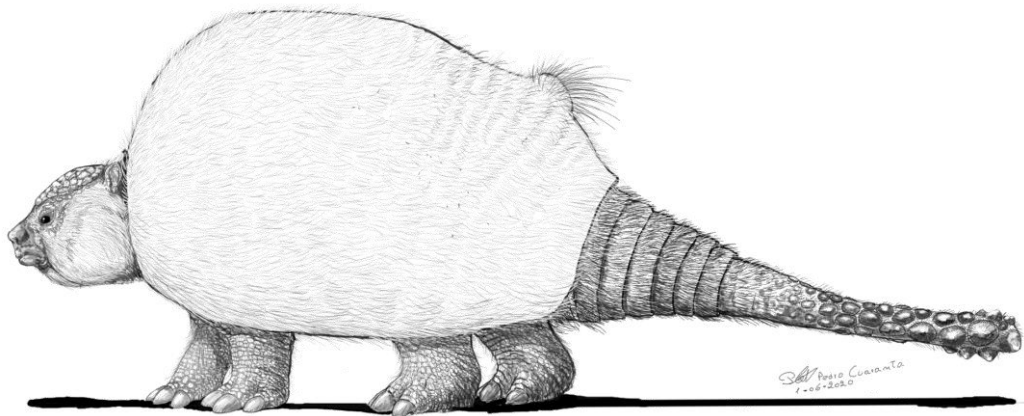


**DIVERSIDAD, HISTORIA EVOLUTIVA Y
BIOESTRATIGRAFÍA DE LOS GLYPTODONTIDAE
(MAMMALIA, XENARTHRA) DE LA CUENCA
VILLAVIL-QUILLAY (CATAMARCA, ARGENTINA)**

**TRABAJO DE TESIS DOCTORAL
ALIZIA NÚÑEZ BLASCO**



**DIRECTOR: ALFREDO E. ZURITA
CO-DIRECTOR: ÁNGEL R. MIÑO BOILINI
SUB-DIRECTOR: RICARDO A. BONINI**

**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES Y AGRIMENSURA
UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE (UNNE)**

“Cuando los átomos van hacia abajo en línea recta a través del vacío por su propio peso, en un momento bastante indeterminado y en indeterminados lugares se desvían un poco de su trayectoria, apenas para que puedas decir que se ha modificado el movimiento.

Pues si no solieran desviarse, todos hacia abajo como gotas de lluvia caerían por el vacío profundo, y entre los elementos primeros no habría surgido choque ni se habría producido golpe: así la naturaleza no habría creado jamás nada.”

Tito Lucrecio Caro, *De rerum natura*

Dedico esta tesis a mi familia, pilar de mi vida y fuente inagotable de motivación.

A mis padres, Isaura Blasco Gracia y Fernando Núñez Vila, quienes me brindaron una educación sólida y un hogar lleno de amor.

A mis abuelos, Francisco Blasco Serrano y Josefina Gracia Oliver, cuya sabiduría y cariño cimentaron los valores que me guían.

A mi pareja, Víctor Manuel Lafuente Ayuda, por su apoyo incondicional y su comprensión a lo largo de este largo viaje. Su aliento ha sido un soporte fundamental para culminar esta aventura.

AGRADECIMIENTOS

Es habitual escuchar que el éxito en los planes y proyectos personales es fruto del trabajo y la perseverancia individual; “que si uno se esfuerza lo suficiente todo es posible”. No obstante, mi experiencia me ha enseñado que el logro de metas significativas en la vida no solo depende del propio tesón, sino también del invaluable apoyo de las personas buenas que nos acompañan en el camino. Es por ello que, en este momento de culminación de la tesis, deseo expresar mi más profunda gratitud a aquellos que han sido parte fundamental de esta gran aventura.

A mis directores Alfredo Zurita, Ángel Miño-Boilini y Ricardo Bonini, por su guía, acompañamiento y comprensión todos estos años. A mis compañeros y amigos del Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL) Silvina Contreras, Ignacio Contreras, Juan Escamilla, Cecilia Méndez, Romina González, Marcos Roig, Ricardo Gómez, Camila Tamara Baez, Sofía Quiñones, Francisco Cuadrelli, Daniel Barasoain, Johana Baez, Juan Manuel Robledo, Carlos Luna, Pedro Cuaranta, Lorena Ailan Chokr.

A los compañeros de campañas de excavación en la cuenca Villavil-Quillay, con quienes compartí momentos muy especiales: Matías A. Armella, Federico Degrange, Cristo Omar Romano, Gabriela Schmidt, Ivana Tapia, Sergio Georgieff, Lucia M. Ibáñez, María Carolina Madozzo Jaén, Eugenia Gracia, Florencia Pisano, Jonathan Bellinsoni y Javier Ochoa.

A mi querida amiga Cristina Luisa Scioscia y a Álvaro Mones por la ayuda en cuestiones nomenclaturales y bibliográficas.

A los profesionales que me recibieron en los museos a lo largo de la realización de la tesis: Susana Bargo, Martín de los Reyes, Marcelo Reguero (Museo de La Plata, La Plata, Argentina); Laura Cruz y Laura Chornogubsky (Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, MACN, Buenos Aires, Argentina); Pablo E. Ortiz (Museo Miguel Lillo de Ciencias Naturales, San Miguel de Tucumán, Argentina); William Simpson y Keneth Angielezyk (Field Museum of Natural History FMNH, Chicago, USA).

A colegas y amigos de profesión como María Dolores Marín Monfort, Hector Botella, Silvia Menéndez Carrasco, Eleuterio Baeza Chico, Marta Tomás Negredo, Carmen Núñez, Julia Galán, Raquel Moyá Costa, Jara Parrilla, Penelope Cruzado Caballero, Miguel Moreno Azanza, Ester Díaz Berenguer, Eduardo Sebastián Monsalvo, Matias Javier Peralta, R. Soledad Ramos, Damián Ruiz Ramoni; Fábio Cunha Guimaraes de Lima, Martín Zamorano, Pablo Toriño, Daniel Perea, Renzo Joel Loggio Lucas y Carlos Quintana.

A mis amigos y compañeros de carrera de la Facultad de Geología de la Universidad de Zaragoza en España por aquellos inolvidables años: Alberto Barra Ruiz de Azagra, Carmen Benedicto Parrilla, Elisa Laíta Florian, Eva Vernet Tarragó, Lara Chueca Sarasa, Francisco Javier Artiaga Murillo, Javier Lopez Arana, Raúl Garde Casasnovas, Flavio Venancio Nakadi, Pablo Lucia Lobera, Guillermo Simón Porcar, Daniel Enfedaque

Ballarín, Andrea Ferrer Serrano, Paula Segura, Laura Najes, Nerea Santos, Ana Entrena, Sheila Martín, Silvia Muela, María Duaso, Circe María Gómez Aguas.

Al resto de mi familia y a los amigos de la misma, a quienes considero parte de ella por elección propia, María Ángeles Molia Clos, José María Benito Benito, Eva Soro Martínez, Angela Llorens Soro y Pepe Llorens Benito.

A la familia de mi pareja que tan querida e integrada me han hecho sentir siempre: Rosa María Ayuda Miguel, Pedro Miguel Lafuente Gomis, Juan Pedro Lafuente Ayuda, Rocío de la Aldea Piedrafita, Julián Ledesma Juan, Mario Ledesma Maza, Lidia Meléndez Ayuda, Trinidad Miguel Hernández, Manuel Ayuda Oliete, Carmen María Ayuda Miguel, José Manuel Meléndez Gazulla. A mis grandes amigas de juventud Belén Pescador Ruiz, Mónica Pescador Ruiz, Ana Martínez Vicente y a sus familias.

A la maravillosa gente de mi pueblo Urrea de Gaén (Teruel), especialmente a mis amigos de la peña El Ribazo David Guimerá Meseguer, María Granados Buey, Juan José Vallespín, Ian Mulero Delicado, Adrián Martín García, Aitor Alonso Saura, Begoña Fernández, Tamara Pereira Guisado, Samuel Blasco Lombarte, José Manuel Salas Gabás, María Caudevilla Bernal y Manuel Buil Sanz.

A mis amigos de Corrientes que con tanta paciencia han aguantado estos años de tesis mis interminables monólogos de paleontología y geología, Gabi, Fabrichio (Pajarito), Marian, Rodrigo, Koki, Sebas, Flor y Caro.

Por último, me gustaría hacer una mención especial a mi mentor y gran amigo el Dr. Guillermo Meléndez Hevia y a la Dra. Beatriz Azanza Asensio profesores de Paleontología e investigadores de la Universidad de Zaragoza (España), ya que, gracias a ellos, sus enseñanzas y dedicación, descubrí el fascinante mundo de la Paleontología y de su mano comencé a dar mis primeros pasos en esta disciplina.

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT	4
1. INTRODUCCIÓN.....	8
1.1. Contexto filosófico: fundamentos epistemológicos y perspectivas metodológicas en Paleontología	8
1.2. Sobre Glyptodontidae: aspectos generales	11
1.2.1. Propuestas sistemáticas previas para los Glyptodontidae	13
1.2.2. Situación sistemática de los gliptodontes al momento de comienzo de la tesis ..	22
1.3. Contexto geográfico y geológico	23
1.4. Antecedentes históricos en el área de estudio	25
1.4.1. Respecto a la diversidad de gliptodontes	25
1.4.2. Respecto al contexto cronológico.....	29
1.5. Objetivos	32
1.6. Hipótesis de trabajo.....	33
2. Material y métodos	34
2.1. Geografía y estratigrafía.....	34
2.2. Sistemática	37
2.3. Acrónimos	39
2.4. Abreviaturas institucionales	40
2.5. Medidas e índices empleados	43
2.6. Especies y materiales empleados en las comparaciones anatómicas	49
2.7. Tafonomía	52
2.7.1. Alteraciones generadas por agentes físicos	52
2.7.2. Alteraciones generadas por agentes químicos.....	54
2.7.3. Alteraciones generadas por agentes biológicos.....	55
2.8. Ontogenia	56
2.9. Morfometría geométrica en 2D	57
2.10. Análisis cladístico	59
3. SISTEMÁTICA.....	62
3.1. <i>Eleutherocercus solidus</i> (Rovereto, 1914)	62
3.2. <i>Eosclerocalyptus proximus</i> (Moreno y Mercerat, 1891).....	75
3.3. <i>Stromaphorus ameghini</i> (Ameghino, 1887).....	95
3.4. <i>Glyptodontidium tuberifer</i> Cabrera, 1944	113
3.5. Otros Glyptodontidae de validez dudosa.....	117
4. DISTRIBUCIÓN ESTRATIGRÁFICA	119
4.1. Valle de Santa María (VSM).....	124
4.2. Cuenca Villavil Quillay (CVQ).....	127
4.2.1. Corral Quemado y Puerta de Corral Quemado.....	128

4.2.2.	San Fernando (Norte y Sur).....	131
4.3.	Ejemplares de otras localidades	135
5.	TAFONOMÍA Y ONTOGENIA.....	138
5.1.	Tafonomía	138
5.2.	Ontogenia	153
6.	FILOGENIA.....	163
6.1.	Morfometría geométrica 2D.....	163
6.1.1.	Análisis de los CP-/+: mallas de deformación	164
6.1.2.	Análisis de los CPs: diagrama CP1/CP2	166
6.2.	Análisis filogenético.....	167
6.2.1.	Resultados del análisis filogenético de la matriz mixta.....	168
6.2.2.	Análisis del carácter 0	174
6.2.3.	Respecto a la calibración del árbol con R	178
7.	DISCUSIÓN.....	181
7.1.	Historia, sistemática y nomenclatura.....	181
7.1.1.	Contexto histórico de Glyptodontidae y consideraciones sistemáticas.....	181
7.1.2.	Nomenclatura y sinonimias establecidas.....	182
7.1.3.	Consideraciones sobre otros Doedicurini.....	185
7.2.	Consideraciones sobre aspectos anatómicos	186
7.2.1.	<i>Eleutherocercus solidus</i> (Rovereto, 1914)	186
7.2.2.	<i>Eosclerocalyptus proximus</i> (Moreno y Mercerat, 1891).....	190
7.2.3.	<i>Stromaphorus ameghini</i> (Ameghino, 1889).....	194
7.2.4.	<i>Glyptodontidium tuberifer</i> Cabrera 1944.	197
7.3.	Sobre distribución estratigráfica.....	198
7.3.1.	Valle de Santa Maria (VSM).....	198
7.3.2.	Cuenca Villavil-Quillay (CVQ)	199
7.3.3.	Distribución cronoestratigráfica	201
7.4.	Paleobiogeografía y paleoambientes.....	202
7.5.	Sobre tafonomía y ontogenia.....	207
7.5.1.	Tafonomía	208
7.5.2.	Ontogenia	216
7.6.	Sobre filogenia	220
8.	CONCLUSIONES.....	225
9.	BIBLIOGRAFÍA.....	228
10.	TABLAS DE MEDIDAS.....	259
	ANEXO 1: Listado de caracteres	272
	ANEXO 2: Matriz filogenética	279
	ANEXO 3: Biocrones	294

RESUMEN

Los Glyptodontidae constituyen una de las radiaciones de mamíferos placentarios endémicos de América más significativas y con mayor divergencia morfológica dentro del orden Cingulata. Se registran desde el Eoceno tardío (ca., 33 millones de años en la Patagonia argentina), con una fase de diversificación inicial posiblemente asociada a la expansión de ecosistemas abiertos. Si bien el registro fósil de gliptodontes en el Paleógeno es escaso y fragmentario, a partir del Mioceno Temprano a Medio (ca. 17-19 Ma) se incrementan sustancialmente los registros, representando la primera radiación neógena bien documentada. Desde una perspectiva paleobiológica y ecomorfológica, estos megamamíferos herbívoros han sido interpretados como organismos pastadores. De acuerdo a las últimas propuestas sistemáticas, es posible incluir a la mayor parte de la diversidad reconocida a partir del Neógeno temprano en dos grandes subfamilias: Glyptodontinae y Hoplophorinae, con historias evolutivas y paleobiogeográficas diferentes.

En este marco, este trabajo de tesis doctoral presenta un análisis exhaustivo y una reevaluación sistemática, filogenética y estratigráfica de los Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra) del Neógeno tardío (Mioceno-Plioceno) del Noroeste Argentino (NOA), con un enfoque principal en los especímenes recuperados de la Cuenca Villavil-Quillay (CVQ) y el Valle de Santa María (VSM) de la provincia de Catamarca, Argentina. Cabe mencionar que dichas localidades representan áreas de excepcional relevancia paleontológica para el estudio de las faunas de mamíferos del tránsito entre el Mioceno tardío al Plioceno, siendo el VSM objeto de investigación continua desde finales del siglo XIX.

Desde una perspectiva taxonómica, el análisis realizado partió originalmente de una diversidad históricamente reconocida de ocho géneros y nueve especies para el VSM y la CVQ: (i) *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914); (ii) *Eleutherocercus tucumanus* Castellanos, 1927; (iii) *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891); (iv) *Glyptodontidium tuberifer* Cabrera, 1944; (v) *Lomaphorus corallinus* Rovereto, 1914; (vi) *Peiranoa bullifera* Castellanos 1946; (vii) *Phlyctaenopyga ameghini* (Ameghino, 1889); (viii) *Stromaphorus compressidens* (Moreno y Mercerat, 1891) y (ix) *Urotheroum simile* Castellanos 1948a. Sin embargo, la investigación realizada ha reducido significativamente esta paleobiodiversidad a cuatro entidades paleobiológicas válidas, que incluyen a los Hoplophorinae *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914), *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891), *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889) y el Glyptodontinae *Glyptodontidium tuberifer* Cabrera, 1944. Esta redefinición taxonómica es el resultado de la aplicación de un enfoque multidisciplinario que integra un detallado análisis anatómico comparativo con una rigurosa evaluación de los factores

ontogenéticos y tafonómicos, los cuales anteriormente no fueron considerados y condujeron a una sobreestimación de la diversidad en los glyptodontes en general.

El análisis tafonómico realizado en esta tesis, aunque aplicado con un fin taxonómico, se fundamenta en los principios de la Tafonomía evolutiva (ver Fernández-Lopez, 1981; 1984; 2005). Desde esta perspectiva, los procesos tafonómicos no se consideran simplemente como una pérdida de información, sino como fenómenos dinámicos responsables directos de la fosilización y preservación de los restos. Estos procesos tienen la capacidad de registrar nueva información en los restos, acerca de la historia de su fosilización, los ambientes que los circunscribieron y en última instancia de la evolución de la cuenca sedimentaria. Adicionalmente, los elementos de individuos juveniles son intrínsecamente más susceptibles a la alteración tafonómica que los de los adultos, debido a su menor grado de desarrollo. Este hecho resalta la necesidad de realizar análisis tafonómicos separados para los individuos juveniles, ya que un mismo proceso actuando con el mismo grado e intensidad puede producir resultados diferentes en ellos en comparación con los adultos. La diferenciación de los rasgos adquiridos por éstos procesos tafonómicos frente a aquellos propios de la anatomía de cada grupo ha permitido aclarar el panorama taxonómico. Dos ejemplos paradigmáticos están representados por las especies *Peiranoa bullifera* Castellanos, 1946 y *Lomaphorus corallinus* Rovereto, 1914, ambos casos con características diagnósticas originales enmascaradas por el estadio de desarrollo y por alteraciones tafonómicas post-producción, situación que permitió su sinonimia con especies ya conocidas.

