary, northwestern Argentina. *Earth and Planetary Science Letters*, 321, 177–188.
- Illiger, C., 1811, *Prodromus systematis mammalium et avium: Additis terminis zoographicis utriusque classis, eorumque versione Germanica*. Sumptibus C. Salfeld, Berlin, 302 p.
- Isacks, B. L. 1988. The Altiplano-Puna and the Bolivian orocline. *Journal of Geophysical Research*, 93, 3211–3231.
- Isla, F., Taglioretti, M. y Dondas, A. 2015. Revisión y nuevos aportes sobre la estratigrafía y sedimentología de los acantilados entre Mar de Cobo y Miramar, provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 72(2), 235–250.
- Jaureguizar, E. O. 1998. Paleoeología y evolución de la fauna de mamíferos de América del Sur durante la «edad de las planicies australes» (Mioceno superior–Plioceno superior). *Estudios Geológicos*, 54(3–4), 161–169.
- Jordan, T. E., Nester, P. L., Blanco, N., Hoke, G. D., Dávila, F. y Tomlinson, A. J. 2010. Uplift of the Altiplano-Puna plateau: A view from the west. *Tectonics*, 29(5). Doi:10.1029/2010TC002661.
- Kay, R. F. y Madden, R. H. 1997a. Paleogeography and paleoecology. En Kay, R. F., Madden, R. H., Cifelli, R. H. y Flynn, J. J. (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, 520–550.

- Kleinert, K. y Strecker, M. R. 2001. Climate change in response to orographic barrier uplift: paleosol and stable isotope evidence from the late Neogene Santa María basin, northwestern Argentina. *Geological Society of America Bulletin*, 113, 728–742.
- Kraemer, B., Adelman, D., Alten, M., Schnurr, W., Erpenstein, K., Kiefer, E., Van Den Bogaard, P y Görler, K. 1999. Incorporation of the Paleogene foreland into the Neogene Puna Plateau, the Salar de Antofalla area, NW Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 12, 157–182.
- Kraglievich, L. 1921. Estudios sobre los Mylodontinae. Descripción comparativa del genero Pleurolestodon Rov. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, 31, 95–118.
- Kraglievich, L. 1923. Descripción comparada de los cráneos de *Scelidodon rothi* Amegh. y *Scelidotherium parodii*, n. sp. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, 33, 57–103.
- Kraglievich, L. 1925. Cuatro nuevos Gravirados de la fauna araucana chapadmalense. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural "Bernardino Rivadavia"* 33, 215–235.
- Kraglievich, L. 1931. *Megatherium Lundii* Seijoi, nueva subespecie pleistocena de Uruguay. *Revista de la Sociedad Amigos de la Arqueología* 5, 81–89.
- Kraglievich, L. 1932. Diagnósis de nuevos géneros y especies de roedores cávidos y eumegámidos fósiles de la Argentina. Rectificación genérica de algunas especies conocidas y adiciones al conocimiento de otras. *Anales de la sociedad Científica Argentina*, 114(4), 155–181; (5–6), 211–237.

- 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, 136.
- Krmpotic, C. M., Ciancio, M. R., Barbeito, C., Mario, R. C., y Carlini, A. A. 2009. Osteoderm morphology in recent and fossil euphractine xenarthrans. *Acta Zoologica*, 90(4), 339–351.
- Krmpotic, C. M., Ciancio, M. R., Carlini, A. A., Castro, M. C., Scarano, A. C., y Barbeito, C. G. 2015. Comparative histology and ontogenetic change in the carapace of armadillos (Mammalia: Dasypodidae). *Zoomorphology*, 134(4), 601–616.
- Latham, J. y Davies, H. 1795. Faunula indica. En Forster, J. R., (Ed.), *Zoologia Indica*. Editorial Secunda. Gebauer, Halle, 38 p.
- Latorre, C., Quade, J. y McIntosh, W. C. 1997. The expansión of C4 grasses and global change in the late Miocene: Stable isotope evidence from the Americas. *Earth and Planetary Science Letters*, 146, 83–96. Doi:10.1016/S0012-821X(96)00231-2.
- Lavenu A, Bonhomme MG, Vatin-Perignon N y De Pachtere P. 1989. Neogene magmatism in the Bolivian Andes between 16 S and 18 S: Stratigraphy and K/Ar geochronology. *Journal of South American earth sciences*, 2, 35–47.
- Leanza, A. F. 1958. Geología Regional. En: *La Argentina, Suma de Geografía*. Editorial Peuser, Buenos Aires, 1(3), 217–349.
- Leier, A., McQuarrie, N., Garzione, C. y Eiler, J. 2013. Stable isotope evidence for multiple pulses of rapid surface uplift in the Central Andes, Bolivia. *Earth and Planetary Science Letters*, 371, 49–58.

- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Stockholm, Laurentius Salvius, 824p.
- MacFadden, B. J., Anaya, F., Perez, H., Naeser, C. W., Zeitler, P. K., y Campbell Jr, K. E. 1990. Late Cenozoic paleomagnetism and chronology of Andean basins of Bolivia: evidence for possible oroclinal bending. *The Journal of Geology*, 98(4), 541–555.
- MacFadden, B. J., Anaya, F. y Argollo, J. 1993. Magnetic polarity stratigraphy of Inchasi: a Pliocene mammal-bearing locality from the Bolivian Andes deposited just before the Great American Biotic Interchange. *Earth and Planetary Science Letters*, 114, 229–241.
- MacFadden, B. J., Wang, Y., Cerling, T. E. y Anaya, F. 1994. South American fossil mammals and carbon isotopes from Bolivian Andes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeocology*, 107, 257–258. Doi:10.1016/0031-0182(94)90098-1.
- MacFadden, B. J., Anaya, F. y Swisher, C. C. 1995. Neogene paleomagnetism and oroclinal bending of the central Andes of Bolivia. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, 100, 8153–8167. Doi:10.1029/95JB00149.
- Madsen, O., Scally, M., Douady, C. J., Kao, D. J., DeBry, R. W., Adkins, R., Amrine, H. M., Stanhope, M. J., De Jong, W. W. y Springer, M. S. 2001. Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals. *Nature* 409, 610–614.
- Marshall, L. G. y Patterson, B. 1981. Geology and geochronology of the mammal-bearing Tertiary of the Valle de Santa María and Río Corral Quemado, Catamarca Prov. Arg. *Fieldiana Geology*, 9, 1–80.

- Marshall, L. G., y Sempere, T. 1991. The Eocene to Pleistocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: A review. En Suarez-Soruco, R (Ed.), *Fósiles y Facies de Bolivia. Vol 1. Vertebrados. Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales de Bolivia*, 12(3-4), 631–652
- Marshall, L. G., Butler, R. F., Drake, R. E., Curtis, G. H. y Tedford, R. H. 1979. Calibration of the Great American Interchange. A radioisotope chronology for Late Tertiary interchange of terrestrial faunas between the Americas. *Science* 204, 272–279.
- Marshall, L. G., Butler, R. F., Drake, R. E. y Curtis, G. H. 1982. Geochronology of type Uquian (Late Cenozoic) land mammal age, Argentina. *Science*, 216, 986–989.
- Marshall, L. G., Berta, A., Hoffster, R., Pascual, R., Reig, O. A., Bombin, M., y Mones, A. 1983. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Palaeovertebrata. (Mémoire Extraordinaire)*: 1–93.
- Marshall, L., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Reig, R., Bombin, M. y Mones, A. 1984. Mammals and stratigraphy: Geochronology of the continental mammal bearing Quaternary of South America. *Paleovertebrata, Mémoire extraordinaire, Montpellier, France, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés de l'Ecole Pratique des Hautes Études*, 76 p.
- Marshall, L. G., Swisher, C. C., Lavenue, A., Hoffstetter, R. y Curtis, G. H. 1992. Geochronology of the mammal-bearing late Cenozoic on the northern Altiplano, Bolivia. *Journal of South American Earth Sciences*, 5, 1–19.
- Matteucci, S. 2012. Ecorregión Puna. En Morello, J., Matteucci, S., Rodriguez, A., y Silva, M., (Eds.), *Ecorregiones y Complejos Ecosistemicos Argentinos: Buenos Aires*, Orientacion Grafica S.R.L., 87–127.