Por otro lado, la caracterización de los rasgos anatómicos de los Glyptodontidae juveniles, si bien ha sido un tema ya abordado en trabajos previos como los de Zurita et al. (2011a), Luna y Kapovickas (2011), Luna et al. (2018), representa un campo de estudio que todavía tiene un amplio potencial de expansión. Durante la elaboración de esta tesis se identificaron varios individuos juveniles que, previamente, habían sido clasificados como entidades taxonómicas distintas a las especies a las que realmente pertenecen. Estos hallazgos no solo aportan información valiosa para una caracterización más precisa de la anatomía de estas especies y sus etapas de desarrollo, sino que también abre la posibilidad de realizar futuros estudios poblacionales de las comunidades de Glyptodontidae en la CVQ. La inclusión de la diversidad ontogenética en estos análisis ofrece una representación más verosímil de la estructura de las poblaciones en su hábitat natural. La caracterización de los distintos estadios de desarrollo para cada grupo de estos cingulados resulta fundamental para lograr una mejor caracterización taxonómica de la familia, así como para una comprensión más profunda de su paleobiología, ecología y trayectoria evolutiva.

Paralelamente, el presente estudio se contextualizó en un marco cronoestratigráfico riguroso, fundamentado en la compilación de datos geográficos y estratigráficos de alta resolución. La integración de análisis de dataciones radiométricas de niveles de ceniza volcánica interestratificados en el Grupo Santa María, obtenidos de la literatura especializada, ha posibilitado el establecimiento de biocrones refinados para las especies de Glyptodontidae reconocidas como válidas. Se determinaron biocrones extensos para *Eo. proximus* (ca. 3-8 Ma) y *S. ameghini* (ca. 3-9,14 Ma), mientras que *E. solidus* abarca un rango menor de ca. 3 a 5,59 Ma; por su parte *Gly. tuberifer* posee un biocrón más pobremente definido debido a su escasa representación en el registro sedimentario, sin embargo, en este estudio se ha revelado una abundancia relativa de restos de esta especie para el intervalo 4,72-4,79 Ma en el área de SFN y un último registro debajo del nivel datado en 3,66 Ma. La persistencia de estas especies a lo largo de un intervalo cronoestratigráfico tan extenso sugiere que su utilidad como indicadores bioestratigráficos de alta resolución para la región podría ser limitada, lo que nos lleva a reconsiderar una de las hipótesis iniciales de esta investigación.

El análisis filogenético realizado (el más completo hasta ahora para los gliptodontes) corrobora y refuerza la monofilia de Glyptodontidae, y de ambas subfamilias (i.e., Hoplophorinae y Glyptodontinae) así como la condición natural de los géneros involucrados, añadiendo nuevas sinapomorfias a los diferentes clados (i.e., Doedicurini, Plohophorini, *Eosclerocalyptus proximus*, y Glyptodontinae). Además, el análisis cladístico revela, en un contexto más amplio, que la estructura en forma de espina observada en el tubo caudal de algunos géneros (i.e., *Nopachtus*, *Propanochthus*, y *Panochthus*) es una estructura homóloga en lugar de una convergencia como se interpretaba en trabajos previos. Por el contrario, el patrón de ornamentación similar, caracterizado por la multiplicación de figuras periféricas en las corazas de los géneros *Stromaphorus* y *Nopachtus* se considera una convergencia. Este análisis cladístico integral, que utilizó una matriz de caracteres mixta (compuesta por caracteres convencionales y un carácter derivado de la morfometría geométrica de las mandíbulas en vista lateral), permitió proponer una nueva hipótesis sistemática. En esta propuesta, las subfamilias tradicionalmente reconocidas dentro del “clado austral” se interpretan ahora como tribus, en consonancia con la divergencia morfológica de los diferentes grupos. Por su parte, el análisis individualizado de la mandíbula revela una variación significativa en el ángulo formado entre la rama horizontal y la rama vertical, pasando de ángulos más abiertos en taxones plesiomórficos a ángulos más cerrados en las formas más derivadas; un cambio que podría estar relacionado con la telescopación de los cráneos de ésta familia a lo largo de su historia evolutiva.

Finalmente, desde un punto de vista paleobiogeográfico, los gliptodontes del Neógeno tardío del NOA están representados por especies endémicas que son diferentes a las de la región Pampeana de Argentina. En este marco, el análisis comparativo con la diversidad de gliptodontes de

unidades isócronas de la región Pampeana de Argentina revela un interesante patrón paleobiogeográfico, con ambas áreas compartiendo los mismos géneros pero con especies distintas, como se observa en otros clados de mamíferos como Hegetotheriidae (Notoungulata) y Chlamyphoridae (Cingulata). Esto sugiere un posible proceso de vicarianza poblacional con un patrón recurrente de especiación alopátrica en los géneros *Eleutherocercus*, *Eosclerocalyptus*, *Strompahorus*, y *Nopachthus*; con una especie restringida al NOA y otra a la Región Pampeana de Argentina.

ABSTRACT

The Glyptodontidae constitute one of the most significant radiations of placental mammals endemic to the Americas, displaying the greatest morphological divergence within the order Cingulata. They are first recorded in the late Eocene (ca. 33 million years ago in Argentine Patagonia), with an initial diversification phase possibly associated with the expansion of open ecosystems. Although the Paleogene fossil record of glyptodonts is scarce and fragmentary, a substantial increase in records from the Early to Middle Miocene (ca. 17-19 Ma) represents the first well-documented Neogene radiation. From a paleobiological and ecomorphological perspective, these megamammals have been interpreted as grazing organisms. According to the latest systematic proposals, most of the diversity recognized from the early Neogene onwards can be included in two large subfamilies: Glyptodontinae and Hoplophorinae, each with distinct evolutionary and paleobiogeographical histories.

Within this framework, this doctoral thesis presents a comprehensive analysis and systematic, phylogenetic, and stratigraphic re-evaluation of the Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra) from the late Neogene (Miocene-Pliocene) of Northwestern Argentina (NOA), with a primary focus on specimens recovered from the Villavil-Quillay Basin (CVQ) and the Santa María Valley (VSM) in the province of Catamarca, Argentina. It is worth noting that these localities represent areas of exceptional paleontological relevance for the study of mammalian faunas from the late Miocene to Pliocene transition, with the VSM having been a subject of continuous research since the late 19th century.

From a taxonomic perspective, the analysis originated with a historically recognized diversity of eight genera and nine species for the VSM and the CVQ: (i) *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914); (ii) *Eleutherocercus tucumanus* Castellanos, 1927; (iii) *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891); (iv) *Glyptodontidium tuberifer* Cabrera, 1944; (v) *Lomaphorus corallinus* Rovereto, 1914; (vi) *Peiranoa bullifera* Castellanos, 1946; (vii) *Phlyctaenopyga*

ameghini (Ameghino, 1889); (viii) *Stromaphorus compressidens* (Moreno y Mercerat, 1891); and (ix) *Urotheroum simile* Castellanos, 1948a. However, the present investigation has significantly reduced this paleobiodiversity to four valid paleobiological entities, which include the Hoplophorinae *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914), *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891), *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889), and the Glyptodontinae *Glyptodontidium tuberifer* Cabrera, 1944. This taxonomic redefinition is a result of applying a multidisciplinary approach that integrates a detailed comparative anatomical analysis with a rigorous evaluation of ontogenetic and taphonomic factors, which were previously not considered and led to a widespread overestimation of diversity in glyptodonts.

The taphonomic analysis performed in this thesis, although applied with a taxonomic purpose, is grounded in the principles of Evolutionary Taphonomy (see Fernández-López, 1981; 1984; 2005). From this perspective, taphonomic processes are not viewed merely as a source of information loss, but rather as dynamic phenomena directly responsible for the fossilization and preservation of remains. These processes have the capacity to record new information on the remains regarding their fossilization history, the environments that circumscribed them, and ultimately, the evolution of the sedimentary basin. Additionally, the skeletal elements of juvenile individuals are intrinsically more susceptible to taphonomic alteration than those of adults, due to their lower degree of development. This fact highlights the necessity of conducting separate taphonomic analyses for juvenile individuals, as the same process acting with the same degree and intensity can produce different results in them compared to adults. The differentiation of traits acquired through these taphonomic processes from those inherent to the anatomy of each group has been crucial in clarifying the taxonomic landscape. Two paradigmatic examples are represented by the species *Peiranoa bullifera* Castellanos, 1946, and *Lomaphorus corallinus* Rovereto, 1914. In both cases, their original diagnostic characteristics were masked by their developmental stage and post-mortem taphonomic alterations, a situation which allowed for their synonymy with already known species.

On the other hand, while the anatomical features of juvenile Glyptodontidae have been addressed in previous works such as those by Zurita et al. (2011a), Luna and Kapovickas (2011), and Luna et al. (2018), this field of study still has significant room for expansion. During the development of this thesis, several juvenile individuals were identified that had previously been classified as different taxonomic entities from the species to which they actually belong. These findings not only provide valuable information for a more precise characterization of the anatomy of these species and their developmental stages, but also open up the possibility of conducting future population studies of Glyptodontidae communities in the Villavil-Quillay Basin (CVQ). The inclusion of ontogenetic diversity in these analyses offers a more plausible representation of the population structure in its natural habitat. The characterization of the different developmental

stages for each group of these cingulates is fundamental to achieving a better taxonomic characterization of the family, as well as a deeper understanding of its paleobiology, ecology, and evolutionary trajectory.

In parallel, the present study was contextualized within a rigorous chronostratigraphic framework, based on the compilation of high-resolution geographic and stratigraphic data. The integration of radiometric dating analyses of volcanic ash levels interstratified within the Santa María Group, obtained from specialized literature, has enabled the establishment of refined biocrons for the Glyptodontidae species recognized as valid. Extensive biocrons were determined for *Eosclerocalyptus proximus* (ca. 3-8 Ma) and *Stromaphorus ameghini* (ca. 3-9.14 Ma). In contrast, *Eleutherocercus solidus* spans a shorter range of ca. 3 to 5.59 Ma. The biocron for *Glyptodontidium tuberifer* is less well-defined due to its sparse representation in the sedimentary record. However, this study revealed a relative abundance of remains for this species in the 4.72–4.79 Ma interval within the SFN area, with its latest record found below the level dated at 3.66 Ma. The persistence of these species across such an extensive chronostratigraphic interval suggests that their utility as high-resolution biostratigraphic indicators for the region may be limited, prompting a reconsideration of one of the initial hypotheses of this research.

The phylogenetic analysis performed (the most comprehensive to date for glyptodonts) corroborates and reinforces the monophyly of Glyptodontidae and both of its subfamilies (*i.e.*, Hoplophorinae and Glyptodontinae), as well as the natural condition of the genera involved. The study adds new synapomorphies to the different clades (*i.e.*, Doedicurini, Hoplophorini, *Eosclerocalyptus proximus*, and Glyptodontinae). Additionally, the cladistic analysis reveals, in a broader context, that the spine-like structure observed in the caudal tube of some genera (*i.e.*, *Nopachtus*, *Propanochthus*, and *Panochthus*) is a homologous structure rather than a convergence, as previously interpreted. Conversely, the similar ornamentation pattern characterized by the multiplication of peripheral figures on the carapaces of the genera *Stromaphorus* and *Nopachtus* is, in fact, considered a convergence. This integral cladistic analysis, which utilized a mixed-character matrix (composed of conventional characters and a character derived from the geometric morphometrics of the mandibles in lateral view), allowed for the proposal of a new systematic hypothesis. In this proposal, the subfamilies traditionally recognized within the "austral clade" are now interpreted as tribes, in concordance with the morphological divergence of the different groups. For its part, the individualized analysis of the mandible reveals a significant variation in the angle formed between the horizontal and vertical rami, transitioning from more open angles in plesiomorphic taxa to more closed angles in the more derived forms; a change that could be related to the telescoping of this family's skulls throughout their evolutionary history.

Finally, from a paleobiogeographical perspective, the late Neogene glyptodonts of Northwestern Argentina (NOA) are represented by endemic species that differ from those of the Pampean region of Argentina. Within this framework, a comparative analysis with the glyptodont diversity from isochronous units in the Pampean region reveals an interesting paleobiogeographical pattern, where both areas share the same genera but possess distinct species. This pattern is also observed in other mammalian clades such as Hegetotheriidae (Notoungulata) and Chlamyphoridae (Cingulata). This evidence suggests a possible process of population vicariance with a recurrent pattern of allopatric speciation in the genera *Eleutherocercus*, *Eosclerocalyptus*, *Stromaphorus*, and *Nopachthus*, where one species is restricted to the NOA and another to the Pampean region of Argentina.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Contexto filosófico: fundamentos epistemológicos y perspectivas metodológicas en Paleontología

La Paleontología, de la misma forma que cualquier otra disciplina científica, se fundamenta en una serie de presupuestos y/o postulados filosóficos, a menudo tácitos, que ejercen una influencia significativa en la interpretación de los hallazgos y en la construcción del conocimiento, en este caso paleontológico (De Renzi, 1981; Lorenzano, 2004; Martinez y Huang, 2011; Currie, 2019). Estas bases filosóficas, aunque habitualmente no son explicadas, resultan fundamentales en cualquier estudio científico y merecen ser definidas, analizadas críticamente y expuestas en primera instancia, para asegurar la solidez y coherencia de las investigaciones realizadas. La falta de examen de estas presuposiciones puede conducir a una aceptación acrítica y a interpretaciones potencialmente sesgadas de la evidencia; por ello, hacerlas explícitas se convierte en un paso necesario para una práctica científica robusta (Echeverría, 1999). El análisis crítico no solo implica identificar asunciones previas, sino también evaluar su validez, sus limitaciones y el impacto potencial que tienen en el conocimiento generado (Kuhn, 1963; Bunge, 1997; Hernandez et al., 2010; Merchán-Cruz et al., 2011; De Paz, 2017). De esta forma, un enfoque riguroso requiere involucrarse con estas asunciones desde una perspectiva filosófica, cuestionando su justificación y explorando perspectivas alternativas (Kuhn, 1963; Bunge, 1997; Siqueiros Beltones y Jaime, 2015).

Entre los conceptos filosóficos fundamentales que subyacen a la Paleontología destacan nociones como la realidad objetiva de los fósiles: ¿qué es realmente un fósil y por tanto, qué tipo de información brinda?, ¿constituyen realmente entidades biológicas, paleobiológicas, geológicas o tafonómicas?, y en ese caso ¿cómo es más correcto considerarlos?, ¿la consideración de cada una de estas naturalezas debe variar en función del objetivo del análisis?. Otras nociones fundamentales directamente relacionadas con los fósiles se focalizan en las dimensiones espacio-temporales en las que se inscriben (procedencia geográfica, estratigráfica y edad), que a pesar de parecer a priori algo certero e inamovible, también pueden variar en función del tipo de análisis realizado; incluso los conceptos de vida y muerte, que se relacionan inevitablemente con la elección del tipo de entidad considerada (ver Fernández López, 1986); o el papel del azar en los procesos evolutivos, tanto biológicos como aquellos tafonómicos (éstos últimos más relacionados con el potencial de preservación de los restos durante su fosilización; ver Fernández-López 1981); asimismo también influyen los métodos de contrastación empírica (mediante, por ejemplo, el principio del actualismo y sus dificultades de aplicación cuando se estudian grupos totalmente extintos y muy distantes filogenéticamente a la biota actual); o la naturaleza sesgada del registro fósil (y estratigráfico) que no siempre se encuentra completo. Incluso, las relaciones personales entre los investigadores afectan a las investigaciones realizadas; si bien todo estudio científico

debería en principio ser totalmente objetivo, lo cierto es que están realizados por seres humanos, con opiniones personales y sentimientos, además enmarcadas en un determinado contexto histórico y socio-cultural, lo cual inevitablemente le otorga a toda investigación cierto grado de subjetividad, en ocasiones de manera positiva y otras dificultando la labor de investigación propia y de otros. La elucidación y sistematización de estos conceptos base contribuyen a clarificar el marco conceptual epistemológico en el que se desarrolla cada investigación paleontológica.

Del mismo modo, también resulta fundamental reflexionar sobre la naturaleza misma de la Paleontología como ciencia, su valor intrínseco y su relación con otras disciplinas científicas. Esta reflexión, propia de la Filosofía de la Paleontología, permite contextualizar la Paleontología en el panorama del conocimiento humano y comprender sus alcances y limitaciones. Si bien la Filosofía de la Paleontología no se ocupa directamente de la investigación empírica (Fernandez-López, 2000; Currie, 2019), su importancia radica en su capacidad para analizar críticamente los fundamentos de la Paleontología, identificar posibles sesgos o inconsistencias, y promover el desarrollo de nuevos enfoques y metodologías (De Renzi, 1981; Fernandez-López, 2000).

La construcción del conocimiento paleontológico sigue el método científico general, que implica la formulación de hipótesis, la recopilación de datos, la puesta a prueba de hipótesis utilizando modelos y la divulgación de los resultados a través de publicaciones revisadas por pares (Bunge, 1969; Echeverría, 1999; Medina, 2001; Ricoy, 2006; Hernández et al., 2010, entre otros). Por ello, como cualquier otra disciplina científica rigurosa, la Paleontología no puede prescindir de una reflexión profunda, previa a la realización de la investigación, sobre la perspectiva filosófica adecuada a seleccionar, pues estas son responsables directas del marco conceptual y por tanto influyen significativamente en la interpretación de la evidencia, determinando en última instancia las conclusiones que se alcanzan en la investigación (Bunge, 1969; De Renzi, 1981; Lorenzano, 2004; Martinez y Huang, 2011). La Filosofía de la Paleontología, lejos de ser un ejercicio meramente especulativo, se presenta como una herramienta indispensable para el desarrollo óptimo del conocimiento paleontológico (De Renzi, 1981; Fernandez-López, 2000; Currie, 2019).

Los estudios paleontológicos se pueden abordar desde diferentes perspectivas filosóficas (como el individualismo, el globalismo (=holismo) y el sistemismo, entre otros) que influyen en la forma en que se conciben las entidades y los procesos del pasado, ofreciendo diferentes marcos conceptuales para la reconstrucción de “estados de cosas” pasados, ya sean paleobiológicos, estratigráficos o tafonómicos, a partir de la evidencia proporcionada por el registro fósil (Fernández López, 2000, 2001).

En este contexto, el individualismo se centra en la primacía del individuo sobre el grupo o la colectividad (ver Bunge, 2000); y en el caso de la Paleontología en el estudio de fósiles individuales o especies particulares, buscando comprender su biología, comportamiento y papel

ecológico específico. Esta perspectiva enfatiza las características propias de cada entidad y su historia evolutiva particular. Sin embargo, un enfoque puramente individualista podría pasar por alto las interconexiones y los patrones a mayor escala que caracterizan la historia evolutiva de la cuenca de estudio, tanto a nivel geológico como biológico. El globalismo u holismo, por otro lado, se enfoca en los patrones y procesos que operan a gran escala (Cain, 2009; Turner, 2011), en el caso de la Paleontología podrían referirse a aquellos que operan a escala planetaria, como las extinciones masivas, las radiaciones evolutivas y los cambios climáticos globales. Esta perspectiva buscaría identificar las causas y consecuencias de estos eventos globales y comprender cómo han moldeado la biodiversidad a lo largo del tiempo. Sin embargo este enfoque, aunque muy interesante, excede los objetivos propuestos para esta tesis, además de no ofrecer suficiente detalle para explicar las cuestiones específicas referentes a la temática de estudio.

Por su parte, un planteamiento sistemista ofrece una perspectiva intermedia entre los planteamientos individualista y globalista. Propone que todo es un sistema o un componente de un sistema, y que los sistemas poseen propiedades emergentes que sus componentes individuales no tienen (Fernández-López 1989, 2001). Bajo este marco analítico, los objetos de estudio trascienden la concepción de materia y energía, considerándolos como sistemas complejos, adaptativos, y por tanto sujetos a procesos evolutivos y con capacidad de integración jerárquica en sistemas de mayor orden (Fernández-López, 2000), permitiendo análisis detallados a distintos niveles de la jerarquía que componga el sistema, lo cual aplica tanto a nivel específico como a nivel global. Esto es viable gracias a que esta perspectiva se centra especialmente en las relaciones y las interacciones entre los diferentes componentes del sistema (e.g. las especies en un ecosistema; las entidades como miembros relacionados en menor o mayor grado en una filogenia; o cada componente anatómico de un esqueleto, que juntos pueden realizar un movimiento biomecánico concreto) y en cómo estas interacciones dan lugar a propiedades emergentes a nivel del sistema (e.g. la estabilidad de un ecosistema; la adaptación de un linaje evolutivo; o la mayor capacidad para la carrera o una masticación más eficiente).

Por todo lo expuesto, si bien el empleo de planteamientos individualistas y globalistas puede estar justificado, e incluso ser los planteamientos más acertados en ciertos casos, o incluso poder aplicar varios simultáneamente (Bunge, 1997; Fernández-López, 2000), en el caso de la presente tesis se ha optado principalmente por un planteamiento de naturaleza sistemista, justificado por su capacidad para reconstruir el pasado de manera más integral, considerando las múltiples interacciones que caracterizan los eventos paleontológicos. Este enfoque reconoce que las propiedades de un sistema no son reductibles a la suma de sus componentes (como en el caso de los planteamientos individualista y globalista), sino que emergen de las interrelaciones entre ellos. En consecuencia, se considera que este enfoque es más sólido y completo, para los objetivos de

ésta tesis; permitiendo una reconstrucción que procura ser más fiel a las complejidades de los sistemas biológicos y ecológicos naturales del pasado.

1.2. Sobre Glyptodontidae: aspectos generales

La notable diversidad de Xenarthra (Mammalia), un clado distintivo de mamíferos placentarios característico de la región Neotropical (Gaudin y Croft, 2015; Gibb et al., 2015; Delsuc et al., 2016), yace arraigada en un extenso registro fósil que se remonta al Eoceno temprano (Bergqvist et al., 2004; Lindsey et al., 2020). Este registro, particularmente abundante en Sudamérica (Scillato-Yané, 1986), y muy significativo también en América Central y América del Norte (McDonald, 2005; Brandoni et al., 2016; Gillette et al., 2016), refleja la profunda historia evolutiva de este grupo. Cingulata constituye uno de los clados principales dentro de Xenarthra, que se distingue por la presencia de una armadura corporal compuesta por osteodermos de origen dérmico, un rasgo que define a familias como Chlamyphoridae, Dasypodidae, Pamphathiidae, Pachyarmatheriidae, Peltephilidae y Glyptodontidae (Soibelzon et al., 2010; Fernicola et al., 2018).

Dentro de Cingulata, los gliptodontes emergen como una radiación divergente morfológicamente de la restante diversidad del clado (Machado et al., 2021), compuesta por grandes herbívoros acorazados, con masas corporales que podían oscilar entre 100 kg y 2000 kg (Vizcaíno et al., 2011; Soibelzon et al., 2012; Quiñones et al., 2020). Su radiación y diversificación muy probablemente se encuentre relacionada al desarrollo de biomas abiertos en el continente americano durante el Mioceno, al menos en el sur de Sudamérica (Zachos et al., 2001; Carlini et al., 2010; Delsuc et al., 2016; Mitchell et al., 2016). Su historia fósil, que abarca desde el Eoceno tardío (ca. 33 Ma; ver Simpson, 1948) hasta el Pleistoceno Tardío (ca. 0.0117 Ma), es testimonio de su papel crucial en los ecosistemas sudamericanos hasta su extinción, coincidiendo con la desaparición de la restante megafauna (Cione et al., 2015; Politis et al., 2019; Prates y Perez, 2021; Carlini et al., 2022). La historia evolutiva de los gliptodontes, marcada por una diversificación notable desde el Mioceno Temprano en el sur de América del Sur (ca. 19-17 Ma) como se mencionó más arriba, ha sido objeto de estudio intensivo en los últimos años, aunque con un enfoque particular en las relaciones filogenéticas y la taxonomía del grupo (Fernicola, 2008; Porpino et al., 2010; Fernicola y Porpino, 2012; Zurita et al., 2013; Cuadrelli et al., 2020; Barasoain et al., 2022a; Núñez-Blasco, et al., 2021a y 2024a; Quiñones et al., 2023; entre otros).

En el contexto del sur de América del Sur, la revisión taxonómica más reciente, detallada e influyente de los Glyptodontidae del Neógeno del Noroeste de Argentina (NOA) fue realizada por Cabrera (1944) hace ya más de ochenta años. Sin embargo, si bien pionera en su tiempo, esta

revisión carece de un contexto filogenético, estratigráfico detallado y sin una consideración adecuada de aspectos tafonómicos en la caracterización de las especies, en la actualidad de especial relevancia a la hora de inferir la diversidad real alcanzada por los distintos ensambles de Glyptodontidae neógenos y cuaternarios (Zurita et al., 2011a, 2016a, 2017).

En este escenario, investigaciones de campo recientes (2012–2024) en el NOA, junto con la revisión de materiales de diferentes instituciones de Argentina y del exterior, han proporcionado especímenes nuevos, más completos y con información estratigráfica precisa, permitiendo realizar una nueva revisión exhaustiva de este ensamble particular de gliptodontes. Además, el conocimiento de la cronoestratigrafía y geología de las secuencias fosilíferas del NOA ha mejorado sustancialmente en las últimas décadas, gracias a trabajos de investigación que incluyen a Riggs y Patterson (1939), Marshall et al. (1979), Marshall y Patterson (1981), Butler et al. (1984), Bossi et al. (1987 y 2001), Latorre et al. (1997), Sasso (1997), Muruaga (2001a y b); Bossi y Muruaga (2009); Hynek et al. (2012); Bonini (2014), Esteban et al. (2014), Bonini et al. (2016, 2017, 2021a y 2025), Georgieff et al. (2017) y Núñez-Blasco et al. (2020), entre otros, permitiendo incorporar al análisis un marco cronoestratigráfico detallado de los niveles que contienen estas faunas.

En este contexto, en la región NOA la Cuenca Villavil-Quillay (CVQ), con su rica secuencia fosilífera del Neógeno tardío, ofrece una oportunidad única para estudiar la evolución de estos gliptodontes en un escenario cronoestratigráfico detallado. La descripción y el análisis de nuevos especímenes procedentes de las formaciones que integran el Grupo Santa María, especialmente la Formación Andalhuala (por haber sido la más productiva), proporcionan un conocimiento sin precedentes de la anatomía, taxonomía, distribución estratigráfica y filogenia del ensamble de gliptodontes reconocidos para esa cuenca. En esta particular área de estudio aparecen restos de gliptodontes que históricamente se refirieron a diferentes géneros y especies; en el momento de comenzar esta tesis (2019) se contemplaban para esta cuenca 8 géneros y 9 especies (de acuerdo a Cabrera 1944; Castellanos 1940, 1946 y 1948a, b, c; Zurita 2007a, b) que se detallan a continuación:

- *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914).
- *Eleutherocercus tucumanus* Castellanos, 1927.
- *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891).
- *Glyptodontidium tuberifer* Cabrera, 1944.
- *Lomaphorus corallinus* Rovereto, 1914.
- *Peiranoa bullifera* Castellanos 1946.
- *Phlyctaenopyga ameghini* (Ameghino, 1889).
- *Stromaphorus compressidens* (Moreno y Mercerat, 1891).
- *Urotheroum simile* Castellanos 1948a.

Cabe destacar que se habían definido históricamente otras especies, entre ellas *Eosclerocalyptus lilloi* Ameghino, 1919, *Eosclerophorus paulacoutoi* Castellanos 1948c, *Plohophorus philippii*

Moreno y Mercerat, 1891 y *Sclerocalyptus planus* Rovereto, 1914 , las cuales habían sido sinonimizadas con anterioridad a esta tesis por autores como Cabrera (1944) y Zurita (2007a); sin embargo, también se consideraron y revisaron al tratarse todos los casos de sinonimias subjetivas (ver artículo 23.9.2. del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, CINZ). Los antecedentes históricos de la investigación de estos grupos se encuentran desarrollados detalladamente en el apartado 1.4. de este capítulo.

1.2.1. Propuestas sistemáticas previas para los Glyptodontidae

La clasificación sistemática de los gliptodontes ha sido un tema de debate y revisión constante a lo largo de la historia del estudio de este grupo, evidenciando la complejidad de las relaciones dentro de este clado extinto de mamíferos acorazados (Fernicola y Porpino, 2012). Desde los primeros intentos de clasificación basados fundamentalmente en los distintos patrones de ornamentación de la coraza dorsal, hasta los análisis filogenéticos más recientes, diversos autores han propuesto diferentes arreglos sistemáticos para organizar los subconjuntos taxonómicos que rige el Grupo Familia (ver artículo 35 del CINZ). Estos esquemas reflejan la evolución en el conocimiento de estos animales a lo largo de la historia de su investigación.

En un contexto histórico, el primer intento de arreglo taxonómico se fundamentó casi exclusivamente en los diferentes patrones de ornamentación de los osteodermos que componen las corazas dorsales y la armadura caudal, pero sin considerar aspectos como alteraciones tafonómicas, ontogenia, variabilidad intraespecífica y/o regional de la coraza, entre otros (ver Zurita et al., 2010, 2016a). Este enfoque condujo a una sobreestimación de la diversidad, con numerosas especies y géneros nominativos que en realidad no se correspondían con entidades paleobiológicas; este hecho, junto con la naturaleza aún fragmentaria de los restos que representaban algunas de las especies, dificultó en gran medida la labor de los primeros autores que trabajaron con estos grupos, particularmente durante el silo XIX y la primera mitad del siglo XX (ver, entre otros, Owen, 1838, 1839, 1840, 1845; Burmeister, 1864, 1866, 1870-1874; Ameghino, 1881, 1885, 1888, 1889, 1891a,b,c,d, 1902a, 1904, 1920; Moreno, 1882; Lydekker 1887, 1895; Moreno y Mercerat, 1891; Rovereto, 1914.)

Como se mencionó más arriba, el primer intento de clasificación sistemática corresponde a Ameghino (1889), quien dividió “Glyptodontia” en tres familias: Glyptodontidae, Hoplophoridae y Doedicuridae, propuesta que fue aceptada y seguida por Zittel (1893). Posteriormente, Ameghino (1891a) incluyó en su clasificación la familia Propalaehoplophoridae, además de señalar varias homonimias entre los nombres “*Hoplophorus*” (gliptodonte); *Hoplophores* Dumeril, 1806 (pez); *Hoplophora* Perty, 1840 (ortóptero); *Hoplophora* Germ, 1833 (hemíptero); *Hoplophora* Koch 1835 (ácaro) y *Hoplophorus* M. Edw, 1837 (crustáceo). Esta situación fue

enmendada al sustituir “*Hoplophorus*” por “*Sclerocalyptus*”, repercutiendo más tarde en el nombre de la familia Hoplophoridae (Sclerocalyptidae) (ver Ameghino 1891a; Zurita, 2007a).

Años más tarde, Lydekker (1895) se mostró disconforme con muchas de las propuestas previas, afirmando además que no consideraba justificado realizar divisiones de categorías mayores a género, puesto que en base a su opinión, se habían fundado muchas especies sobre restos demasiado incompletos y fragmentarios, y no se había considerado la ontogenia, variabilidad en la coraza, entre otros factores. Por ello, este autor se limitó a incluir todos los gliptodontes en la familia Glyptodontidae, sin más categorías. Como respuesta a esta obra, Ameghino (1895) publicó una contribución explicando porque estaba en desacuerdo con lo expresado por el paleontólogo inglés, brindando en la misma contribución una nueva clasificación, aún más completa que las anteriores. En ella incluyó la propuesta del Orden Hicanodonta, la inclusión de la familia Palaeopeltidae y reemplazando Sclerocalyptidae en lugar de Hoplophoridae (ver Ameghino, 1895 [o 1920 para mayor detalle]). Por su parte Scott (1903) y Rovereto (1914) se mostraron de acuerdo con la propuesta de Ameghino (1895). Scott (1903) aplicó la clasificación propuesta por Ameghino (1889), incluyendo varios géneros más en Glyptodontidae así como el género *Metopotoxus* tentativamente dentro de Doedicuridae. Por otro lado Rovereto (1914), siguiendo las propuestas de Ameghino (1889, 1891a), reconoció las familias Glyptodontidae, Doedicuridae (incluyendo en ella el género *Neuryurus*) y Sclerocalyptidae, incorporando los géneros *Sclerocalyptus*, *Plohophorus* y *Lomaphorus* en esta última familia.

Por su parte, Castellanos (1932) reconoció un total de cinco familias y además aportó información sobre los procesos de diversificación del grupo. En base a sus observaciones durante el estudio de todos los ejemplares alojados en el Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires, indicó que del tronco de los “Dasypoda” del Proteodidelphense y Pehuenchense de la Formación Guanaco”, se originó el Orden de los Glyptodontia, dividiéndose después en dos ramas que constituyen dos familias: Palaeopeltidae y Propalaeohoplophoridae (dividido en las subfamilias Propalaeohoplophorinae y Glyptatelinae), estas dos familias son las más antiguas. Posteriormente, a partir de la familia Propalaeohoplophoridae, se originan las otras tres: Glyptodontidae, cuyos géneros indica que descienden de *Cochlops*; Doedicuridae, originados a partir del género *Propalaeohoplophorus* del Santacruceño y divergiendo en Doedicurinae y Panochthinae; y Sclerocalyptidae dividida en Sclerocalyptinae (originada a partir de los Glyptatelinae); y Plohophorinae (=Palaeohoplophorinae en Castellanos, 1931), sugiriendo que descienden también del género *Propalaeohoplophorus* que habría derivado en dos ramas, una con *Palaeohoplophorus* y la otra con *Plohophoroides*.

Tiempo después, Rusconi (1948) también se mostró de acuerdo con la propuesta tradicional de Ameghino, empleando para su clasificación el Orden Hicanodonta y las familias Glyptodontidae,

Doedicuridae y Sclerocalyptidae; dividió Doedicuridae en las subfamilias Daedicurinae y Panochthinae. Simpson (1945) aceptó la inclusión de Glyptodontidae en Glyptodontoidea; y se mostró parcialmente conforme con la propuesta anterior de Castellanos (1932), reconociendo en su caso la división de Glyptodontidae en las subfamilias Propalaeohoplophorinae, Hoplophorinae, Doedicurinae y Glyptodontinae (que según este autor habrían derivado de los Hoplophorinae).