- McAfee, R. K. 2009. Reassessment of the cranial characters of *Glossotherium* and *Paramylodon* (Mammalia: Xenarthra: Mylodontidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 155, 885–903.
- McAfee, R. K. 2016. Description of new postcranial elements of *Myodon darwinii* Owen 1839 (Mammalia: Pilosa: Mylodontinae), and functional morphology of the forelimb. *Ameghiniana*, 53, 418–443.
- McDonald, H. G. 1987. *A systematic review of the Plio–Pleistocene scelidotheriine ground sloths (Mammalia: Xenarthra: Mylodontidae)*. [Tesis Doctoral. University of Toronto] 487p. (inérito).
- McDonald, H. G. 1997. Xenarthrans: Pilosans. En Kay, R. F., Madden, R. H., Cifelli, R. L., Flynn, J. J. (Eds.), *Vertebrate paleontology in the Neotropics. The Miocene fauna of La Venta, Colombia*. Washington and London. Smithsonian Institution Press, 233–245.
- McDonald, H. G. 2005. Paleocology of extinct xenarthrans and the Great American Biotic Interchange. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 45(4), 319–340.
- McDonald, H. G. y De Muizon, C. 2002. The cranial anatomy of *Thalassocnus* (Xenarthra, Mammalia), a derived nothrothere from the Neogene of the Pisco Formation (Peru). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22, 349–365
- McDonald, H. G. y Naples, V. L. 2007. Xenarthra, En Janis, C. M., Gunnell, G. F., y Uhen, M. D., (Eds.), *Evolution of Tertiary Mammals of North America*: Cambridge, UK, Cambridge University Press, 147–160.
- McDonald, H. G., Vizcaíno, S. F. y Bargo, M. S. 2008. Skeletal anatomy and the fossil history of the Vermilingua. En Vizcaíno, S. F.; Loughry, W. J. (Eds.), *The*

- Biology of the Xenarthra*, University of Florida Press, Gainesville, Florida, 64–78.
- McKenna, M. C. y Bell, S. K. 1997. Classification of mammals above the species level. New York, *Columbia University Press*, 640p.
- McKenna, M. C., Wyss, A. R. y Flynn, J. J. 2006. Paleogene pseudoglyptodont xenarthrans from Central Chile and Central Patagonia. *American Museum Novitates*, 3536, 1–18.
- Meredith, R. W., Janecka, J. E., Gatesy, J., Ryder, O. A., Fisher, C. A., Teeling, E. C., Goodbla, A., Eizirik, E., Simao, T. L., Stadler, T., Rabosky, D. L., Honeycutt, R. L., Flynn, J. J., Ingram C. M., Steiner, C., Williams, T. L., Robinson, T. J., Burk-Herrick, A., Westerman, M., Ayoub, N. A., Springer, M. S. y Murphy, W. J. 2011. Impacts of the Cretaceous Terrestrial Revolution y KPg extinction on mammal diversification. *Science*, 334(6055), 521–524. Doi:10.1126/science.1211028. .
- Miño-Boilini, Á. R. 2012. *Sistemática y evolución de los Scelidotheriinae (Xenarthra, Mylodontidae) cuaternarios de la Argentina. Importancia bioestratigráfica, paleobiogeográfica y paleoambiental*. [Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, Argentina] 317p. (Inédito).
- Miño-Boilini, Á. R., Tomassini, R. L., Oliva, C. M. y Manera, T. 2011. Adiciones al conocimiento de *Proscelidodon* Bordas, 1935 (Mammalia, Xenarthra, Scelidotheriinae); *Sociedade Brasileira de Paleontologia*; *Revista Brasileira de Paleontologia*, 14 (3), 269–278.
- Miño-Boilini, Á. R., Carlini, A. A. y Scillato-Yané, G. J. 2014. Revisión sistemática y taxonómica del género *scelidotherium* owen, 1839 (Xenarthra, Phyllophaga,

- Mylodontidae); *Sociedade Brasileira de Paleontologia; Revista Brasileira de Paleontologia*, 17(1), 43–58
- Möller-Krull, M., Delsuc, F., Churakov, G., Marker, C., Superina, M., Brosius, J., Douzery, E. J. P. y Schmitz, J. 2007. Retroposed elements y their flanking regions resolve the evolutionary history of xenarthran mammals (armadillos, anteaters, y sloths). *Molecular Biology y Evolution*, 24, 2573–2582.
- Mon, R. y Salfity, J. A. 1995. Tectonic evolution of the Andes of northern Argentina. En: Tankard, A. J., Suárez, R., Welsink, H. J. (Eds.), *Petroleum basins of South America. American Association of Petroleum Geologists Memoir*, 62, 269–283.
- Mones, A. 1986. Paleovertebrata Sudamericana: Catálogo sistemático de los vertebrados fósiles de América del Sur, Parte I, Lista preliminar y bibliografía. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 82, 1–625.
- Mones, A. y Mehl, J. 1990. La presencia de *Macroeuphractus* aff. *Moreni* (Lydekker, 1895), en la Formación La Paz (Plioceno), Bolivia: Aspectos taxonómicos y bioestratigráficos (Mammalia, Cingulata, Dasypodidae). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 2, 17–31.
- Montaño-Calderon, D. 1966. *Estudiogeológico de la región de Tupiza-Estarca-Suipacha, Prov. Sud Chichas. Potosí*. [Tesis de grado, UMSA., La Paz] 77p. (Inédito).
- Montero-López, C., Del Papa, C., Hongn, F., Strecker, M. y Aramayo, A. 2018. Synsedimentary brokenforeland tectonics during the Paleogene in the Andes of NW Argentina: new evidence from regional to centimeter-scale deformation features. *Basin Research*, 30, 142–159. Doi:10.1111/bre.12212.

- Montero-López, C., Hongn, F., López Steinmetz, R. L., Aramayo, A., Pingel, H., Strecker, M. R., Cottle J. M. y Bianchi, C. 2020. Development of an incipient paleogene topography between the present-day eastern andean plateau (Puna) and the eastern cordillera, southern central andes, NW argentina. *Basin Research*. Doi: 10.1111/bre.12510
- Moreno, F. P. 1882. Patagonia, resto de un antiguo continente hoy sumergido contribuciones al estudio de las colecciones del Museo antropológico y arqueológico. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 14, 97–131.
- Moreno, F. P. y Mercerat, A. 1891. Exploración arqueológica de la provincia de Catamarca. *Revista del Museo de La Plata*, 1, 222–236.
- Morgan, G. S y Harris, A. H. 2015. Pliocene and Pleistocene vertebrates of New Mexico. *New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin*, 68, 233–427.
- Morrone, J. J. 1994. Distributional patterns of species of Rhytirrhini (Coleoptera: Curculionidae) and the historical relationships of the Andean provinces. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 188-194.
- Moura, J. F., Gois, F., Galliari, F. C. y Fernandes, M. A. 2019. A new and most complete pampathere (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the Quaternary of Bahia, Brazil. *Zootaxa*, 4661(3), 401–444.
- Muñoz, N. 1991. Marco geológico y estratigrafía de una sistema fluvio-lacustre, Paleogeno, Altiplano de Arica, Norte de Chile. En *Congreso geológico chileno*. 6 201–204.