Varios años más tarde y después de haber reunido más información al respecto, Castellanos (1959) modificó significativamente su propuesta previa, reduciendo el número de familias a dos, Palaeopeltidae y Glyptodontidae, que incluyó dentro de la superfamilia Glyptodontoidea. En esta reclasificación, las subfamilias previamente definidas como Doedicurinae (con *Eleutherocercus*), Propalaeohoplophorinae, Glyptodontinae y Sclerocalyptinae, se integraron dentro de Glyptodontidae. Adicionalmente, estableció una serie de tribus dentro de Sclerocalyptinae: Plohophorini (con los géneros *Plohophorus* y *Peiranoa*), Hoplophorini (que abarca los géneros *Sclerocalyptus*, *Stromaphorus*, *Eosclerocalyptus*, *Eosclerophorus*) y Trachycalyptini (que incluye a *Lomaphorus* y *Urotherium*).

En un trabajo de referencia, Hoffstetter (1958) incluyó dentro de la familia Glyptodontidae cuatro subfamilias: Glyptatelinae, Propalaeohoplophorinae; Glyptodontinae (en el que incluyó el género *Glyptodontidium* Cabrera 1944), Doedicurinae (incluyendo al *Eleutherocercus* Koken, 1888) y Sclerocalyptinae. Para esta última reconoció las tribus Sclerocalyptini (que reunía los géneros *Eosclerocalyptus* Ameghino, 1919; *Eosclerophorus* Castellanos, 1948c y *Hoplophractus* Cabrera 1939) Palaeohoplophorini, Plohophorini (incluidos en ella *Phyctaenopyga* Castellanos, 1944; *Stromaphorus* Castellanos, 1925 y *Plohophorus* Ameghino, 1887), Lomaphorini (con los géneros *Peiranoa* Castellanos, 1949; *Lomaphorus* Ameghino, 1889 y *Urotherium* Castellanos, 1926), Neuryurini (*Neuryurus* Ameghino, 1889), Neothoracophorini y Panochthini. En esta contribución Hoffstetter (op. cit.) definió una taxonomía detallada, remarcando la posibilidad de que Plohophorini no constituyera un grupo natural, debido a la limitada cantidad de restos fósiles atribuidos a los taxones de esta tribu en ese momento. Años más tarde, Paula Couto (1979), en otra contribución de referencia, se mostró conforme con el esquema propuesto por Hoffstetter (1958), pero desestimó la subfamilia Glyptatelinae, incluyendo sus taxones en Propalaeohoplophorinae.

Más recientemente, McKenna y Bell (1997) presentaron un esquema muy completo para Glyptodontidae, en el que muestran su inclusión junto con Pampatheriidae y Palaeopeltidae en la superfamilia Glyptodontoidea. En su propuesta, Glyptodontidae incluye cinco subfamilias: Glyptatelinae; Propalaeohoplophorinae, Hoplophorinae que a su vez contiene las tribus Hoplophorini (incluyendo a *Stromaphorus*, *Eosclerocalyptus*, *Eosclerophorus*), Palaeohoplophorini, Lomaphorini (con los géneros *Peiranoa*, *Lomaphorus* y *Urotherium*),

Plohophorini (que incluye los géneros *Plohophorus* y *Phyctaenopyga*), Panochthini, Neuryurini (con *Neuryurus*), Doedicurinae (con el género *Eleutherocercus*) y Glyptodontinae, esta última incluyendo las tribus Glyptodontini (con *Glyptodontidium*) y Glyptotheriini. McKenna y Bell (1997) incluyeron también la tribu Neothoracophorini, pero sin integrarse en ninguna subfamilia.

Fernicola (2008) propuso un arreglo taxonómico en base a un análisis filogenético basado en caracteres craneales, en el cual el Suborden Glyptodontia se encuentra dentro del Orden Cingulata y el Magnorden Xenarthra. Inicialmente, se distinguen los géneros *Eosclerophorus* y *Phyctaenopyga*, así como las tribus Neothoracophorini, Palaehoplophorini y Neuryurini (que incluye el género *Neuryurus*), todos ellos sin asignación a una familia o subfamilia específica. La clasificación principal del Suborden Glyptodontia se divide en dos infraórdenes: Propalaehoplophoroini y Glyptodontoini. El Infraorden Propalaehoplophoroini comprende la superfamilia Propalaehoplophoroidea, que a su vez contiene la familia Propalaehoplophoridae. Por otro lado, el Infraorden Glyptodontoini, que incluye los géneros *Eosclerocalyptus* y *Stromaphorus* sin asignación adicional, abarca la superfamilia Glyptodontoidea. Esta última se divide en las familias Panochthidae y Glyptodontidae. La familia Panochthidae se subdivide en la subfamilia Panochthinae, que incluye las tribus Neosclerocalyptini y Panochthini. La familia Glyptodontidae se divide en las subfamilias Plohophorinae y Glyptodontinae. La subfamilia Plohophorinae contiene la tribu Plohophorini, con el género *Plohophorus*. La subfamilia Glyptodontinae, por su parte, se divide en las tribus Doedicurini (que incluye el género *Eleutherocercus*) y Glyptodontini (que incluye el género *Glyptodontidium*). Adicionalmente, la tribu Lomaphorini, que contiene los géneros *Urotherium*, *Lomaphorus* y *Peiranoa*, no está asignada a una familia o subfamilia dentro de Glyptodontoini.

Los análisis filogenéticos basados en caracteres craneales y postcraneales realizados por Porpino et al. (2010) y Fernicola y Porpino (2012) han propuesto una nueva configuración sistemática para el suborden Glyptodontia. Estos estudios concluyen que Propalaehoplophoridae/nae representa un clado monofilético, estableciéndose como el grupo hermano de los gliptodontes restantes y situándose en una posición muy basal; esto difiere de las hipótesis anteriores que sugerían también un rol ancestral pero para linajes más derivados. Asimismo, estos autores definieron a Glyptodontoini como un clado sustentado por la presencia del tubo caudal, entre otros caracteres, y se posiciona como grupo hermano de Propalaehoplophoridae. Adicionalmente, determinaron que Hoplophoridae/nae, Hoplophorini y Plohophorini son parafiléticos, en contra de las propuestas tradicionales anteriores.

Zurita et al. (2013) en base a análisis filogenéticos con caracteres convencionales reconoce la división de la familia Glyptodontidae en dos grandes grupos, uno con la subfamilia Glyptodontinae y otro con el resto de diversidad de los Glyptodontidae. En Zurita et al. (2014)

mantienen la misma división principal de Glyptodontidae, pero en el segundo gran grupo distinguen las subfamilias Doedicurinae y Hoplophorinae, ésta última dividida en las tribus Hoplophorini (con los géneros *Hoplophorus* y *Panochthus*) y Neosclerocalyptini (con el género Neosclero). Simultáneamente, Zamorano (2012) y Zamorano y Brandoni (2013), cuyos estudios se centran especialmente en el grupo de los “panochthinos”, proponen que Panochthini (*sensu* Hoffstetter 1958) no es un grupo natural sino polifilético; *Panochthus* se establece como un clado monofilético, con *Hoplophorus euphractus* como su grupo hermano, mientras que *Nopachtus* y *Propanochthus* muestran mayor afinidad con “Hoplophorini”. Por otro lado, Cuadrelli et al. (2020), enfocado principalmente en el estudio de la subfamilia Glyptodontinae, y en concordancia con las propuestas de Zurita et al. (2013), concluyeron que la familia Glyptodontidae se divide en la subfamilia Glyptodontinae y otro grupo con el resto de la diversidad de Glyptodontidae. A su vez, afirman que Glyptodontinae engloba al género *Boreostemma* y a las Tribus Glyptotheriini (*Glyptotherium texanum* y *Gl. cylindricum*) y Glyptodontini (*Glyptodon jatunkhirkhi*, *G. munizi* y *G. reticulatus*). Por otro lado, Cuadrelli (2020) propuso en su tesis doctoral la división de la subfamilia Glyptodontinae en las Tribus Boreostemmini y Glyptodontini; subdividiendo a su vez esta última en las subtribus Glyptodontina (para el género *Glyptodon*) y Glyptotheriina (para el género *Glyptotherium*).

Desde una perspectiva filogenética basada en análisis moleculares, Delsuc et al. (2016) y Mitchell et al. (2016) propusieron una organización sistemática alternativa radicalmente distinta a las clasificaciones morfológicas tradicionales. Este nuevo enfoque postula que en realidad todos los gliptodontes en su conjunto constituyen una subfamilia (Glyptodontinae) dentro de la familia Chlamyphoridae. De esta forma, Glyptodontinae se encuentra dentro del mismo rango sistemático que las subfamilias Euphractinae, Tolypeutinae y Chlamyphorinae, derivando hace 35 ± 3 Ma del grupo conformado por Tolypeutinae + Chlamyphorinae.

A continuación se exponen esquemáticamente las propuestas organizativas más significativas que históricamente se han mencionado, incluyendo en las categorías, cuando los mismos autores los citan, los géneros que competen en esta tesis y de esta forma tener una visión más detallada de la variación en la clasificación de éstos géneros a lo largo del tiempo. Se ha identificado con un asterisco (*) aquellos nombres de género que se encontraban ya sin validez o en desuso para estas especies en el momento de inicio de la tesis, pero que sí se mencionan en estas propuestas por corresponderse a una época anterior cuando aún estaban en vigor:

Ameghino (1889)

Orden Glyptodontia

Familia Glyptodontidae

Familia Hoplophoridae

Familia Doedicuridae

Rovereto (1914)

Clase Mammalia

Familia Glyptodontidae

Familia Doedicuridae

- *Neuryurus* Ameghino, 1889*

Familia Sclerocalyptidae

- *Sclerocalyptus* Ameghino 1891a*
- *Plohophorus* Ameghino, 1887*
- *Lomaphorus* Ameghino 1889

Ameghino (1920)

Orden Hicanodonta

Suborden Glyptodontia

Familia Glyptodontidae

Familia Sclerocalyptidae (Hoplophoridae *antea*)

- *Sclerocalyptus* Ameghino 1891a*
- *Lomaphorus* Ameghino 1889
- *Plohophorus* Ameghino, 1887*
- *Eleutherocercus* Koken, 1888

Familia Doedicuridae

- *Neuryurus* Ameghino, 1889*

Familia Propalaeohoplophoridae

Familia Palaeopeltidae

Rusconi (1948)

Orden Hicanodonta

Familia Glyptodontidae

Familia Daedicuridae

Subfamilia Daedicurinae

Subfamilia Panochthinae

Familia Sclerocalyptidae

Hoffstetter 1958

Familia Glyptodontidae

Subfamilia Glyptatelinae

Subfamilia Propalaeohoplophorinae

Subfamilia Glyptodontinae

- *Glyptodontidium* Cabrera 1944

Subfamilia Doedicurinae

- *Eleutherocercus* Koken, 1888

Subfamilia Sclerocalyptinae (=Hoplophorinae)

Tribu Sclerocalyptini (=Hoplophorini)

- *Eosclerocalyptus* Ameghino, 1919
- *Eosclerophorus* Castellanos, 1948c*
- *Hoplophractus* Cabrera 1939*

Tribu Palaehoplophorini

Tribu Plohophorini

- *Phyctaenopyga* Castellanos, 1944
- *Stromaphorus* Castellanos, 1925
- *Plohophorus* Ameghino, 1887*

Tribu Lomaphorini

- *Peiranoa* Castellanos, 1949
- *Lomaphorus* Ameghino, 1889
- *Urotheroum* Castellanos, 1926

Tribu Neuryurini

- *Neuryurus* Ameghino, 1889*

Tribu Neothoracophorini

Tribu Panochthini

Castellanos 1959

Superfamilia Glyptodontoidea

Familia Palaeopeltidae

Familia Glyptodontidae

Subfamilia Doedicurinae

- *Eleutherocercus* Koken, 1888

Subfamilia Propalaeohoplophorinae

Subfamilia Glyptodontinae

Subfamilia Sclerocalyptinae

Tribu Plohophorini

- *Plohophorus* Ameghino, 1887*
- *Peiranoa* Castellanos 1949 (ubicación sistemática de acuerdo a Castellanos 1949 p. 19)

Tribu Hoplophorini

- *Sclerocalyptus* Ameghino 1891a*
- *Stromaphorus* Castellanos, 1925
- *Eosclerocalyptus* Ameghino, 1919
- *Eosclerophorus* Castellanos, 1948c*

Tribu Trachycalyptini

- *Lomaphorus* Ameghino 1889
- *Urotherium* Castellanos, 1926

McKenna y Bell 1997

Superfamilia Glyptodontoidea

Familia Pampatheriidae

Familia Palaeopeltidae

Familia Glyptodontidae

Tribu Neothoracophorini

Subfamilia Glyptatelinae

Subfamilia Propalaehoplophorinae

Subfamilia Hoplophorinae

Tribu Hoplophorini

- *Stromaphorus* Castellanos, 1925
- *Eosclerocalyptus* Ameghino, 1919
- *Eosclerophorus* Castellanos, 1948c*

Tribu Palaehoplophorini

Tribu Lomaphorini

- *Peiranoa* Castellanos, 1949
- *Lomaphorus* Ameghino, 1889
- *Urotheroum* Castellanos, 1926

Tribu Plohophorini

- *Plohophorus* Ameghino, 1887
- *Phyctaenopyga* Castellanos, 1944

Tribu Panochthini

Tribu Neuryurini

- *Neuryurus* Ameghino, 1889*

Subfamilia Doedicurinae

- *Eleutherocercus* Koken, 1888

Subfamilia Glyptodontinae

Tribu Glyptodontini

- *Glyptodontidium* Cabrera, 1944

Tribu Glyptotheriini

Fernicola 2008

Magnorden Xenarthra

Orden Cingulata

Suborden Glyptodontia

- *Eosclerophorus* Castellanos, 1948c*
- *Phyctaenopyga* Castellanos, 1944

Tribu Neothoracophorini

Tribu Palaehoplophorini

Tribu Neuryurini

- *Neuryurus* Ameghino, 1889*

Familia Glyptatelidae

Infraorden Propalaehoplophoroini

Superfamilia Propalaehoplophoroidea

Familia Propalaehoplophoridae

Infraorden Glyptodontoini

- *Eosclerocalyptus* Ameghino, 1919
- *Stromaphorus* Castellanos, 1925

Superfamilia Glyptodontoidea

Tribu Lomaphorini

- *Urotheroum* Castellanos, 1926
- *Lomaphorus* Ameghino, 1889
- *Peiranoa* Castellanos, 1949

Familia Panochthidae

Subfamilia Panochthinae

Tribu Neosclerocalyptini

Tribu Panochthini

Familia Glyptodontidae

Subfamilia Plohophorinae

Tribu Plohophorini

- *Plohophorus* Ameghino, 1887*

Subfamilia Glyptodontinae

Tribu Doedicurini

- *Eleutherocercus* Koken, 1888

Tribu Glyptodontini

- *Glyptodontidium* Cabrera, 1944

1.2.2. Situación sistemática de los gliptodontes al momento de comienzo de la tesis

Las especies de Glyptodontidae consideradas como entidades paleobiológicas reales en el momento del inicio de esta tesis se encontraban integradas en los siguientes grupos, siguiendo las propuestas de Hoffstetter (1958), Zurita (2007a) y Cuadrelli et al. (2020).

Familia Glyptodontidae

- *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891).
- *Lomaphorus corallinus* Rovereto, 1914.
- *Urotheroum simile* Castellanos 1948a.
- *Peiranoa bullifera* Castellanos 1946.

Subfamilia Doedicurinae

- *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914).
- *Eleutherocercus tucumanus* Castellanos, 1927.

Subfamilia Hoplophorinae

Tribu Hoplophorini

- Incluye a los géneros *Hoplophorus*, *Propanochtus* y *Panochtus*

Tribu Neosclerocalyptini

- Incluye al género *Neosclerocalyptus*

Subfamilia Plohophorinae

- *Phlyctaenopyga ameghini* (Ameghino, 1889).
- *Stromaphorus compressidens* (Moreno y Mercerat, 1891).
- Incluye también al género *Plophorus*, *Pseudoplohophorus*, *Nopachtus*

Subfamilia Glyptodontinae

- *Glyptodontidium tuberifer* Cabrera, 1944.

Tribu Boreostemmini

- Incluye al género *Boreostemma*

Tribu Glyptodontini

Subtribu Glyptodontina

- Incluye al género *Glyptodon*

Subtribu Glyptotheriina

- Incluye al género *Glyptotherium*

Tras mencionar las distintas propuestas planteadas históricamente para los gliptodontes, conviene resaltar que, como resultado de esta tesis, se propone otro esquema sistemático, el cual integra resultados de investigaciones multidisciplinarias enfocadas en la anatomía, ontogenia, taxonomía

y filogenia de las especies de la CVQ. Específicamente, este esquema adopta como base la propuesta de Núñez-Blasco et al. (2024a) para Hoplophorinae y de Cuadrelli (2020) para Glyptodontinae, representando una síntesis que aborda las interrelaciones entre las diversas disciplinas mencionadas. El enfoque de esta tesis no solo clarifica la paleobiodiversidad de los gliptodontes de este sector de Catamarca, sino que de alguna manera también ofrece nuevas perspectivas sobre los procesos dinámicos de cambio que afectaron esta megafauna mioceno-pleistocénica del NOA.

1.3. Contexto geográfico y geológico

El área de estudio se encuentra en la provincia de Catamarca, al noroeste de Argentina, dentro de la provincia geológica de las Sierras Pampeanas Noroccidentales (Caminos 1979). Los materiales analizados en esta tesis provienen fundamentalmente de la cuenca de Villavil-Quillay (CVQ), mientras que otros materiales importantes, como los holotipos de algunas de las especies analizadas, provienen del Valle de Santa María (VSM).

La CVQ (27° 15' S, 66° 54' O) es una cuenca tecto-sedimentaria incluida en el Valle de Hualfín, limitada al noroeste por la Sierra de Altohuasi-Culampajá, al suroeste por el Cerro Durazno y la Sierra de Fiambalá, al noreste por la Sierra de Hualfín, al este por el Complejo Volcánico Farallón Negro y al sureste por la Sierra Cerro Pampa-Belén (ver Bonini et al., 2017) (Figura 1). Los fósiles colectados durante la realización de esta tesis provienen de las formaciones Corral Quemado, Andalhuala y Chiquimil (Grupo Santa María), particularmente donde estas unidades sedimentarias afloran en las localidades de Corral Quemado (CQ), Puerta de Corral Quemado (PCQ), San Fernando Norte (SFN), San Fernando Sur (SFS) y Faldeo Occidental de Cerro Pampa (FOCP). Las observaciones de campo indican que los depósitos se presentan en secuencias generales estratocrecientes y granocrecientes. Estas secuencias se componen principalmente por areniscas de granulometría y tonalidad variable y conglomerados de cantos heterométricos y poligénicos (algunos de ellos de naturaleza ígnea), con intercalaciones ocasionales de capas de baja potencia de lutitas, muy seguramente decantadas en episodios de inundación laminar de baja energía en un ambiente fluvial, y específicamente en ámbito de la llanura de inundación. En conjunto se observa una evolución vertical desde subambientes fluviales de llanura de inundación con una gran influencia freática, a subambientes transicionales aluvial-fluvial entrelazado en la Formación Chiquimil, hacia subambientes de abanico aluvial, distal en el caso de Andalhuala y medio en Corral Quemado con presencia de depósitos característicos de este tipo de ambientes, *debris flow* y *sheet floods*. Dichas unidades se han interpretado como depósitos propios de un ambiente fluvial que por el levantamiento de los Andes evolucionó gradualmente a uno aluvial, bajo un régimen climático por lo general árido, y con cierta influencia eólica a techo de la secuencia (Muruaga, 1998; 2001a, b; Bossi et al., 1999; Bonini et al., 2017; Georgieff et al., 2017).



Figura 1. Mapa de situación geográfica. Valle de Santa María (delimitado en azul) y Cuenca Villavil-Quillay (delimitado en rojo). Escala 60 Km.

Por otro lado, el VSM ($26^{\circ} 53' S$, $66^{\circ} 05' O$), también denominado en ocasiones Valle de Yocavil de acuerdo a la antigua y perdida lengua kakana (Nastri, 2005) y en otras ocasiones Yocahuil, es una depresión tectónica de más de 100 km de largo por 20 a 30 km de ancho, flanqueada al este por las Cumbres Calchaquies y Sierras de Aconquija y al oeste por las Sierras de Quilmes (Bossi et al., 2001). Dicho valle constituye el lugar de procedencia de algunos materiales de singular relevancia en el desarrollo de la presente tesis, como por ejemplo los holotipos de *Sc. planus* Rovereto, 1914 y *Eos. paulacoutoi* Castellanos, 1948c, consideradas ambas actualmente sinónimos junior de *Eo. proximus* (Moreno y Mercerat, 1891), especie cuyo holotipo también procedente de éste mismo valle; otros ejemplos relevantes son los holotipos de las especies *Ne. compressidens* Moreno y mercerat 1891, *Ne. solidus* Rovereto, 1914 y *Lo. corallinus* Rovereto, 1914. Gran parte de los materiales paleontológicos del VSM fueron exhumados de los niveles del Mioceno tardío/Plioceno que afloran en las localidades de Andalhuala de Arriba y Tiopunco (provincias de Catamarca y Tucumán, respectivamente). Sin embargo, cabe mencionar que estudios específicos actuales revelaron que las unidades del Grupo Santa María de este Valle son diacrónicas con respecto a las de CVQ, no permitiendo una correlación litológica directa (Georgieff et al., 2012a, b, 2014, 2017; Bonini 2014; Georgieff y Diaz, 2014; Spagnuolo et al., 2015; Bonini et al., 2017, 2021a, 2025); esta temática y su tratamiento se explica en el Capítulo 2 de esta tesis. Otro lugar catamarqueño y digno de mención es el paraje de “la Hoyada”, emplazado al NO de la localidad de Santa María, dentro del Valle del Cajón y perteneciente al

departamento de Santa María, lugar de procedencia de los restos de *Eo. lilloi* Ameghino, 1919, especie tipo del género *Eosclerocalyptus* Ameghino 1919.

Tradicionalmente se ha mencionado una última especie presente en el área, *Peiranoa bullifera* Castellanos 1946, cuyo holotipo procede de la localidad de Los Nacimientos entre el Noroeste de Tiopunco y Yasyamayo también del VSM, pero ya de la zona correspondiente a la provincia de Tucumán. Este y otros indicios indican que las entidades paleobiológicas a estudiar no se encontraban restringidas exclusivamente a estos valles de Catamarca, es por ello que, si bien el foco central de la tesis está en la CVQ y zonas aledañas catamarqueñas, con el fin de realizar una caracterización de estas especies lo más detallada y completa posible, se han incorporado al estudio varios ejemplares de interés procedentes de otras provincias, todos ellos referidos a éstas mismas entidades paleobiológicas; lo cual por otro lado, aporta un conocimiento más preciso de la extensión geográfica que cubrieron éstos grupos durante el Mioceno Tardío-Plioceno en Argentina. Las localidades correspondientes a otras provincias son: Paraje de Tío Punco, departamento de Tafí del Valle, provincia de Tucumán. Yacimientos del Río Dulce, próximo a las localidades de Cañada de la Costa y Sotelo, departamento de Río Hondo, provincia de Santiago del Estero; los fósiles proceden de la Formación Las Cañas, con una edad Plioceno Temprano (Zancliense) de acuerdo con Armella et al. (2020). El Degolladito, departamento de Arauco, provincia de La Rioja; los fósiles proceden de la Formación Sálicas, con una edad Mioceno Tardío (8,7-7,9 Ma, Tortoniense) de acuerdo con Ruíz-Ramoni et al. (2023). Arroyo Los Chiflones (localidad de Villa Cura Brochero), departamento de San Alberto, provincia de Córdoba; los fósiles proceden de la Formación Brochero, (nivel 1 en Cruz 2011, 2013), con una edad estimada Mioceno-Plioceno. Las Huayquerías, situadas en la provincia de Mendoza; los fósiles proceden de la Formación Huayquerías, asignada al Mioceno Tardío - Plioceno Temprano (Messiniense - Zancliense; Romano et al., 2023; Romano 2024).

1.4. Antecedentes históricos en el área de estudio

1.4.1. Respecto a la diversidad de gliptodontes

El VSM, desde finales del siglo XIX, constituye una valiosa fuente de datos paleontológicos, donde naturalistas y eruditos en paleontología estudiaron durante décadas los abundantes restos fósiles allí presentes (e.g., Moreno 1882; Moreno y Mercerat 1891; Ameghino 1885, 1889, 1891a,b,c,d, 1902a,b, 1904, 1920; Lydekker 1895; Rovereto 1914; Ameghino (C.) 1919; Castellanos, 1925, 1926, 1927, 1940, 1946, 1948a,b; Cabrera, 1944; Marshall y Patterson, 1981; Zurita 2007a, b, Zurita et al., 2009a; Zamorano 2012; Bonini 2014; Bonini et al., 2021a; entre otros), resaltando esta área como uno de las más ricas en restos de mamíferos del Mioceno tardío-Plioceno del NOA (ver Bonini, 2014).

Según afirma Ameghino (1891a), el primer reporte de la presencia de fósiles de vertebrados en el VSM fue el descubrimiento de restos de gliptodontes por Inocencio Liberani y Rafael Hernández en 1877. Sin embargo, el primer paleontólogo en estudiar restos de gliptodontes procedentes de esta zona fue el Dr. Francisco P. Moreno, quien estudiando los restos proporcionados identificó una nueva especie a la que denominó *Hoplophorus ameghinii* Moreno, 1882, en honor a su colega Florentino Ameghino. Ameghino (1885) comenzó a estudiar también ejemplares procedentes del lugar y de Tucumán, contando con la ayuda del señor Zavaleta, que ocasionalmente le proporcionaba nuevos fósiles; gracias a esto refirió más materiales a *Ho. ameghinii*. Más tarde, con una mayor comprensión de la anatomía de esta especie por haberse encontrado más ejemplares, Ameghino (1889) realizó un cambio pasando la especie de Moreno (1882) al género *Plohophorus* y creando así la nueva combinación *Pl. ameghini*. Se desconoce si Ameghino olvidó escribir la última “i” por un error de grafía o latinizó el nombre de Ameghino a *ameghinus* y de ahí a *ameghini*, lo cual es también gramaticalmente correcto, de ahí que se conserve hasta hoy el epíteto específico *ameghini*.

A pesar de todo lo mencionado, se observó que si bien Moreno (1882) había presentado su especie en una reunión científica, donde seguramente mostró en el evento los fósiles, no había quedado por escrito ni figurado de ninguna manera qué material consideraba el tipo de *Hoplophorus ameghinii* Moreno, 1882; por ello, la especie de Moreno fue considerada como un *nomen nudum* y recayó su autoría en el próximo autor que la había tratado, es decir, Ameghino (1889), quedando finalmente como *Plohophorus ameghini* Ameghino 1889. A diferencia de Moreno (1882), en esta contribución Ameghino sí figuró varios materiales que además incluyó en sus láminas, pero tampoco expresó concretamente cuál de todos ellos designa como holotipo; porque su verdadera intención no era dar origen a una nueva especie en ese momento. Cabe destacar en este punto que en realidad fue Cabrera (1944, p. 42) quien señaló, de entre los ejemplares que figuró Ameghino (1889) [es decir considerándolos sintipos], como tipo de esta especie al ejemplar MLP-PV 16-101 procedente del VSM, de modo que se puede considerar actualmente este fósil como un lectotipo no designado por el autor original y al resto de ejemplares figurados por Ameghino (1889) como paralectotipos, habiendo perdido a partir de éste trabajo de 1944 su condición original de sintipos (ver artículos 73 y 74 del CINZ).

Moreno y Mercerat (1891) continuaron trabajando con materiales recolectados en el VSM por Adolf Methfessel en el marco de una expedición organizada por el Museo de La Plata. Moreno y Mercerat (1891) dieron a conocer tres especies procedentes de la localidad de Andalhuala, Valle de Santa María (Catamarca): *Neuryurus proximus* Moreno y Mercerat, 1891 [holotipo MLP-PV 16-129], *Neuryurus compressidens* Moreno y mercerat, 1891 [holotipo MLP-PV 16-138] y *Plohophorus philippii* Moreno y Mercerat, 1891 [holotipo MLP-PV 16-136]. Históricamente las especies *Pl. ameghini*, *Pl. philippii* y *Ne. compressidens* han tenido una relación estrecha y

singular ya que poco después de su publicación, Ameghino 1891b (p. 201) postuló informalmente la idea de que tal vez fueran especies sinónimas; pensamiento que más tarde secundaría Lydekker (1895, p. 15) proponiendo formalmente su sinonimia y sumando a la misma también a *Ne. proximus*.

Rovereto (1914) describió varias nuevas especies en base a pequeños fragmentos de coraza, entre ellos *Neuryurus solidus* en base al ejemplar MACN 8335, exhumado en la localidad de Andalhuala (provincia de Catamarca); *Lomaphorus corallinus* con el holotipo MACN 8331, procedente del Valle de Santa María, (Catamarca); y *Sclerocalyptus planus* estableciendo como holotipo el MACN 2939, procedente del Valle de Santa María (Catamarca). Además en esta misma contribución, Rovereto (1914) modificó la propuesta sinonímica anterior y propuso como sinónimos a *Hoplophorus ameghini* Moreno 1882, *Pl. ameghini* y *Pl. philippii* excluyendo de la sinonimia a *Ne. proximus* y *Ne. compressidens*.

Algunos años después, Carlos Ameghino (1919) definió el género *Eosclerocalyptus*, cuya especie tipo, *Eosclerocalyptus lilloi*, también fue presentada por primera vez en esta contribución basada en el ejemplar MACN 4853 que consiste en un ejemplar bastante completo, el cual fué exhumado en la localidad de La Hoyada, Valle del Cajón (Catamarca).

Por otro lado, los afloramientos de la CVQ no fueron prospectados hasta 1926, durante la expedición liderada por Elmer S. Riggs del Field Museum of Natural History, Chicago, Estados Unidos, las cuales fueron inmediatamente seguidas por Ángel Cabrera y colaboradores del Museo de La Plata en 1927, 1929 y 1930 (ver Bonini 2014; Bonini et al., 2015). Durante las expediciones de campo de Riggs se obtuvieron varios restos de mamíferos, incluidos los especímenes más completos y mejor preservados de Glyptodontidae en VQB, acompañados además con datos precisos de su procedencia estratigráfica, gracias a la labor encomiable realizada por el geólogo Rudolf Stahlecker (ver Riggs y Patterson, 1939; Marshall y Patterson, 1981).

Por su parte, Castellanos (1925) definió el género *Stromaphorus* asignando como especie tipo a *Plohophorus philippii* y a *Plohophorus ameghinoi* (ver Castellanos 1925, p. 97, Nota 2), todavía basándose exclusivamente en ejemplares del VSM. Un año después, Castellanos (1926: 276) volvió a proponer la creación de este género, mencionando la especie *Stromahorus ameghinoi* (Mor.) [nombre considerado *nomen nudum* y sinónimo junior de “*ameghini* (Ameghino)”]. Por último Castellanos (1927) incluyó la especie *Neuryurus solidus* Rovereto 1914 en el género *Eleutherocercus* Koken 1888. En la misma contribución, describió otra especie para este género, *Eleutherocercus tucumanus* Castellanos, 1927, en base al material MACN 2893, representado por la porción mediodistal de un tubo caudal procedente de Tiopunco, provincia de Tucumán. En contraposición, Cabrera (1939 [p. 12, Nota 1]) se mostró abiertamente en contra de la sinonimia entre *Pl. philippii* y *Pl. ameghinoi* que Castellanos defendía, al tiempo que sostuvo que

“*philippii*” debía estar incluido en el género *Stromaphorus*. Cabrera (1944), en el marco de una revisión de los gliptodontes araucanenses de Catamarca, y ya habiendo analizado individuos de CVQ, publicó la comparación de los cráneos MLP 29-X-10-1 y MLP-PV 29-X-8-1 (los cuales no son holotipos, sino material referido), definiendo el nuevo género *Phlyctaenopyga* Cabrera 1944 y refiriendo el primer ejemplar a *Phlyctaenopyga ameghini* y el segundo cráneo a *Stromaphorus compressidens*; además propuso una sinonimia exclusiva entre *S. compressidens* y *S. philippii* con validez y disponibilidad para el primero, pero respetando la consideración de especie tipo del género *Stromaphorus* del segundo.

En los años siguientes, Castellanos invirtió mucho tiempo y trabajo en revisar las colecciones de fósiles procedentes del VSM, publicando tres nuevas especies. Castellanos (1946) dió a conocer *Peiranoa bullifera* con el holotipo CC-MUFCA 637 y procedente de la localidad de Los Nacimientos entre el Noroeste de Tiopunco y Yasyamayo, provincia de Tucumán. En Castellanos (1948a), *Urotherium simile*, en base a un tubo caudal incompleto (CC-MUFCA 727) procedente del Este de Loma Rica, entre las localidades de Entre Ríos (ex Chiquimil o Shiquimil) y Andalhuala, provincia de Catamarca. Y por último Castellanos (1948c) definió el nuevo género *Eosclerophorus* con la especie tipo *Eosclerophorus paulacoutoi*, también presentada en esta contribución y fundamentada en base a un ejemplar bastante completo siglado como CC-MUFCA 676, procedente también del VSM, provincia de Catamarca.

Zurita (2007a), en el marco de su tesis doctoral, contribuyó en gran medida a aclarar el panorama de los gliptodontes de Argentina, realizando una revisión exhaustiva de varias especies, entre las que se encontraban taxones procedentes de las localidades que nos competen. Zurita (2007a, b) propuso una nueva combinación para *Eo. proximus* al cambiar *Hoplophractus proximus* al género *Eosclerocalyptus*; y por otro lado estableció la sinonimia entre los géneros *Eosclerocalyptus* Ameghino 1919 y *Eosclerophorus* Castellanos 1948c; y entre las especies *Eo. proximus*, *Eo. lilloi*, *Eo. planus* y *Eos. paulacoutoi* con validez y disponibilidad para *Eosclerocalyptus proximus*. Los trabajos más relevantes de Zurita, esenciales para asentar las bases del conocimiento de estos taxones en la CVQ y regiones aledañas son Zurita 2007a, b; Zurita et al., 2009a, 2016a).

Por su parte, Zamorano et al. (2011) realizó una revisión de las especies de los géneros *Nopachtus*, *Stromaphorus* y *Phlytanopyga*, aportando una nueva diagnosis para *Ph. ameghini*; además de generar la nueva combinación *Ph. trouessarti* (Moreno, 1888), por la inclusión de esta especie bonaerense en el género *Phlyctaenopyga*.