- Murphy, W. J., Eizirik, E., Johnson, W. E., Zhang, Y. P., Ryder, O. A. y O'Brien, S. J. 2001a. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature*, 409, 614–618.
- Murphy, W. J., Eizirik, E., O'Brien, S. J., Madsen, O., Scally, M., Douady, C. J., Teeling, E., Ryder, O. A., Stanhope, M. J., De Jong, W. W. y Springer, M. S. 2001b. Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics. *Science*, 294, 2348–2351.
- Murphy, W. J., Pringle, T. H., Crider, T. A., Springer, M. S. y Miller, W. 2007. Using genomic data to unravel the root of the placental mammal phylogeny. *Genome Research*, 17, 413–421.
- Muruaga, C. 1998. *Estratigrafía y sedimentología del Terciario superior de la sierra de Hualfín, entre las localidades de Villavil y San Fernando, provincia de Catamarca*. [Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán] 260p. (Inédito).
- Muruaga, C. M. 2001. Estratigrafía del Miembro El Jarillal (Formación Chiquimil, Mioceno superior), la Sierra de Hualfín, Catamarca. *Acta Geológica Lilloana*, 18(2), 265–280.
- Naidoo, T., Zimmermann U. y Vervoort J. 2016. Pre-Pampean metasedimentar y rocks from the Argentinian Puna: Evidence for the Ediacaran margin of Gondwana or the Arequipa-Antofalla-Western Pampeanas block. *Precambrian Research*, 280, 139–146.
- Naples, V. L. 1982. Cranial osteology and function in the tree sloths, *Bradypus* and *Choloepus*. *American Museum Novitates*, 2739, 1–41.

- Nasif, N. I., Esteban, G. I., y Georgieff, S. M. 2008. Nuevo registro de vertebrados para la Formación Aconquija, provincia de Catamarca, noroeste de Argentina: Implicancias cronoestratigráficas y consideraciones paleoambientales. *Acta Geológica Lilloana*, 20, 99–112.
- Nasif, N. L., Esteban, G., Georgieff, S. M., Ibañez, L., y Spagnuolo, C. M. 2019. Biocronoestratigrafía y paleoambientes del Mioceno tardío de Catamarca, Tucumán y Santiago del Estero, Argentina. *Opera Lilloana*, 52, 229–250.
- Negri, F. R. 2004. *Os Tardigrada (Mammalia, Xenarthra) do Neógeno, Amazônia Sul-Occidental, Brasil*. [Tesis Doctoral. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre]. 156 p. (Inédito).
- Negri, F. R., y Ferigolo, J. 2004. Urumacotheiinae, nova subfamilia de Mylodontinae (Mammalia, Tardigrada) do Mioceno superior Plioceno, América do Sul. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(2), 281–288.
- Novacek, M. J. 1992. Mammalian phylogeny: shaking the tree. *Nature*, 356, 121–125.
- Núñez-Blasco, A., Zurita, A. E., Miño-Boilini, A. R. y Bonini, R. A. 2019. Xenarthra Glyptodontidae (Mammalia) del Neógeno tardío de la cuenca Villavil-Quillay, Catamarca (Argentina): una aproximación a su diversidad. *V Simposio del Mioceno – Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina*, 111–113.
- Nyakatura, J. A. 2012. The convergent evolution of suspensory posture and locomotion in tree sloths. *Journal of Mammalian Evolution*, 19, 225–234.
- O'Dea, A., Lessios, H. A., Coates, A. G., Eytan, R. I., Restrepo-Moreno, S. A., Cione, A. L., Collins, L. S., De Queiroz, A., Farris, D. W., Norris, R. D., Stallard, R. F., Woodburne, M. O., Aguilera, O., Aubry, M., Berggren, W. A., Budd, A. F., Cozzuol, M. A., Coppard, S. E., Duque-Caro, H., Finnegan, S., Gasparini, G.

- M., Grossman, E. L., Johnson, K. G., Keigwin, L. D., Knowlton, N., Leigh, E. G., Leonard-Pingel, J. S., Marko, P. B., Pyenson, N. D., Rachello-Dolmen, P. G., Soibelzon, E., Soibelzon, L., Todd J. A., Vermeij, G. J., Jackson J. B. C. 2016. Formation of the Isthmus of Panama. *Science advances*, 2(8), e1600883. Doi:10.1126 / sciadv.1600883.
- Oiso, Y. 1991. New land mammal locality of middle Miocene (Colloncuran) age from Nazareno, southern Bolivia. *Fósiles y facies de Bolivia*, 1, 653–672.
- O’Leary, M. A., Bloch, J. I., Flynn, J. J., Gaudin, T. J., Giallombardo, A., Giannini, N. P., Goldberg, S. L., Kraatz, B. P., Luo, Z. X., Meng, J., Ni, X., Novacek, M. J., Perini, F. A., Randall, Z. S., Rougier, G. W., Sargis, E. J., Silcox, M. T., Simmons, N. B., Spaulding, M., Velazco, P. M., Weksler, M., Wible, J. R. y Cirranello, A. L. 2013. The placental mammal ancestor and the post-K-Pg radiation of placentals. *Science*, 339, 662–667. Doi:10.1126/science.1229237.
- Oliva, C., Zurita, A. E., Dondas, A. y Scillato-Yané, G. J. 2010. Los Glyptodontidae (Xenarthra, Glyptodontidae) del Piso/Edad Chapadmalalense (Plioceno tardío): revisión y aportes a su conocimiento. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 27(1), 112–120.
- Oliveira, E. V. y Bergqvist, L. P. 1998. A new Paleocene armadillo (Mammalia, Dasypodoidea) from the Itaboraí Basin, Brazil. *Asociación Paleontologica Argentina, Publicacion Especial*, 5, 35–40.
- Oncken, O., Hindle, D., Kley, J., Elger, K., Victor, P. y Schemmann, K. 2006. Deformation of the Central Andean Upper Plate System-Facts, Fiction, and constraints for plateau models. En Oncken, O., Chong, G., Franz, G., Giese, P., Götze, H., Ramos, V., Strecker, M. y Wigger, P. (Eds.), *The Andes–Active Subduction Orogeny*. Springer, Berlín, 265–283.

- Ortiz Jaureguizar, E. 1998. Paleoecología y evolución de la fauna de mamíferos de América del Sur durante la «Edad de las Planicies Australes» (Mioceno superior–Plioceno superior). *Estudios Geológicos* 54(3-4), 161–169.
- Ortiz-Jaureguizar, E. y Cladera, G. A. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments*, 66(3), 498–532. Doi:10.1016/j.jaridenv.2006.01.007.
- Owen, R. 1842. Description of the Skeleton of an Extinct Gigantic Sloth: *Myodon robustus*, Owen, with Observations on the Osteology, Natural Affinities, and Probable Habits of the Megatherioid Quadrupeds in General. R. and JE Taylor, sold by J. van Voorst.
- Owen, R. 1858. V. On the *Megatherium* (*Megatherium americanum*, Cuvier and Blumenbach). Part IV. Bones of the anterior extremities. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 148, 261–278.
- Owen, R. 1860. On the *Megatherium* (*Megatherium americanum*, Cuvier and Blumenbach). V. Bones of the posterior extremities. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 149, 802–829.
- Pascual, R. 1983. Novedosos marsupiales paleógenos de la Formación Pozuelos (Grupo Pastos Grandes) de la Puna, Salta, Argentina. *Ameghiniana*, 20, 265–286.
- Pascual, R. 1986. Evolución de los vertebrados cenozoicos: sumario de los principales hitos. *IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza)*, Actas, 2, 209–218.