La última entidad paleobiológica en ser reconocida en CVQ fue *Glyptodontidium tuberifer*. Esta especie fue descrita por Cabrera en 1944, en base al holotipo MLP-PV 29-X-8-3 encontrado en la Quebrada de la Sepultura, en la localidad de Puerta de Corral Quemado (Catamarca). Si bien otros autores como Frenguelli (1937) ya había dado referencias de la presencia de

“*Protoglyptodon* sp.” en los estratos “Araucanos” del lugar, el hallazgo de Cabrera constituyó la primera evidencia certera de la presencia del linaje de los Glyptodontinae en estos valles. Sin embargo, desde su descripción original en la década del 40, no se había vuelto a referir más material a esta especie, haciendo incluso dudar a algunos investigadores sobre su verosimilitud o descartando su inclusión en filogenias por la falta de materiales representativos (ver, entre otros, Oliva et al., 2010; Zurita et al., 2013; Cuadrelli 2020; Cuadrelli et al., 2019), evidenciado su escasa representación en el registro fósil de éstos valles. Finalmente, y gracias a una meticulosa labor de prospección, en la presente tesis incluimos nuevos materiales hallados durante los trabajos de campo de los años 2019 y 2021; estos nuevos materiales si bien son algo fragmentarios, se encuentran acompañados de información muy precisa de su procedencia geográfica, estratigráfica y temporal.

Finalmente Bonini y colaboradores realizan desde el año 2012 una ardua y exitosa labor en el estudio de la paleofauna presente en este área, no solo desde una perspectiva taxonómica, sino también su bioestratigrafía, asociaciones faunísticas, filogenia y además aspectos tanto paleobiológicos como estratigráficos. El éxito de su empresa radica en la implementación de grupos de trabajo multidisciplinarios capaces de realizar estudios científicos a muchos niveles y por ello, desde planteamientos metodológicos de todo tipo (individualistas, holistas y sistemistas); aplicando análisis específicos, generales y analizando sus interrelaciones. Muchas han sido las contribuciones realizadas por este equipo o por sus integrantes de manera individual (esta tesis y todos los trabajos derivados de ella incluidos) y por ello no resultaría práctico citarlos todos aquí; sin embargo cabe destacar la última contribución realizada por Bonini et al. (2025), como ejemplo de lo mencionado, fruto precisamente de todo el conocimientos generado en conjunto. A nivel individual, desde su tesis doctoral, Bonini ha aclarado el panorama bioestratigráfico, las asociaciones faunísticas y la historia de la CVQ; entre sus contribuciones cabe destacar (Bonini 2014; Bonini y Brandoni, 2015; Bonini et al., 2012, 2015, 2016, 2017; 2021a).

1.4.2. Respecto al contexto cronológico

La labor histórica en el análisis de los mamíferos en general y de los gliptodontes en particular en estas localidades ha sido sin duda encomiable, prueba de ello es la historia resumida mencionada en las páginas anteriores; sin embargo, también cabe destacar la labor histórica realizada en lo referente a dataciones absolutas, especialmente aquellas analizadas en base a técnicas químicas y físicas por brindar mayor precisión. Esta labor de datación de las secuencias estratigráficas en diferentes localidades ha resultado fundamental para el correcto análisis final de las asociaciones faunísticas que contienen. Durante las primeras décadas de estudio en estos valles, el contenido faunístico permitió una aproximación inicial de edades para las secuencias sedimentarias

analizadas mediante datación relativa a partir de correlaciones bioestratigráficas. Sin embargo, los estratos que conforman el Grupo Santa María se encuentran intercalados con diversas tobas, seguramente originadas principalmente por las emisiones de los complejos volcánicos Farallon Negro y Vicuña Pampa, durante el Mioceno Medio al Plioceno Tardío, en el marco de la Orogenia Andina (ver Sasso 1997; Guzmán et al., 2014 y 2017; Georgieff et al., 2017). Estos niveles tobáceos permitieron obtener edades numéricas absolutas mediante análisis de datación radiométrica o radioisotópica, brindando información cronoestratigráfica más detallada. A este respecto, varios autores destacan por sus aportes:

Marshall et al. (1979) obtuvo las primeras dataciones para en estos lugares a partir del análisis de tobas mediante el método $^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$ de al menos 3 niveles de tobas diferentes: 2 aflorantes en PCQ, cuyos resultados indicaron una edad de $3,54 \pm 0,03$ Ma y $6,68 \pm 0,02$ Ma respectivamente; y otra aflorante en VSM cuya muestra KA 3386-90 reveló una edad $6,02 \pm 0,04$ Ma. De acuerdo con la propuesta de Esteban et al. (2014), los niveles tobáceos de PCQ se corresponden por correlación a aquellos superiores de la Fm. Andalhuala y al miembro El Áspero de la Fm. Chiquimil, respectivamente.

Butler et al. (1984) también analizó varias tobas con el método $^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$ en PCQ. Del nivel tobáceo inferior (“Toba del puerto”) de la sección aflorante en ésta localidad, se tomaron dos muestras (LGM 3 y LGM 2) de las que obtuvo tres concentrados de sanidina (KA 3307, 3307R1 y 3307R2) con una edad promedio de $6,70 \pm 0,05$ Ma. Butler et al. (1984) indicó que dicha toba corresponde con el nivel 15 de Stahlecker [=unidad 8 de Stahlecker en Marshall et al. (1979); Marshall y Patterson, (1981)]; que además posteriormente fué correlacionada con la de la base de la Fm. Andalhuala por Esteban et al. (2014). En ésta misma sección de PCQ, pero de niveles superiores de la serie, obtuvo una edad de $3,53 \pm 0,04$ Ma para la muestra KA 3343, la cual también fue correlacionada posteriormente por otros autores revelando su correspondencia con el límite entre las Fm. Andalhuala y Corral Quemado (ver Esteban et al., 2014 y Georgieff et al., 2017). Por otro lado Butler et al. (1984) analizó otras muestras colectadas entre las localidades de CQ y PCQ (de acuerdo con Georgieff et al., 2017), obteniendo edades de $5,30 \pm 0,2$ Ma para la muestra KA 4099 y $4,95 \pm 0,14$ Ma para la muestra KA 4368; ambos niveles mostraron posteriormente su equivalencia con niveles medios de la Fm. Andalhuala (ver Esteban et al., 2014).

Latorre et al. (1997) mediante la aplicación de la datación por $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$, analizó dos tobas aflorantes a mitad de camino entre las localidades de CQ y PCQ, obteniendo edades de $3,66 \pm 0,05$ Ma correlacionado con el límite entre las Fm. Andalhuala y Corral Quemado, más otra de $5,64 \pm 0,16$ Ma correlacionado con la Fm. Andalhuala (ver Georgieff et al., 2017). Por otro lado, analizó una tercera toba en la localidad de PCQ obteniendo una edad de $7,14 \pm 0,05$ Ma. Tanto

Esteban et al. (2014) y Georgieff et al. (2017) situaron este nivel tobáceo en correlación con aquellos inferiores de la Fm. Andalhuala próximos al límite con la Fm. Chiquimil.

Sasso (1997) analizó también mediante $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ rocas andesítico-basálticas del Miembro “El Aspero” de la Fm. Chiquimil aflorantes en localidad de Villavil y propuso una edad media de $9,14 \pm 0,09$ Ma.

Hynek et al. (2012) se centró en el análisis de dos tobas procedentes del VSM también mediante $^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$. De la muestra ENTR 909 obtuvo una edad de $5,19 \pm 0,01$ Ma, mientras que de la QDJ 983 una de $5,27 \pm 0,01$ Ma.

Georgieff et al. (2014) aplicando el método $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$, analizaron tobas aflorantes en el área sur del VSM el límite entre la Fm. Las Arcas y Fm. Chiquimil obteniendo una edad de $6,88 \pm 0,06$ Ma (ver también Georgieff et al., 2017).

Spagnuolo et al. (2015) obtuvo una datación isotópica confiable de la Fm. Las Arcas del VSM (en la región limítrofe entre las provincias de Catamarca y Tucumán) mediante $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ en anfíboles volcánicos de una de una toba emplazada a aproximadamente 45 m por encima de la base de esta formación, obteniendo una edad de $9,01 \pm 0,12$ Ma.

Pingel et al. (2016) empleó en su análisis de las tobas de CQ, por un lado $^{206}\text{Pb}/^{238}\text{U}$ para las muestras CQ 38 y CQ 12, medidas ambas en circones, obteniendo edades respectivas de $3,65 \pm 0,12$ Ma y $8,74 \pm 0,53$ Ma; y por otro lado, empleó $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ para el análisis de la muestra CQ 40, revelando una edad de $7,70 \pm 0,10$ Ma. También analizó una muestra QJ4 del VSM mediante $^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$ obteniendo una edad de $5,20 \pm 0,06$ Ma.

Bonini et al. (2017) por su parte analizaron mediante $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ un total de 2 muestras de toba para los niveles medios de la Fm. Andalhuala de SFN y una tercera toba procedente de los niveles inferiores de la Fm. Andalhuala aflorantes en SFS, específicamente en el área del FOCP; de acuerdo con Georgieff et al. (2017) esta toba es correlacionable con la toba intermedia de la Formación Andalhuala en PCQ. Las muestras TB-SFN1 y TB-SFN2 arrojaron una edad de $4,79 \pm 0,15$ Ma y $4,72 \pm 0,08$ Ma respectivamente. Por otro lado, la muestra T-SE-SF1 brindó una edad de $5,59 \pm 0,04$ Ma.

Por otro lado, con respecto al ámbito del paleomagnetismo también caben destacar varios estudios realizados en esta última década, tanto en las secuencias estratigráficas del VSM como en las de la CVQ. Domínguez (2016) analizó la magnetoestadigrafía de los niveles limítrofes entre la Fm. San José y Las Arcas en el VSM, obteniendo una edad de 8,9 Ma. A su vez, Spagnuolo et al. (2015) analizaron el techo de la Fm. Las Arcas aflorante en el sector norte del VSM, obteniendo una edad paleomagnética de 6,8 Ma. En lo que respecta a la CVQ, Spagnuolo et al. (2023) también

detectaron un cambio de polaridad magnética en la base de la secuencia aflorante en SFN, el cual al correlacionarse con la escala de tiempo de la polaridad geomagnética global, le permitió establecer una edad estimada de 5,24 Ma.

Estas diferentes dataciones absolutas han resultado fundamentales para establecer edades concretas en la secuencia y definir con rigurosa precisión los esquemas cronobioestratigráficos para los diferentes grupos de mamíferos que habitaron éstos valles durante el Neógeno (ver Bonini et al., 2025).

1.5. Objetivos

Esta tesis se centra en el análisis de los Cingulata Glyptodontidae registrados en el Mioceno y Plioceno en la CVQ (Belén, Catamarca). El objetivo principal es obtener una comprensión integral de la diversidad, evolución, paleoecología y bioestratigrafía de este grupo de mamíferos en un contexto ambiental y temporal específico.

Con el fin de cumplir el objetivo principal mencionado anteriormente, se han propuesto los siguientes objetivos específicos:

1. Aclarar el panorama sistemático: subfamilias, tribus, géneros y especies presentes, sinonimia y reconocimiento eventual de nuevos taxones. Para ello es necesario realizar un estudio anatómico detallado de los restos conocidos más aquellos exhumados en las campañas previstas en este plan.
2. Analizar las relaciones taxonómicas y filogenéticas existentes con asociaciones de Glyptodontidae sincrónicas conocidas para el sur de América del Sur.
3. Interpretar cómo los procesos tafonómicos pueden alterar las características originales de los osteodermos y cómo esto puede influir en las determinaciones taxonómicas.
4. Interpretar el valor bioestratigráfico de los distintos taxones reconocidos, de acuerdo a los esquemas estratigráficos propuestos.
5. Analizar la evolución de los taxones de la familia en el marco de la problemática de los Glyptodontidae de América del Sur.

1.6. Hipótesis de trabajo

A) Taxonómicas, Sistemáticas y Filogenéticas

- La diversidad de Glyptodontidae registrada durante el Mioceno y Plioceno en el área de estudio (cuenca Villavil-Quillay) es menor a la que se propone en análisis previos.
- La composición taxonómica de este clado muestra importantes diferencias con respecto a aquellas asociaciones neógenas de Glyptodontidae conocidas para las regiones Pampeana y Mesopotámica de Argentina.
- Por sus características (*e.g.* baja densidad estructural, fina capa de tejido óseo compacto) los osteodermos son fácilmente afectados por diversos procesos tafonómicos (*e.g.* meteorización, abrasión, corrosión, disolución). Teniendo en cuenta que estos elementos son de gran utilidad en las determinaciones sistemáticas, la alteración de sus características originales en muchos casos genera determinaciones taxonómicas erróneas.

B) Bioestratigráficas

- Algunos taxones de Glyptodontidae son buenos indicadores bioestratigráficos pero sólo a nivel regional.

C) Paleoambientales y paleoclimáticos

- Los Glyptodontidae del Noroeste de la Argentina están relacionados a ambientes áridos o semiáridos para el lapso de estudio.

2. Material y métodos

2.1. Geografía y estratigrafía

La presente tesis se centra fundamentalmente en el estudio de ejemplares fósiles de gliptodontes procedentes de la Cuenca Villavil-Quillay [CVQ], *sensu* Bonini et al., 2017, 2021a; Núñez-Blasco et al., 2019a y b; 2020; 2021a, b y c; 2022; 2023; 2024a y b; Armella et al., 2020; Gaudin et al., 2020; Degrange et al., 2023; García et al., 2024; Madozzo-Jaén et al., 2024; Schmidt et al., 2024;. Sin embargo, varios de los holotipos y materiales referidos significativos de las especies analizadas proceden del Valle de Santa María [VSM], área que ha sido incluida en diversos análisis en la presente investigación.

En relación con la nomenclatura geográfica, se ha optado por emplear el término “Valle de Santa María” en reconocimiento a su uso extendido en la literatura (Ambrosetti, 1897; Rovereto, 1914; Frenguelli, 1937; Riggs y Patterson, 1939; Cabrera, 1944; Peirano, 1956; Galbán y Ruiz Huidobro, 1965; Marshall y Patterson, 1981; Bossi et al., 1987, 1993, 1999, 2001; Georgieff, 1998; Muruaga et al., 2005; Georgieff et al., 2012a, 2014, 2017; Diaz, 2013; Larraín y Lancelotti, 2013; Maisano, 2013; Bonini, 2014; Bonini et al., 2017, 2019, 2021a, b, 2025; Georgieff y Diaz, 2014; Greco, 2014; Esteban et al., 2014; Spagnuolo et al., 2015; Dominguez, 2016; Sampietro Vattuone et al., 2017; entre muchos otros). Cabe señalar que este valle corresponde con la misma unidad geográfica que otros autores denominan “Valle de Yocavil” (Castellanos, 1948a, d; González-Ruiz y Tarragó, 2005; Natri, 2005; Tarragó y González-Ruiz, 2005; Palamarczuk et al., 2007; Carbonelli, 2011; Larraín y Lancelotti, 2013; Greco, 2014; entre otros) o “Valle de Yocahuil” (Castellanos 1969, 1972; Wurschmidt, 1982; Herrero-Jaime, 2020, 2023).

Dentro de la CVQ, Cabrera (1944, p. 71) identificó la “Quebrada de la Sepultura” como el lugar de procedencia del holotipo de *Glyptodontidium tuberifer* Cabrera, 1944. Si bien el mismo autor sitúa esta quebrada en las cercanías de la localidad de Puerta de Corral Quemado, su ubicación precisa no ha podido ser confirmada a través de la cartografía disponible. Adicionalmente, la denominación “Quebrada de la Sepultura” es aplicada por la población local a diversas áreas, lo que induce incertidumbre respecto a la localización de la quebrada original mencionada por Cabrera. Durante las campañas de campo realizadas en el marco de este trabajo de tesis doctoral, se exploraron diversas quebradas en la región, identificándose una que, preliminarmente, consideramos que podría corresponder a la mencionada por Cabrera (1944).

Para fines cronológicos, se sigue la Carta Cronoestratigráfica Internacional v2023/04 (Cohen et al., 2020). En los casos en que fue necesario transformar edades correspondientes a las Edades Mamífero de América del Sur (SALMA por sus siglas en inglés) al sistema cronológico internacional, particularmente para la definición de algunos biocrones en el ajuste cronológico

del análisis filogenético (ver Anexo 3), se aplicó una correlación basada en las propuestas de Boscaini et al. (2019), Prevosti et al. (2021) y Romano (2024).

Con el objetivo de inferir el valor bioestratigráfico de los taxones reconocidos en concordancia a los esquemas estratigráficos existentes, se llevó a cabo un análisis de distribución estratigráfica de las especies reconocidas. Este estudio se basó en: (1) la verificación de la procedencia geográfica de los especímenes colectados en el marco de la presente tesis y aquellos alojados en las colecciones de diferentes instituciones; (2) la clarificación de la procedencia estratigráfica detallada mediante información preexistente en la literatura y observaciones realizadas en campo; y (3) la correlación de los datos geográficos y estratigráficos con dataciones absolutas recopiladas de la literatura especializada. En este sentido, la cartografía geológica se tomó de los mapas elaborados por Muruaga (2001a y b), mientras que para fines estratigráficos se emplearon las unidades litoestratigráficas del Grupo Santa María, las cuales constituyen actualmente las denominaciones más empleadas en para estos niveles. Cabe destacar que la determinación de las edades de los especímenes analizados en el presente trabajo de tesis se ha llevado a cabo considerando las edades absolutas y no la formación de la que proceden, debido a la diacronía existente entre los depósitos de los diferentes valles (ver capítulo 4).