- Pascual, R. 2006. Evolution and geography: the biogeographic history of South American land mammals. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93, 209–230. Doi:10.3417/0026-6493(2006)93[209:EAGTBH]2.0.CO;2.
- Pascual, R. y Bondesio, P. 1982. Un roedor Cardiatheriinae (Hydrochoeriidae) de la Edad Huayqueriense (Mioceno tardío) de La Pampa. Sumario de los ambientes terrestres en la Argentina durante el Mioceno. *Ameghiniana*, 19, 19–35.
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar, E. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. 1. *Human Evolution*, 19, 23–60.
- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E., y Prado, J. L. 1996. Land mammals: paradigm for Cenozoic South American geobiotic evolution. En Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology. (G. Arratia, ed.), *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, 30, 265–319.
- Patterson, B., Segall, W. y Turnbull, W. D. 1992. The ear region in xenarthrans (=Edentata: Mammalia). Part II. Pilosa (sloths y anteaters), palaeonodonts, y a miscellany. *Fieldiana*, 24, 1–79.
- Paula Couto, C. D. 1974. The manus of Nothrotheriops shastense (Sinclair, 1905). En *Anais do XXVIII Congresso Brasileiro Geologia*, 2, 165–176.
- Paula Couto, C. 1979. *Tratado de Paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, Brasil, 590 p.
- Pelegriñ, J. S., Gamboa, S., Menéndez, I. y Fernández, M. H. 2018. El gran intercambio biótico Americano: una revisión paleoambiental de evidencias aportadas por mamíferos y aves neotropicales. *Revista Ecosistemas*, 27(1), 5. Doi:10.7818/ECOS.1455.

- Peña, M. I. 1997. *Tafonomía de restos óseos y condiciones ambientales del Plioceno Tardío, Playa San Carlos (Pdo. de Gral. Pueyrredón)* [Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas inédita, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina] (Inédito)
- Peralta-Prato, J., y Solórzano, A. 2019. How many species of the aquatic sloth *Thalassocnus* (Xenarthra: Megatheriidae) were in Chile?: new evidences from the Bahía Inglesa Formation, with a reappraisal of their biochronological affinities. *Andean Geology*, 46(3), 693–702.
- Pingel, H., Strecker, M. R., Alonso, R. N. y Schmitt, A. K. 2012. Neotectonic basin and landscape evolution in the Eastern Cordillera of NWArgentina, Humahuaca basin (~ 24°S). *Basin Research*, 25, 554–573. Doi:10.1111/bre.12016.
- Pitana, V. G. 2011. *Estudo do gênero Glossotherium Owen, 1840 (Xenarthra, Tardigrada, Mylodontidae), Pleistoceno no Estado do Rio Grande do Sul, Brasil* [Tesis Master. Porto Alegre, Brazil, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências] 183 p. (Inédito)
- Pitana, V. G., Esteban, G. I., Ribeiro, A. M. y Cartelle, C. 2013. Cranial and dental studies of *Glossotherium robustum* (Owen, 1842) (Xenarthra: Pilosa: Mylodontidae) from the Pleistocene of southern Brazil. *Alcheringa*, 37, 147–162.
- Poiré, D. G., Canessa, N. D., Scillato-Yané, G. J., Carlini, A. A., Canalicchio, J. M. y Tonni, E. P. 2005. La Formación El Polvorín: una nueva unidad del Neógeno de Sierras Bayas, Sistema de Tandilia, Argentina. *Actas XVI Congreso Geológico Argentino I*, 315–322.
- Poiré, D. G., Canalicchio, J. M., De los Reyes, L. M., Prado, J. L. 2007. Estratigrafía de la cubierta terciaria/cuaternaria del Yacimiento El Polvorín, Olavarría, Sistema

- de Tandilia, Argentina. *Acta VI Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses*, Mar del Plata, R. 37.
- Porpino, K. D. O., Fernicola, J. C. y Bergqvist, L. P. 2010. Revisiting the intertropical Brazilian species *Hoplophorus euphractus* (Cingulata, Glyptodontoidea) and the phylogenetic affinities of *Hoplophorus*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30, 911–927.
- Porpino, K. D. O., Fernicola, J. C., Cruz, L. E. y Bergqvist, L.P. 2014. The intertropical Brazilian species of *Panochthus* (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontoidea): a reappraisal of their taxonomy and phylogenetic affinities. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34, 1165–1179.
- Pouchet, G. 1867. *Mémoires sur le Grand Fourmilier*. G. Masson, Paris.
- Powell, J., Mulé, P., Duarte, R., Ortíz, P., Sanagua, J. y Muruaga, C. 1998. Mamíferos de la Formación Chiquimil (Mioceno superior) de la vertiente occidental de la Sierra de Hualfín, Provincia de Catamarca. *Acta Geológica Lilloana*, 18(1), 178.
- Prado, J. L. y Cerdeño, E. 1998. Los mamíferos pliocenos de la fauna local Quequén Grande (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Estudios Geológicos*, 54, 75–83.
- Prasad, A. B., Allard, M. W, Program, N. C. S. y Green, E. D. 2008. Confirming the phylogeny of mammals by use of large comparative sequence data sets. *Molecular Biology and Evolution*, 25, 1795–1808.
- Presslee, S., Slater, G. J., Pujos, F., Forasiepi, A. M., Fischer, R., Molloy, K., Mackie, M., Olsen, J. V., Kramarz, A., Taglioretti, M., Scaglia, F., Lezcano, M., Lanata, J. L., Southon, J., Feranec, R., Bloch, J., Hajduk, A., Martin, F. M., Salas Gismondi, R., Reguero, M., De Muizon, C., Greenwood, A., Chait, B. T.,

- Penkman, K., Collins, M. y MacPhee, R. D. E. 2019. Palaeoproteomics resolves sloth relationships. *Nature Ecology and Evolution*, 3, 1121–1130.
- Pujos, F. y Salas, R. 2004. A new species of the genus *Megatherium* (Mammalia: Xenarthra: Megatheriidae) from the Pleistocene of Sacaco and Tres Ventanas. *Palaeontology*, 47, 579–604.
- Pujos, F., De Iuliis, G. y Mamani Quispe, B. 2011. *Hiskatherium saintandrei*, gen. et sp. nov.: an unusual sloth from the Laventan of Quebrada Honda (Bolivia) and an overview of middle Miocene, small megatherioids. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31, 1131–1149.
- Pujos, F., De Iuliis, G. y Cartelle, C. 2017. A paleogeographic overview of tropical fossil sloths: towards an understanding of the origin of extant suspensory sloths?. *Journal of Mammalian Evolution*, 24, 1–20.
- Pujos, F., Candela, A., Galli, C. I., Coira, B. L., Reguero, M. A., de los Reyes, M. y Abello, M. A. 2012. The scelidotheriine *Proscelidodon* (Xenarthra: Mylodontidae) from the late Miocene of Maimará (northwestern Argentina, Jujuy Province): *Ameghiniana*, 49, 668–684. Doi:10.5710/AMGH.20.11.2012.593.
- Pujos, F., Salas-Gismondi, R., Baby, G., Baby, P., Goillot, C., Tejada, J., y Antoine, P. O. 2013. Implication of the presence of *Megathericulus* (Xenarthra: Tardigrada: Megatheriidae) in the Laventan of Peruvian Amazonia. *Journal of Systematic Palaeontology*, 11(8), 973–991.
- Pujos, F., De Iuliis, G., Mamani Quispe, B. y Andrade Flores, R. 2014. *Lakukullus anatisrostratus*, gen. et sp. nov., a new massive nothrotheriid sloth (Xenarthra, Pilosa) from the middle Miocene of Bolivia. *Journal of. Vertebrate Paleontology*, 34, 1243–1248.

- Pujos, F., De Iuliis, G., Mamani Quispe, B., Adnet, S., Andrade Flores, R., Billet, G., Fernandez-Monescillo, M., Marivaux, L., Munch M. P., Pramparo B. y Antoine, P. O. 2016. A new nothrotheriid xenarthran from the early Pliocene of Pomata-Ayte (Bolivia): New insights into the caniniform-molariform transition in sloths. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 178(3), 679–712.
- Püschel, H. P., Püschel, T. A., y Rubilar-Rogers, D. 2017. Taxonomic comments of a *Glossotherium* specimen from the Pleistocene of central Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile*, 66, 223–262.
- Quintana, C. A. 2008. Los fósiles de Mar del Plata. *Libros del Espinillo, Buenos Aires*.
- Quiñones, S. I., Zurita, A. E., De Los Reyes, M., Miño-Boilini, A. R., Brandoni, D. y Poiré, D. 2017. Diversidad de Xenarthra (Mammalia) en la Formación El Polvorín (Plioceno), Olavarría, Buenos Aires: un análisis preliminar. *XXXI Congreso Nacional de Paleontología de vertebrados*, R. 85.
- Quiñones S. I., Miño-Boilini A. R., Zurita A. E. y Candela, A. M. 2019. Sobre Un Enigmático Perezoso Thalassocninae (Mammalia, Xenarthra) En El Neógeno Tardío De La Puna Oriental (Jujuy, Argentina). *V Simposio del Mioceno Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina San Salvador de Jujuy, Jujuy*. 185–187.
- Quiñones, S. I., Miño-Boilini, Á. R., Zurita, A. E., Contreras, S. A., Luna, C. A., Candela, A. M., Camacho, M., Ercoli, M. D., Solís, N. y Brandoni, D. 2019. New records of Neogene Xenarthra (Mammalia) from eastern Puna (Argentina): diversity and biochronology. *Journal of Paleontology*, 93(6), 1258–1275. Doi:10.1017/jpa.2019.64
- Quiñones, S. I., De los Reyes, M., Zurita, A. E., Cuadrelli, F., Miño-Boilini, Á. R. y Poiré, D. G. 2020. Neosclerocalyptus Paula Couto (Xenarthra, Glyptodontidae)

- in the late Pliocene–earliest Pleistocene of the Pampean region (Argentina): Its contribution to the understanding of evolutionary history of Pleistocene glyptodonts. *Journal of South American Earth Sciences*, 103, 102701. Doi:10.1016/j.jsames.2020.102701
- Ramos, V. A. 1999. Las provincias geológicas del territorio argentino. En Caminos, R. (Ed.), *Geología Argentina. Instituto de Geología y Recursos Minerales, Anales* 29(3), 41–96.
- Ramos, V. A. y Coira, B. 2008. Las provincias geológicas de Jujuy. En Coira, B. y Zappettini, E. O. (Eds.), *Geología y Recursos Naturales de la Provincia de Jujuy. XVII Congreso Geológico Argentino, Relatorio: San Salvador de Jujuy*. 11–15.
- Ré, G., Jordan, T. E. y Kelley, S. 2003. Cronología y paleogeografía del Terciario de la cuenca intermontana de Iglesia septentrional, Andes de San Juan, Argentina. *Revista Asociación Geológica Argentina*, 58, 31–48.
- Reboratti, C. 2005. Situación ambiental en las ecorregiones Puna y Altos Andes. En A. Brown, U. Martínez, M. Acerbi y J. Corcuera (Eds.), *La situación ambiental argentina 2005. Fundación Vida Silvestre Argentina*, Buenos Aires, 33–51.
- Reguero, M. A. y Candela, A. M. 2008. Bioestratigrafía de las secuencias neógenas tardías de la Quebrada de Humahuaca, provincia de Jujuy: Implicancias paleoambientales y paleobiogeográficas. *En Relatorio del XVII Congreso Geológico Argentino: San Salvador de Jujuy, Asociación Geológica Argentina*, 286–296.
- Reguero, M. A. y Candela, A. M. 2011. Late Cenozoic mammals from the northwest of Argentina. *Cenozoic geology of the Central Andes of Argentina*, 458, 411–426.

- Reguero, M. A., Candela, A. M. y Alonso, R. N. 2007. Biochronology and biostratigraphy of the Uquian Formation (Pliocene–early Pleistocene, NW Argentina) and its significance in the Great American Biotic Interchange. *Journal of South American Earth Sciences*, 23, 1–16. Doi:10.1016/j.jsames.2006.09.005.
- Reiss, K. Z. 2001. Using phylogenies to study convergence: the case of the anteating mammals. *American Zoologist*, 41(3), 507–525.
- Riggs, E. S. y Patterson, B. 1939. Stratigraphy of Late Miocene and Pliocene deposits of the Province of Catamarca (Argentina) with notes on the faunae. *Physis*, 14, 143–162.
- Rincón, A. D., McDonald, H. G., Solórzano, A., Flores, M. N. y Ruiz-Ramoni, D. 2015. A new enigmatic Late Miocene mylodontoid sloth from northern South America. *Royal Society Open Science*, 2(2), 140256. Doi: 10.1098/rsos.140256.
- Robertson, J. S. 1976. Latest Pliocene mammals from Haile XV A, Alachua County, Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 20, 111–186.
- Roig-Juñent, S., Domínguez, M. C., Flores, G. E. y Mattoni, C. 2006. Biogeographic history of South American arid lands: A view from its arthropods using TASS analysis. *Journal of Arid environments*, 66(3), 404–420. Doi:10.1016/j.jaridenv.2006.01.005.
- Rojas, O., López, P. y Martínez, I. 2012. Notas sobre un hallazgo de *Megatherium* sp. (Mammalia, Xenarthra, Megatheriidae) en el curso inferior del río salado (región de antofagasta, Chile). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural*, 61, 75–84.

- Rolleri, E. O. 1976. Sistema de San Bárbara. *VI Congreso Geológico Argentino, Actas* 1, 240–255.
- Romano-Muñoz, C. y Esteban, G. 2019. Los Armadillos (Xenarthra, Cingulata, Dasypodidae) De Las Huayquerías De Mendoza (Mioceno Tardío–Plioceno). V Simposio del Mioceno Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina San Salvador de Jujuy. 123–126.
- Rose, K. D. y Gaudin, T. J. 2010. Xenarthra and Pholidota (armadillos, anteaters, sloths and pangolins). *eLS*. Doi:10.1002/9780470015902.a0001556.pub2.
- Rose, K. D, Emry, R. J., Gaudin, T. J. y Storch, G. 2005. Xenarthra and Pholidota. En Rose, K. D. y Archibald, J. D. (Eds.), *The rise of the placental mammals: origins and relationships of the major extant clades*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 107–126.
- Rosen, B. R. 1984. Reef coral biogeography and climate through the late Cainozoic: just islands in the sun or a critical pattern of islands?. *Geological journal. Special issue*, (11), 201-262.
- Rosen, B. R. 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. En *Analytical biogeography*, Springer, Dordrecht, 437–481.
- Rosen, B. R., y Smith, A. B. 1988. Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. Geological Society, London, *Special Publications*, 37(1), 275-306.
- Roth, S. 1898. Apuntes sobre la geología y la paleontología de los territorios del Río Negro y Neuquén (Diciembre de 1895 a Junio de 1896). *Revista del Museo de La Plata*, 9, 141–197.