Durante las labores de campo, la localización de cada nuevo espécimen fue georreferenciada mediante coordenadas GPS, registrándose simultáneamente toda la información estratigráfica disponible y otros datos geológicos pertinentes relacionados a cada material colectado. Para el establecimiento del marco cronoestratigráfico, se emplearon dataciones realizadas previamente por otros autores, en su mayoría obtenidas mediante técnicas radiométricas en muestras de depósitos de ceniza (tobas) que se emplearon como base; otras edades fueron inferidas a partir de análisis paleomagnéticos y otras calculadas mediante el análisis de la tasa de sedimentación. Estas edades fueron empleadas como niveles guía base para correlacionar los perfil estratigráficos de cada área.

Para el análisis de la CVQ se construyeron 2 perfiles estratigráficos, el primero basado en la descripción de Stahlecker para PCQ y CQ (ver Perfil III, Marshall y Patterson 1981); y un segundo perfil para estas mismas unidades del Grupo Santa María aflorantes en SF, unificando información propia y bibliográfica de SFN y SFS (Bonini et al., 2017; Georgieff et al., 2017). En el caso del perfil PCQ-CQ se tomaron como horizontes cronológicos base las tobas datadas por de Butler et al. (1984) mediante el método $^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$, con una edad de $5,30 \pm 0,2$ Ma. Adicionalmente, se utilizaron las dataciones obtenidas por Latorre et al. (1997) mediante $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$, quienes reportaron edades de $3,66 \pm 0,05$ Ma; $5,64 \pm 0,16$ Ma y $7,14 \pm 0,05$. De manera adicional, con el fin de determinar con mayor precisión las edades intermedias entre estas tobas base, se incorporaron otras edades estimadas mediante la tasa de sedimentación por Esteban et al.

(2014) que corresponden a 4,4 Ma; 4,9 Ma; 6,3 Ma y 6,9 Ma. Con respecto a la zona de San Fernando, se tomó como referencia la datación obtenida por magnetoestratigrafía por Spagnuolo et al. (2023) de 5,24 Ma; y por otro lado las dataciones absolutas realizadas con el método $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ por Bonini et al. (2017), que resultaron en $4,72 \pm 0,08$ Ma, $4,79 \pm 0,15$ Ma y $5,59 \pm 0,04$ Ma. Las dataciones de Latorre et al. (1997) en $3,66 \pm 0,05$ Ma y $7,14 \pm 0,05$; también fueron incluidas en este perfil haciendo un seguimiento cartográfico desde los niveles de PCQ hasta el área de SF. Finalmente cabe resaltar que se ha tomado la toba datada mediante $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ por Sasso (1997) en $9,14 \pm 0,09$ Ma para el miembro El Aspero de la Fm. Chiquimil de Villavil, para ambos afloramientos de CVQ de acuerdo con Muruaga et al. (2005). Todos los depósitos tobáceos mencionados fueron identificados en campo y cartografiados en los mapas para su posterior análisis.

De la misma forma se realizó un tercer perfil estratigráfico para la zona del VSM, también basado en la descripción original de Stahlecker para la zona comprendida entre las localidades de San José y Entre Ríos (ex Chiquimil o Shiquimil) y atravesando los niveles fosilíferos de Loma Rica (ver Perfil I y II, Marshall y Patterson 1981). Para este caso se tomaron las tobas base analizadas por Marshall et al. (1979) mediante $^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$, con una edad de $6,02 \pm 0,04$ Ma; Strecker et al. (1989) mediante fission-track en circones, obteniendo edades de $2,97 \pm 0,6$ Ma; $3,4 \pm 0,6$ Ma y $4,85 \pm 0,70$ Ma; Georgieff et al. (2014) mediante $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ con el resultado de 6,88 Ma; y por último la analizada con el mismo método anterior por Spagnuolo et al. (2015) con una edad de $9,01 \pm 0,12$ Ma.

La adquisición de estos datos geoespaciales se realizó mediante el registro de la trayectoria de las tobas volcánicas utilizando un sistema de posicionamiento global con corrección diferencial satelital (GPS), garantizando una elevada precisión en el monitoreo de la trayectoria de estos depósitos de ceniza. La información cartográfica resultante se integró con los datos de procedencia geográfica de cada espécimen fósil, generando una base de datos georreferenciada que se incorporó a la plataforma Google Earth. Esta integración permitió el análisis espacial y la inferencia de la cronología relativa de los especímenes al asociarlos con unidades datadas, contribuyendo a precisar sus rangos temporales y a la reconstrucción estratigráfica y cronológica general. Los ejemplares de la colección histórica de Riggs, Marshall y Patterson depositados en el Field Museum de Chicago cuentan con información estratigráfica detallada (Marshall y Patterson, 1981). Esto permitió correlacionar dicha información con las unidades estratigráficas actualmente empleadas en el área, en este caso se han incluido ambas designaciones. Los ejemplares pertenecientes a colecciones históricas de materiales colectados por Ameghino, Rovereto, Castellanos y Cabrera también se han tratado de analizar de la misma forma; sin

embargo, en los casos que se acompañan con información imprecisa se consignó la información original.

2.2. Sistemática

Si bien existe en la literatura reciente un arreglo sistemático basado en evidencia molecular que sugiere que los gliptodontes deberían ser reconocidos como una subfamilia, denominada Glyptodontinae, dentro de la familia de los “armadillos” Chlamyphoridae (ver Delsuc et al., 2016; Mitchell et al., 2016), los análisis y consideraciones taxonómicas, filogenéticas y sistemáticas en la presente tesis han sido basados exclusivamente en aspectos morfológicos, y por tanto se ha decidido emplear la clasificación sistemática tradicional, considerando a Glyptodontidae Gray, 1869, Pampatheriidae Paula Couto, 1954, Peltephilidae Ameghino, 1894 y Dasypodidae Gray, 1869 como familias de rango taxonómico equivalente, dentro del Orden Cingulata Illiger, 1811 y a su vez el Superorden Xenarthra Cope, 1889. El reconocimiento de Glyptodontidae se sustenta a su vez en el amplio uso en la literatura (e.g. Lydekker, 1895; Hoffstetter, 1958; Castellanos, 1959; Scillato-Yané, 1982 y 1986; McKenna y Bell, 1997; entre otros) a la vez que en la notable divergencia morfológica existente entre los gliptodontes y la restante diversidad de Cingulata (Machado et al., 2021)

Según Zurita et al. (2013), Barasoain et al. (2022a) y Núñez-Blasco et al. (2024a) se reconocen dentro de Glyptodontidae dos subfamilias: Glyptodontinae (Gray 1869) y Hoplophorinae (Huxley, 1864). En esta tesis se va a implementar la propuesta sistemática obtenida como resultado de la investigación de esta tesis, de acuerdo con el esquema presentado en Núñez-Blasco et al. (2024a) para Hoplophorinae y de Cuadrelli (2020) para Glyptodontinae.

Clase Mammalia

Superorden Xenarthra Cope, 1889

Orden Cingulata Illiger, 1811

Superfamilia Glyptodontoidea Burmeister, 1879

Familia Glyptodontidae Gray, 1869

Subfamilia Glyptodontinae Gray, 1869

➤ *Glyptodontidium* Cabrera, 1944.

Tribu Boreostemmini Cuadrelli, 2020

Tribu Glyptodontini Gray, 1869

Subtribu Glyptodontina Cuadrelli, 2020

Subtribu Glyptotheriina Cuadrelli, 2020

Subfamilia Hoplophorinae Huxley, 1864

➤ *Eosclerocalyptus* Ameghino, 1919

Tribu Propalaehoplophorini Ameghino, 1891c

Tribu Plohophorini Castellanos, 1932

➤ *Stromaphorus* Castellanos, 1925

Tribu Doedicurini Ameghino, 1889

➤ *Eleutherocercus* Koken, 1888

Tribu Hoplophorini Huxley, 1864

Tribu Neosclerocalyptini Paula Couto, 1957

Esta hipótesis sistemática es el resultado del estudio anatómico, ontogenético, taxonómico, tafonómico y filogenético de los taxones de la CV-Q.

Por último, es importante señalar que respecto a la nomenclatura de los taxones, en esta tesis se van a seguir estrictamente las pautas señaladas por la ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature), mediante la aplicación de los artículos presentes en el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (4º edición), 1999. En este sentido, los principales artículos aplicados han sido los siguientes: **Artículo 4.** Nombres de los taxones de categorías superiores al de especie. **Artículo 5.** Principio de la Nomenclatura Binomial. **Artículo 5.2.** Nombres de subespecies. **Artículo 8.4.** Obras producidas antes de 1986. **Artículo 8.5.** Obras producidas después de 1985 y antes de 2000. **Artículo 11.** Requisitos (sobre la disponibilidad de un nombre). **Artículo 12.** Nombres publicados antes de 1931. **Artículo 16.** Nombres publicados después de 1999. **Artículo 19.** Situación de las enmiendas, las grafías incorrectas y los cambios obligatorios. **Artículo 21.** Determinación de la fecha (capítulo 5, fecha de la publicación). **Artículo 22.** Cita de la fecha. **Artículo 23.** Principio de prioridad (23.3. Aplicación a la sinonimia y 23.9.2. sobre la sinonimia subjetiva). **Artículo 24.2.2.** Determinación de la precedencia de nombres o actos por el Primer Revisor. **Artículo 28.** Letras iniciales. **Artículo 31.1.** Nombres de nivel especie a partir de nombres de personas. **Artículo 31.2.** Concordancia con el género gramatical. **Artículo 32.5.** Grafías que deben corregirse (grafías originales incorrectas). **Artículo 33.2.** Enmiendas. **Artículo 34.** Cambios obligatorios de grafías a consecuencia de cambios de categoría o combinación. **Artículo 35.** El nivel Familia. **Artículo 47.** Taxones nominotípicos. Cambios obligatorios de grafía a consecuencia de cambios de categoría o combinación. **Artículo 50.3.** Autoría inalterada por cambios de categoría o combinación. **Artículo 50.4.** Autoría de las enmiendas justificadas. **Artículo 50.5.** Autoría de las enmiendas injustificadas. **Artículo 51.3.**

Uso de paréntesis con los nombres de los autores (y con las fechas) en las combinaciones cambiadas. **Artículo 61.** Principio de tipificación. **Artículo 67.1.1.** Un género nominal y su subgénero nominotípico [Art. 44.1] tienen la misma especie tipo [Art. 61.2]. **Artículo 67.1.2.** El nombre de una especie tipo permanece inalterable incluso si es un homónimo o sinónimo más moderno, o un nombre suprimido (véase el Artículo 81.2.1). **Artículo 68.3.** Especie tipo por monotipia. **Artículo 69.** Especie tipo no fijada en la publicación original. **Artículo 73.** Tipos portanombre fijados en la publicación original (holotipos y sintipos). **Artículo 74.** Tipos portanombres fijados posteriormente a partir de la serie tipo (lectotipos a partir de sintipos). **Artículo 76.** Localidad tipo.

Fichas bibliográficas

En el Capítulo 3 dedicado a la sistemática, encontramos al final de la descripción de cada especie una ficha bibliográfica de la misma. En estas fichas bibliográficas se pretende explicar de manera esquemática la historia nomenclatural de los taxones analizados, la información principal que se aporta es: nuevos nombres de especie (n. sp.), nuevos nombres de género (n. gen.), nuevas combinaciones (n. comb.), nuevas sinonimias (n. sinon.), errores de grafía, enmiendas justificadas y no justificadas. En todos los casos se indica el autor que realizó el acto, la fecha de realización, el número de página donde se localiza la acción y las láminas que ilustran los ejemplares. Es importante explicar que en el caso de que el autor mencionado sea el autor original que describió la especie, aparece su nombre a continuación del nombre binomial del taxón; sin embargo, si el autor de la acción que se está documentando no es el autor del nombre original de la especie, porque en esa obra citada se está realizando otro acto diferente, mediarán 2 puntos (:) entre el nombre de la especie citada y el nombre del autor.

2.3. Acrónimos

ACP, Análisis de componentes principales; **IC**, índice de consistencia; **ICZN**, International Commission on Zoological Nomenclature; **ca**, circa; **CP**, componente principal; **CQ**, Corral Quemado; **CVQ**, Cuenca Villavil-Quillay; **Fm**, Formación; **FOCP**, Faldeo occidental de Cerro Pampa; **L**, longitud del árbol filogenético; **Ld**, landmark; **Ma**, Millones de años; **MPT**, most parsimonious tree; **IR**, índice de retención; **SALMAS**, South American Land Mammal Ages; **PCQ**, Puerta de Corral Quemado; **SFN**, San Fernando Norte; **SFS**, San Fernando Sur; **VSM**, Valle de Santa María.

Abreviaciones anatómicas generales

Mf, molariforme serie superior; **mf**, molariforme serie inferior; **pa**, proceso angular; **sm**, sínfisis mandibular.

Siglas para cada especie

Eleutherocercus solidus (Rovereto, 1914)

Tubo caudal: La nomenclatura empleada para denominar las figuras ornamentales de los tubos caudales de *Eleutherocercus* siguen las propuesta de Castellanos 1940 (tomo II) y Núñez-Blasco et al., 2024c. **P**, figura posterior; **T**, figuras terminales (apicales) del tubo caudal; **A**, figura apical central; **B**, figura apical lateral; **P**, figura posterior; **D**, figura dorsal; **V**, figura ventral; **I**, 1° figura lateral.

Eosclerocalyptus proximus (Moreno y Mercerat, 1891)

Escudete cefálico: **A**, Osteodermo A; **Bi**, Osteodermo B izquierdo; **Bd**, Osteodermo B derecho; **Ci**, Osteodermo C izquierda; **Cc**, Osteodermo C central; **Cd**, Osteodermo C derecha; **Di**, Osteodermo D izquierda; **Dc**, Osteodermo D central; **Dd**, Osteodermo D derecha; **Ei**, Osteodermo E izquierda; **Ed**, Osteodermo E derecha.

Tubo caudal: La nomenclatura empleada para las figuras del tubo caudal de ésta especie ha sido adaptada de la propuesta de Núñez-Blasco et al., 2024a. **P**, figura posterior; **T**, figuras terminales (apicales) del tubo caudal; **I**, 1° figura lateral; **II**, 2° figura lateral; **III**, 3° figura lateral; **IV**, 4° figura lateral; **D**, derecha; **I**, izquierda.

Stromaphorus ameghini (Ameghino, 1889)

Escudete cefálico: **A**, Osteodermo A; **Bi**, Osteodermo B izquierda; **Bd**, Osteodermo B derecha; **Ci**, Osteodermo C izquierda; **Cc**, Osteodermo C central; **Cd**, Osteodermo C derecha; **Di**, Osteodermo D izquierda; **Dc**, Osteodermo D central; **Dd**, Osteodermo D derecha.

Tubo caudal: La nomenclatura empleada para las figuras del tubo caudal de ésta especie sigue las propuestas de Toriño y Perea, 2018 y Núñez-Blasco et al., 2024a. **P**, figura posterior; **T**, Figuras terminales (apicales) del tubo caudal; **I**, 1° figura lateral; **II**, 2° figura lateral; **III**, 3° figura lateral; **IV**, 4° figura lateral; **D**, derecha; **I**, izquierda.

2.4. Abreviaturas institucionales

Argentina

AGM, Archivo Gráfico y Museo Histórico de San Francisco y la Región, San Francisco, Córdoba; **CC-MUFCA**, Colección “Dr. Alfredo Castellanos”, Museo Universitario “Florencio y Carlos Ameghino”, Facultad de Ciencias Exactas, Ingeniería y Agrimensura, Universidad Nacional de Rosario (ex Instituto de Fisiografía y Geología “Alfredo Castellanos”), Rosario; **CCPCQ**, Centro Cultural de Puerta de Corral Quemado, Puerta de Corral Quemado, Catamarca, Argentina;

CRILAR-Pv, Centro Regional de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica de la Rioja, Anillaco, La Rioja; **FACENA**, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y de Agrimensura, Corrientes Capital; **GCF**, Museo Paleontológico de San Pedro, San Pedro, Argentina; **LIEB-PV**, Laboratorio de Investigaciones en Evolución y Biodiversidad- Coleccion Paleontología de Vertebrados, Universidad Nacional de la Patagonia “San Juan Bosco”, Esquel, Chubut; **MACN**, Sección Paleontología Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires; **MBM-PV**, Museo Provincial de Ciencias Naturales “Bartolomé Mitre”, Córdoba; **MCA**, Museo Municipal de Ciencias Naturales “Carlos Ameghino”, Mercedes, Buenos Aires; **MCH-P**, Sección Paleontología, Museo Arqueológico Condor Huasi, Belén, Catamarca; **MCNFA**, Museo de Ciencias Naturales “Florentino Ameghino”, Las Flores, Buenos Aires; **MCNL**, Museo de Ciencias Naturales Gesué Nosedá, Lobería, Argentina; **MPEF Pv**, Museo Paleontológico “Egidio Feruglio”, Coleccion Paleontología de Vertebrados, Trelew; **MLP-PV**, División Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires, Argentina; **MMCNP**, Museo de Ciencias Naturales de Santa Clara del Mar “Pachamama”, Buenos Aires, Argentina; **MMH-QEQ**, Museo de Ciencias Naturales “Vicente Di Martino”, Monte Hermoso, Argentina; **MMP**, Museo de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglia, Mar del Plata, Argentina; **MPAT**, Museo Paleontológico Rincón de Atacama Termas de Rio Hondo, Santiago del Estero, Argentina; **PVL**, Paleontología Vertebrados Lillo, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto “Miguel Lillo”. Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán; **PVSJ**, Instituto y Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de San Juan, San Juan, Argentina. **PZ-CTES**, Paleozoología Corrientes, Colección paleontológica de la Universidad Nacional del Nordeste Dr. Rafael Herbst, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Corrientes, Argentina; **Xen**, Colección Cementos Avellaneda, Olavarría, Buenos Aires, Argentina.