- Roth, S. 1911. Un nuevo género de la familia Megatheridae. *Revista del Museo de la Plata*, 18(4), 1–21.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos Araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, 25, 1–250.
- Rubiolo, D. G. 1997. Esquema de evolución tectonosedimentaria para las Cuencas Cenozoicas de la Cordillera Oriental (22° a 23° lat. S.), Argentina. *Acta geológica hispánica*, 77–92.
- Rubiolo, D., Seggiaro, R., Gallardo, E., DiSalvo, A., Sanchez, M., Turel, A., Ramallo, E., Sandruss, A. y Godeas, M. 2001. Hoja Geológica 2366-II / 2166-IV, La Quiaca. Geología y provincias de Jujuy y Salta. *Boletín 246. Programa Nacional de Cartas Geológicas*. 1:250.000. SEGEMAR.
- Rubiolo, D., Gallardo, E., Disalvo, A., Sánchez, M. C., Turel, A. V., Seggiaro, R. E., Ramallo, E. E., Sandruss, A., Godeas, M. C. y González, O. E. 2003. Hoja Geológica 2366-II/2166-IV La Quiaca.
- Rusconi, C., 1930. Las especies fósiles argentinas de pecaríes (Tayassuidae) y sus relaciones con las de Brasil y Norte América: Buenos Aires. *Museo Nacional de Historia Natural «Bernardino Rivadavia», Anales*, 36, 121–241.
- Saint-André, P. A. 1994. *Contribution à l'étude des grands mammifères du Néogène de l'altiplano bolivien*. [Tesis Doctoral. MNHN, Paris]. (Inédito).
- Saint-André, P. A., Pujos, F., Cartelle, C., De Iuliis, G., Gaudin, T. J., McDonald, H. G. y Mamani Quispe, B. 2010. Nouveaux paresseux terrestres (Mammalia, Xenarthra, Mylodontidae) du Néogène de l'Altiplano bolivien. *Geodiversitas*, 32: 255–306. Doi:10.5252/g2010n2a4.

- Salfity, J. A., Brandan, E. M., Monaldi, C. R. y Gallardo, E. F. 1984. Tectónica compresiva Cuaternaria en la Cordillera Oriental Argentina, latitud de Tilcara (Jujuy). En *Actas, IX Congreso Geológico Argentino: San Carlos de Bariloche. Asociación Geológica Argentina*, 2, 321–336.
- Sasso, A. 1997. *Geological evolution and tecthallogenic relationships of the Farallón Negro Volcanic Complex, NW Argentina*. [Tesis Doctoral. Queens University, Kingston, Ontario, Canadá] 268 p. (Inédito)
- Scillato-Yané, G. J. 1977. Notas sobre los Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Plioceno del territorio argentino, I, Los restos de Edad Chasicuense (Plioceno inferior) del sur de la Provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana*, 14, 133–144.
- Scillato-Yané, G. J. 1980. Catálogo de los Dasypodidae fósiles (Mammalia, Edentata) de la República Argentina. En *Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso latinoamericano de Paleontología, Buenos Aires*, 3, 7–36.
- Scillato-Yané, G. J. 1982. *Los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno y Pleistoceno de Argentina*. [Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata] 250 p. (Inédito).
- Scillato-Yané, G. J. 1986. Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). En *Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 2, 151–155.
- Scillato-Yané, G. J. y Carlini, A. A. 1998. Nuevos Xenarthra del Friasense (Mioceno medio) de Argentina. *Studia Geologica Salmanticensia*, 34, 43–67.

- Scillato-Yané, G. J., Krmpotic, C. M. y Esteban, G. I. 2010. Las especies del género *Chasicotatus* Scillato-Yané (Eutatini, Dasypodidae). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 27, 43–55.
- Scillato-Yané, G. J., Carlini, A. A., Vizcaíno, S. F. y Ortiz-Jaureguizar, E. 1995. Los xenarthros. En Alberdi, M. T., Leone, G. y Tonni, E. P., (Eds.), *Evolución Biológica y Climática de la Región Pampeana Durante los Últimos Cinco Millones de Años: Un Ensayo de Correlación con el Mediterráneo Occidental*, Madrid, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, 15, 311–337.
- Scott, W. B. 1903. Mammalia of the Santa Cruz Beds, Volume V, Paleontology, Part I, Edentata, 1, Dasypoda; 2, Glyptodonta and Gravigrada. En Scott, W.B., (Ed.), *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896–1899, Princeton University: Stuttgart, Germany, E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Nägele)*, 1–106.
- Scott, W. B. 1903–1904. Mammalia of the Santa Cruz beds. Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia, 1896–1899 5,1–490. Doi:10.1525/mua.2006.29.2.153.
- Seggiaro, R., Becchio, R., Martínez, L. y González, O. 2004. Hoja Geológica 2569 – IV. Antofalla. Boletín 343. Programa Nacional de Cartas Geológicas. 1:250.000. SEGEMAR.
- Seggiaro, R., Hongn, F., Folguera, A. y Clavero J. 2006. Hoja Geológica 2769 – II. Paso de San Francisco. Boletín 294. Programa Nacional de Cartas Geológicas. 1:250.000. SEGEMAR.
- Shockey, B. J., Croft, D. y Anaya, F. 2007. Analysis of function in the absence of extant functional homologues: a case study using mesotheriid notoungulates (Mammalia). *Paleobiology*, 33, 227–247.

- Shoshani, J. y McKenna, M.C. 1998. Higher taxonomic relationships among extant mammals based on morphology, with selected comparisons of results from molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9(3), 572–584.
- Simpson, G. G. 1948. The beginning of the age of mammals in South America, part 1. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 91, 1–232.
- Simpson, G. G. 1980. Splendid isolation: the curious history of mammals in South America. New Haven (CT). *Yale University Press. New Haven, Connecticut*.
- Simpson, G. G. y Paula Couto, C. D. 1981. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil III—Pleistocene Edentata Pilosa, Proboscidea, Sirenia, Perissodactyla and Artiodactyla. *Iheringia, Série Geologia*, 6, 11–73.
- Sinclair, W. J. 1905. New mammalian from the Quaternary caves of California. *University of California Publications, Bulletin of the Department of Geology*, 4, 145–161.
- Sinclair, W. J. 1910. Dermal bones of *Paramylodon* from the Asphaltum deposits of Rancho La Brea, near Los Angeles, California. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 49(195), 191–195.
- Soibelzon, E., Miño-Boilini, A. R., Zurita, A. E. y Krmpotic, C. M. 2010. Los Xenarthra del Ensenadense (Pleistoceno Inferior a Medio) de la Región Pampeana (Argentina). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 27, 449–469.
- Soibelzon, L., Zamorano, M., Scillato-Yané, G. J., Piazza, D., Rodríguez, S., Soibelzon, E., Tonni E. P., San Cristobal, J. y Beilinson, E. 2012. Un Glyptodontidae de gran tamaño en el Holoceno temprano de la región Pampeana. *Revista Brasileira de Paleontología*, 15, 105–112.

- Stappenbeck, R., 1910. La Precordillera de San Juan y Mendoza. *Ministerio de Agricultura de La Nación, Sección Geología, Mineralogía y Minería, Anales* 4(3), 1–187.
- Stelzner, A., 1871, 1872 y 1873. Comunicaciones al Profesor Geinitz, H. B. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläeontologie, Jahrgang 1872: 193-198 y 630-636, Stuttgart 1872, e Ibidem 1873: 726-746, 1873. Traducido por R. Kittl, 1966 en *Academia Nacional de Ciencias, Boletín* 45, 115–150.
- Stock, C. 1925. Cenozoic gravigrade Edentates of Western North America with special reference to the Pleistocene Megalonychinae, and Mylodontidae of Rancho La Brea. *Carnegie Institution of Washington Publications*, 331, 1–206.
- Suárez-Soruco, R. y Díaz-Martínez, E. 1996. Léxico estratigráfico de Bolivia. *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos*, 17, 1–227.
- Superina, M. y Loughry, W.J. 2015. ¿Por qué importan los xenartros?. *Revista de Mammalogy*, 96(4), 617–621. Doi:10.1093/jmammal/gyv099.
- Taglioretti, M., Miño-Boilini, Á. R., Scaglia, F. y Dondas, A. 2014. Presencia de *Proscelidodon patrius* (Xenarthra, Scelidotheriinae) en la Formación Chapadmalal (Plioceno superior), Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina: implicancias bioestratigráficas. *Ameghiniana*, 51(5), 420–427.
- Tauber, A. A. 2005. Mamíferos fósiles y edad de la Formación Salicas (Mioceno tardío) de la sierra de Velasco, La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, 42, 443–460.
- Taylor, B. K. 1978. The anatomy of the forelimb in the anteater (Tamandua) and its functional implications. *Journal of Morphology*, 157, 347–368.
- Tejada, J., Gamarra, J., Baresch, A., De La Parra, F., Jaramillo, C. y Salas-Gismondi, R. 2011. A Late Miocene Andean Ecosystem From Peru. *Reunión Anual de*

comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina y ciclo de conferencias: "Vida y obra de Florentino Ameghino", R.129.

Tejada, J. V., Salas-Gismondi, R., Pujos, F., Baby, P., Benammi, M., Brusset, S., De Franceschi, D., Espurt, N., Urbina, M. y Antoine, P. O. 2015. Life in proto-Amazonia: Middle Miocene mammals from the Fitzcarrald Arch (Peruvian Amazonia). *Palaeontology*, 58, 341–378. Doi:10.1111/pala.12147.

Tito, G. y De Iuliis, G. 2003. Morphofunctional aspects and palaeobiology of the manus in the giant ground sloth *Eremotherium* Spillmann 1948. *Senckenbergiana biológica*, 83, 79–94.

Tomassini, R. L., Montalvo, C. I., Deschamps, C. M. y Manera, T. 2013. Biostratigraphy and biochronology of the monte hermoso formation (early Pliocene) at its type locality, Buenos Aires province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 48, 31–42.

Tonni, E. P., y Carlini, A. A. 2008. Neogene vertebrates from Argentine Patagonia: their relationship with the most significant climatic changes. *Developments in Quaternary Sciences*, 11, 269–283. Doi:10.1016/S15710866(07)10013-0

Turner, J. C. M. 1964. Descripción geológica de la hoja 2b La Quiaca (Provincia de Jujuy). *Boletín del Instituto Nacional de Geología y Minería*, 103, 1–109.

Turner, J. C. M. 1970. The Andes of Northwestern Argentina. *Geologische Rundschau*, 59(3), 1028–1063.

Turner, J. C. M. 1972. Puna. En Leanza, A.F. (Ed.), *Geología Regional Argentina. Academia Nacional de Ciencias*, Córdoba, 91–116.

Turner, J. C. M. y Méndez, V. 1979. Puna. En Turner, J. C. M. (Ed.), *Geología Regional Argentina. Academia Nacional de Ciencias*, Córdoba, 13–56.

- Urrutia, J. J., Montalvo, C. I., y Scillato-Yané, G. J. 2008. Dasypodidae (Xenarthra, Cingulata) de la Formación Cerro Azul (Mioceno tardío) de la provincia de La Pampa, Argentina. *Ameghiniana*, 45, 289–302.
- Van Jaarsveld, A. S., Freitag, S., Chown, S. L., Muller, C., Koch, S., Hull, H., Bellamy, C., Kruger, M., Endrody-Younga, S., Mansell, M. W. y Scholtz, C. H. 1998. Biodiversity assessment and conservation strategies. *Science*, 279(5359), 2106–2108.
- Vandervoort, D. S., Jordan, T. E., Zeitler, P. K. y Alonso, R. N. 1995. Chronology of internal drainage development and uplift, southern Puna plateau, Argentine central Andes. *Geology*, 23(2), 145–148.
- Varela, L., Tambusso, P. S., Patiño, S. J., Di Giacomo, M. y Fariña, R. A. 2018. Potential distribution of fossil xenarthrans in South America during the late Pleistocene: co-occurrence y provincialism. *Journal of Mammalian Evolution*, 25(4), 539–550.
- Verzi, D. H., Montalvo, C. I., y Vucetich, M. G. 1991. Nuevos registros de *Xenodontomys simpsoni* Kraglievich y la sistemática de los más antiguos *Ctenomyinae* (Rodentia, Octodontidae). *Ameghiniana*, 28, 325–331.
- Verzi, D. 2001. Phylogenetic position of *Abalosia* and the evolution of the extant Octodontinae (Rodentia, Caviomorpha, Octodontidae). *Acta Theriologica*, 46(3), 243–268.
- Vicq-D'Azyr, M. F. 1792. Système anatomique des quadrupeds. *Encyclopédie Methodique. París, Vve. Agasse*, 2.

- Villarroel, C. 2000. Un nuevo Mylodontinae (Xenarthra, Tardigrada) en la fauna de La Venta, Mioceno de Colombia: el estado actual de la familia Orophodontidae. *Revista Academia Colombiana de Ciencias*, 24, 117–127
- Vizcaino, S. F. 1994. Sistemática y anatomía de los Astegotheriini Ameghino, 1906 (nuevo rango) (Xenarthra, Dasypodidae, Dasypodinae). *Ameghiniana*, 31(1), 3–13.
- Vizcaíno, S. F. y Scillato-Yané, G. J. 1995. An Eocene Tardigrade (Mammalia, Xenarthra) from Seymour Island, West Antarctica. *Antarctic Science*, 7, 407–408.
- Vizcaíno, S. F., y Bargo, M. S. 1998. The masticatory apparatus of the armadillo *Eutatus* (Mammalia, Cingulata) and some allied genera: paleobiology and evolution. *Paleobiology*, 371–383.
- Vizcaíno, S. F. y Bargo, M. S. 2014. Loss of ancient diversity of xenarthrans and the value of protecting extant armadillos, sloths and anteaters *Edentata*, 15, 27–38. Doi:10.5537/020.015.0111.
- Vizcaíno, S. F., Fariña, R. A., Zárate, M. A., Bargo, M. S. y Schultz, P. 2004. Palaeoecological implications of the mid–Pliocene faunal turnover in the Pampean Region (Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 213(1-2), 101–113.
- Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S., Kay, R. F. y Milne, N. 2006. The armadillos (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae) of the Santa Cruz Formation (early–middle Miocene): An approach to their paleobiology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 237, 255–269. Doi:10.1016/j.palaeo.2005.12.006.

- Waddell, P., Okada, N. y Hasegawa, M. 1999. Toward resolving the interordinal relationships of placental mammals. *Systematic Biology*, 48, 1–5.
- Waddell, P. J., Kishino, H. y Ota, R. 2001. A phylogenetic foundation for comparative mammalian genomics. *Genome Inform*, 12, 141–154.
- Wagler, J. 1830. *Natürliches System der Amphibien, mit vorangehender Classification der Säugethiere und Vögel: Ein Beitrag zur vergleichenden Zoologie*: Munich, Germany, J.G. Cotta'scchen Buchhandlung, 354 p.
- Walther, A. M., Orgeira, M. J., Reguero, M. A., Verzi, D. H., Chernoglasov, C., Vilas, J. F., Sinito, A. M., y Herrero Bervera, E. 1996. Nuevo estudio paleomagnético de la Formación Uquía de la provincia de Jujuy, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 51, 355–364.
- Walther, A. M., Orgeira, M. J., Reguero, M. A., Verzi, D. H., Vilas, J. F., Alonso R., Gallardo, E., Kelley, S., y Jordan, T. 1998. Estudio paleomagnético, paleontológico y radimétrico de la Formación Uquía (Plio–Pleistoceno) en Esquina Blanca (Jujuy). En *Actas, Congreso Latinoamericano de Geología, X, and Congreso Nacional de Geología Económica, VI, Buenos Aires*, 1, 77. Servicio Geológico Minero Argentino (Segemar) y Asociación Argentina de Geólogos Economistas. Buenos Aires.
- Webb, S. D. 1989. Osteology and relationships of *Thinobadistes segnis*, the first mylodont sloth in North America, En Redford, K. H., y Eisenberg, J. F., (Eds.), *Advances in Neotropical Mammalogy: Gainesville, Florida, Sandhill Crane Press*, 469–532.
- Webb, S. D. 2006. The great american biotic interchange: patterns and processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93(2), 245–257. Doi:10.3417/0026-6493(2006)93[245:TGABIP]2.0.CO;2.

- Wetzel, R. M. 1985. The identification and distribution of recent Xenarthra (= Edentata). The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas (GG Montgomery, ed.). *Smithsonian Institution Press, Washington, DC*, 5–21.
- Wilf, P., Cúneo, N. R., Escapa, I. H., Pol, D. y Woodburne, M. O. 2013. Splendid and seldom isolated: the paleobiogeography of Patagonia. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 41.
- Winge, H. 1923. Pattedyr-Slaegter, I, Monotremata, Marsupialia, Insectivora, Chiroptera, Edentata: Copenhagen, Hagarup, 360 p.
- Woodburne, M. O. 2010. The Great American Biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal of Mammalian Evolution*, 17(4), 245–264. Doi:10.1007/s10914-010-9144-8.
- You, Y., Huber, M., Müller, R. D., Poulsen, C. J. y Ribbe, J. 2009. Simulation of the Middle Miocene Climate Optimum. *Geophysical Research Letters*, 36, I04702. Doi:10.1029/2008GL036571.
- Yrigoyen, M. R. 1979. Cordillera principal. *Actas II Simp. Geol. Regional Argentina*, Córdoba. 1, 651–694.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. y Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292(5517), 686–693. Doi:10.1126/science.1059412.
- Zachos, J. C., Dickens, G. R. y Zeebe, R. E. 2008. An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature*, 451, 279–283. Doi:10.1038/nature06588.
- Zamorano, M., De los Reyes, M., Poiré, D. G., Scillato-Yané, G. J. 2015. Primer registro fehaciente de *Nopachtus coagmentatus* (Xenarthra, Cingulata,

- Glyptodontidae) en la región Pampeana, Argentina. Contexto estratigráfico. *Estudio Geológico*. 71, e027.
- Zárate, M. A. 1989. *Estratigrafía y geología del Cenozoico tardío aflorante en los acantilados marinos comprendidos entre Playa San Carlos y el arroyo Chapadmalal, Partido de General Pueyrredón, Provincia de Buenos Aires*. [Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina] 221 p. (Inédito).
- Zárate, M. A. 2005. El Cenozoico tardío continental de la Provincia de Buenos Aires. En R. de Barrio, R. Etcheverry, M. Caballé y E. Llambías (Eds.), *Relatorio del 16º Congreso Geológico Argentino. Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires, La Plata, Relatorio*, 139–158.
- Zavala, C. 1993. Estratigrafía de la localidad de Farola Monte Hermoso (Plioceno–Reciente), Provincia de Buenos Aires. *XII Congreso Geológico Argentino y II Congreso de Exploración de Hidrocarburos*, 228–235.
- Zurita, A. E. 2007a. *Sistemática y evolución de los Hoplophorini (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae. Mioceno tardío–Holoceno temprano). Importancia bioestratigráfica, paleobiogeográfica y paleoambiental*. [Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Argentina] 376 p. (Inédito).
- Zurita, A. E. 2007b. Los Hoplophorini (Mammalia, Glyptodontidea) del “Araucanense” (Mioceno tardío–Plioceno) del Noroeste de la Argentina: sistemática, paleobiogeografía y paleoambientes. *Ameghiniana*, 44(2), 257–269.
- Zurita, A. E. y Tomassini, R. L. 2006. Revisión de un Hoplophorini poco conocido, “*Sclerocalyptus*” *lineatus* ameghino (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae) de

- Edad Montehermosense (Mioceno Tardío–Plioceno Temprano) de la Argentina. *Studia Geologica Salmanticensia*, 42, 11–20.
- Zurita, A. E. y Aramayo, S. 2007. *Eosclerocalyptus tapinocephalus* (Cabrera) (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae): redescription and anatomy. *Rivista Italiana Di Paleontologia E Stratigrafia*, 113(1), 57–66.
- Zurita, A. E., Miño-Boilini, A. R., Soibelzon, E., Carlini, A. A. y Paredes-Ríos, F. 2009. The diversity of Glyptodontidae (Xenarthra, Cingulata) in the Tarija Valley (Bolivia): systematic, biostratigraphic and paleobiogeographic aspects of a particular assemblage. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie*, 251, 225–237.
- Zurita, A. E., Oliva, C., Dondas, A., Soibelzon, E. e Isla, F. I. 2011a. El registro mas completo de un Hoplophorini (Xenarthra: Glyptodontidae) para los Pisos/Edades Chapadmalalense-Marplatense (Plioceno tardío–Pleistoceno temprano). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie*, 13 (1), 69–75.
- Zurita, A. E., Scarano, A. C., Carlini, A. A., Scillato-Yané, G. J., y Soibelzon, E. 2011b. *Neosclerocalyptus* spp. (Cingulata: Glyptodontidae: Hoplophorini): cranial morphology and palaeoenvironments along the changing quaternary. *Journal of Natural History*, 45, 893–914.
- Zurita, A. E., Mino-Boilini, A. R., Francia, A. y Arenas-Mosquera, J. E. 2012. The Pleistocene Glyptodontidae Gray, 1869 (Xenarthra: Cingulata) of Colombia and some considerations about the South American Glyptodontinae. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 15, 273–280. Doi:10.4072/rbp.2012.3.04
- Zurita A. E., González Ruiz, L., Gómez-Cruz, A. J. y Arenas-Mosquera, J. E. 2013a. The most complete known Neogene Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra,

- Cingulata) from northern South America: taxonomic, paleobiogeographic y phylogenetic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(3), 698–706.
- Zurita, A. E., Taglioretti, M., Zamorano, M., Scillato-Yane, G. J., Luna, C., Boh, D. y Magnussen Saffer, M. 2013b. A new species of *Neosclerocalyptus* Paula Couto (Mammalia: Xenarthra: Cingulata): the oldest record of the genus and morphological and phylogenetic aspects. *Zootaxa*, 3721, 387–398.
- Zurita, A. E., Taglioretti, M., De los Reyes, M., Oliva, C. y Scaglia, F., 2014. First Neogene skulls of Doedicurinae (Xenarthra, Glyptodontidae): morphology and phylogenetic implications. *Historical Biology*, 28, 423–432.
- Zurita, A. E., Scillato-Yané, G. J., Ciancio, M., Zamorano, M. y González Ruiz, L. R. 2016a. Los Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra): Historia biogeográfica y evolutiva de un grupo particular de mamíferos acorazados. *Contribuciones del MACN*, 249–262.
- Zurita, A. E., Taglioretti, M., De los Reyes, M., Cuadrelli, F. y Poire, D. 2016b. Regarding the real diversity of Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra) in the late Pliocene (Chapadmalalan Age/Stage) of Argentina. *Anales de la Academia Brasileira de Ciencias*, 88(2), 809–827.
- Zurita, A. E., Camacho, M., Miño-Boilini, A. R., Candela, A. M., Cuadrelli, F., Krmpotic, C. M., y Solís, N. 2017. Xenarthra (Mammalia) from a new late Neogene fossiliferous locality in northwestern Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 80, 229–236. Doi:10.1016/j.jsames.2017.09.023
- Zurita, A. E., Gillette, D. D., Carlini, A. A. y Cuadrelli, F. 2018. A tale of two clades: a comparative study of Glyptodon Owen y Glyptotherium Osborn (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae). *Geobios*, 51(3), 247–258.