Bolivia

MHNC, Museo de Historia Natural de Cochabamba, “Alcide d’Orbigny”. **MNHN-BOL-V**, Museo Nacional de Historia Natural, Bolivia, Colección de Vertebrados, La Paz.

Brasil

MHN, Museu de História Natural e Jardim Botânico, Belo Horizonte/MG. **UFMG**, Museo de la Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.

Chile

SGO PV, Colección de paleontología de vertebrados, Museo Nacional de Historia Natural, Santiago.

Colombia

CAL, Colección Paleontológica, Centro de Museos, Universidad de Caldas, Manizales, Caldas.

Uruguay

FC-DPV, Departamento de Paleontología, Vertebrados [también denominado por otros autores como CVF, Colección de Vertebrados Fósiles], Facultad de Ciencias, Universidad de la República de Montevideo; **MNHN**, Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo; **MMC**, Museo Municipal “Dr. Bautista Rebuffo” (ex MDC, Museo Departamental “Dr. Bautista Rebuffo”), Colonia del Sacramento; **MPAB**, Museo Paleontológico “Alejandro Berro”, Mercedes.

Peru

MUESP, Museo Municipal de Espinar, colección paleontología, Espinar.

México

IGM, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria.

Estados Unidos

AMNH, American Museum of Natural History, Nueva York city, Estado de Nueva York; **FMNH-P**, Field Museum of Natural History, Paleontological collection, Chicago, Estado de Illinois; **MSM**, Arizona Museum of Natural History (formerly Mesa Southwest Museum), Arizona; **UCMP**, University of California, Museum of Paleontology, Berkeley, California; **UMMP**, University of Michigan Museum of Paleontology, Ann Arbor, Estado de Michigan.

Inglaterra

BM (NH), British Museum (Natural History), Londres, Reino Unido.

Suiza

MHNG, Musée d’Histoire Naturelle, Genève, Switzerland.

Alemania

PMHU-M.B.Ma., Paläontologisches Museum, Humboldt Universität, Berlin, Alemania.

2.5. Medidas e índices empleados

Todas las medidas mencionadas en el texto se enumeran en el Capítulo 10 y están expresadas en milímetros (mm); se tomaron a través de un calibre Vernier manual, con un rango de error de 0,5 mm y en algunos casos utilizando el software ImageJ (1.53e) (Rasband W y colaboradores-NIH, EE. UU.); estos casos se encuentran señalados en las tablas de medidas mediante el símbolo “(*)”; en el caso de la ausencia total de una estructura se indica con el símbolo “(-)”; el símbolo “(rc)” indica que está reconstruido, por tanto es una medida tentativa y “(rt)” indica que esa estructura está rota, por tanto no representa la medida total real. Las medidas anatómicas realizadas y la nomenclatura que las identifica siguen las propuestas de Zurita (2007a), Zamorano (2012) y Cuadrelli (2020). Para las descripciones y comparaciones de la coraza dorsal, los osteodermos y el tubo caudal, seguimos la propuesta de Castellanos (1940), Cabrera (1944), Zamorano et al. (2011), Porpino et al. (2014) y Toriño (2015). La numeración asignada a las figuras ornamentales de los tubos caudales sigue la propuesta de Castellanos (1940), Toriño (2015) y Toriño y Perea (2018), con el objetivo de asegurar una estabilidad nomenclatural en ésta estructura.

Cráneo

AC-Mf1, altura del cráneo a la altura del Mf1; **AC-Mf4-5**, altura del cráneo a la altura del Mf4-5; **AC-Mf8**, altura del cráneo a la altura del Mf8; **AFM**, alto del foramen *magnum*; **DTB**, diámetro transversal máximo del bicigomático; **DTEPO**, diámetro transversal del estrechamiento post orbitario; **DTFIO**, diámetro transversal entre los márgenes internos de los forámenes infraorbitarios; **DTFM**, diámetro transversal del foramen *magnum*; **DTIM**, diámetro transversal interorbirario mínimo; **DTMN**, diámetro transversal máximo de los nasales; **DTNI**, diámetro transversal de la apertura nasal interna, a nivel del margen ventral; **DTO**, diámetro transversal del occipital; **DTP-Mf1**, diámetro transversal del paladar a la altura del Mf1; **DTP-Mf4-5**, diámetro transversal del paladar a la altura del Mf4-5; **DTP-Mf8**, diámetro transversal del paladar a la altura del Mf8; **DVN**, diámetro vertical de los nasales; **LM**, longitud máxima; **LP**, longitud máxima del paladar; **LSD**, longitud máxima de la serie dentaria. Ver figuras 2, 3, 4, 5 y 6.

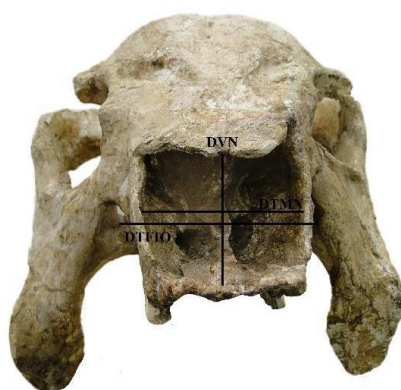


Figura 2. Cráneo. *Eleutherocercus solidus* [FMNH-P 14437]; vista frontal.

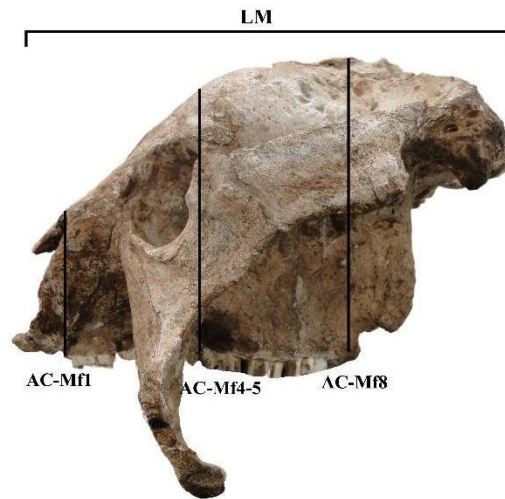


Figura 3. Cráneo. *Eleutherocercus solidus* [FMNH-P 14437]; vista lateral.

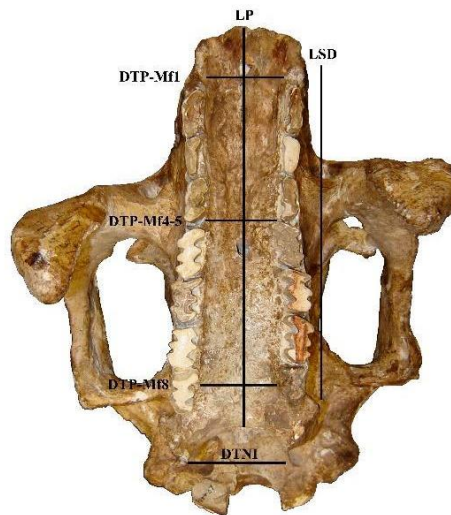


Figura 4. Cráneo. *Eleutherocercus solidus* [FMNH-P 14437]; vista oclusal.

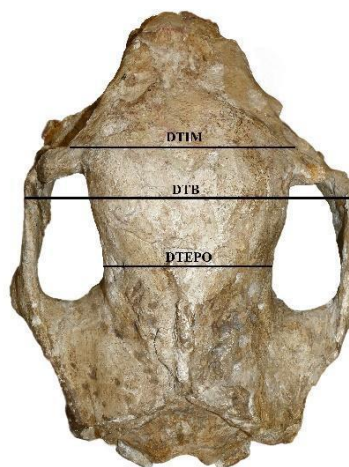


Figura 5. Cráneo. *Eleutherocercus solidus* [FMNH-P 14437]; vista dorsal.

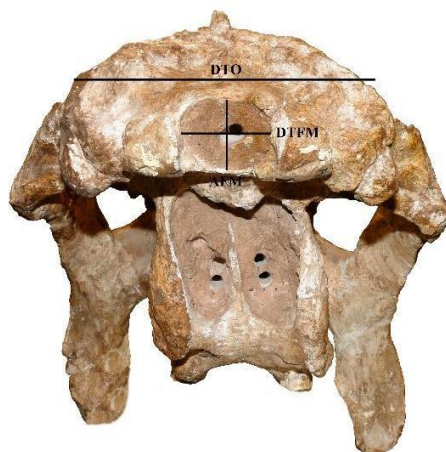


Figura 6. Cráneo. *Eleutherocercus solidus* [FMNH-P 14437]; vista occipital.

Mandíbula

ARA, altura de la rama ascendente a la altura del proceso coronoideo; **ARAb**, altura de la rama ascendente a la altura del proceso condilar; **ARH_(mf1, mf4-5, mf8)**, altura de la rama horizontal a nivel del borde alveolar de los molariformes indicados; **LAP**, longitud próximo-distal del área pre-dentada, medida desde el borde anterior de la sínfisis mandibular hasta el borde anterior del mf1; **LM**, longitud máxima, medido desde el borde anterior de la sínfisis mandibular hasta la región posterior de la rama horizontal; **LSDI**, longitud de la serie dentaria interna (medido desde el borde anterior del mf1 hasta el borde posterior del mf8); **LSM**, longitud de la sínfisis mandibular (medido desde el borde anterior de la sínfisis mandibular, hasta la región inferior de la sínfisis); **LRA**, longitud proximodistal de la rama ascendente, a nivel de la superficie oclusal de la serie dentaria. Ver figura 7.

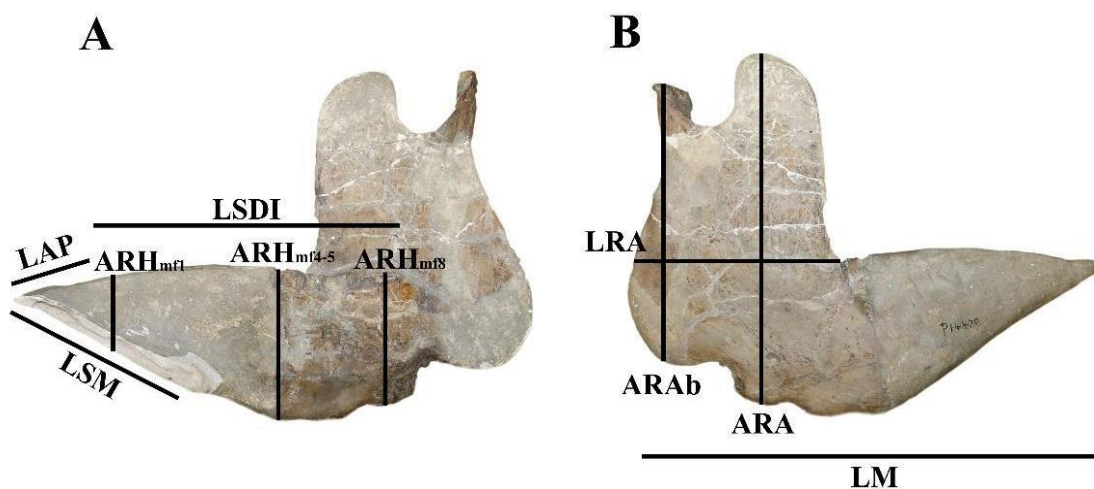


Figura 7. Hemimandíbula derecha. *Stromaphorus ameghini* [FMNH-P 14470]; A) vista lateral lingual; B) vista lateral bucal.

Escudete cefálico

Las siguientes abreviaturas describen las medidas realizadas en los escudetes cefálicos de *Stromaphorus ameghini* y *Eosclerocalyptus proximus*. La nomenclatura de los osteodermos se propone por primera vez en esta tesis y podría ser aplicable también a las siguientes especies debido a la similitud estructural de los escudetes cefálicos: *Eosclerocalyptus tapinocephalus*, *Eucinepeltus petesatus*, *Paraeucinepeltus raposeirasi*, *Pseudoplohophorus absolutus*, *Ps. benvenuti*, *Ps. rebuffoi*.

LM, longitud máxima del escudete cefálico (medida sobre el plano sagital); **DTMA**, diámetro transversal máximo anterior (medido en el plano entre D y E); **DTMP**, diámetro transversal máximo posterior (medido en el plano entre B y C); **DTEIO**, diámetro transversal mínimo del estrechamiento interorbitario; **Osteodermo A**, osteodermo de mayor tamaño situado en la región parieto occipital del escudete; **Osteodermo Bi**, osteodermo lateral izquierdo respecto a A; **Osteodermo Bd**, osteodermo lateral derecho respecto a A; **Osteodermo Ci**, osteodermo izquierdo previo a A; **Osteodermo Cc**, osteodermo central previo a A; **Osteodermo Cd**, osteodermo derecho previo a A; **Osteodermo Di**, osteodermo izquierdo previo a C; **Osteodermo Dc**, osteodermo central previo a C; **Osteodermo Dd**, osteodermo derecho previo a C; **Osteodermo Ei**, osteodermo izquierdo previo a D; **Osteodermo Ed**, osteodermo derecho previo a D. Ver figura 8 y Láminas XVIII; XXXV.

Cabe destacar que la nomenclatura empleada en la denominación de los osteodermos del escudete cefálico de *Eleutherocercus solidus* no se corresponde con la empleada para las especies *Stromaphorus ameghini* y *Eosclerocalyptus proximus*, debido a la imposibilidad de determinar con exactitud la homología entre los osteodermos de estas especies, puesto que los restos descritos y medidos del escudete de *E. solidus* son osteodermos aislados, la numeración designada en cada osteodermo del *E. solidus* corresponde a una asignación al azar y no se estableció en base a ningún otro criterio específico.

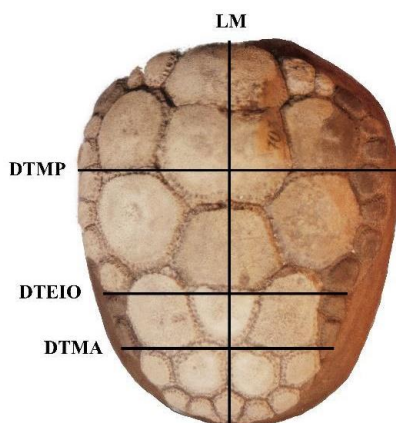


Figura 8. Escudete cefálico. *Eosclerocalyptus proximus* [CC-MUFCA 703]; vista dorsal.

Coraza

AMC, altura máxima de la coraza; **AP**, área preservada; **CSM**, contorno sagital máximo (medido desde el borde superior de la escotadura cefálica hasta el borde superior de la escotadura caudal); **DA**, diámetro transversal a nivel anterior; **DM**, diámetro transversal a nivel medio; **DP**, diámetro transversal a nivel posterior; **LsC**, longitud de la coraza sin curva (medido desde el borde superior de la escotadura caudal hasta el borde inferior de la escotadura cefálica). Ver figura 9.

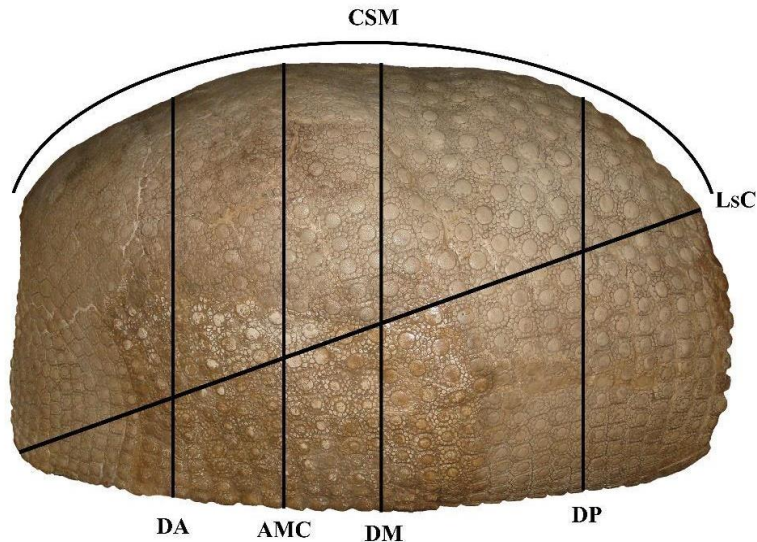


Figura 9. Coraza. *Stromaphorus ameghini* [FMNH-P 14439]; vista lateral izquierda.

Húmero

DTED, ancho máximo de la epífisis distal, medido entre el margen lateral del epicóndilo lateral y el margen medial del epicóndilo medial; **DTEP**, ancho máximo de la epífisis proximal, medida entre el borde posterior de la “V” deltoidea y el tubérculo menor; **DTmD**, Diámetro transversal mínimo de la diáfisis, medido por encima de la base de la epífisis distal; **LM**, longitud máxima del húmero desde el borde antero-proximal de la “V” deltoidea hasta el margen mediodistal de la tróclea; **LFA**, diámetro máximo de la superficie articular de la epífisis distal, en vista anterior. **LPA**, longitud proximodistal del epicóndilo medial, en vista anterior. Ver figura 10.

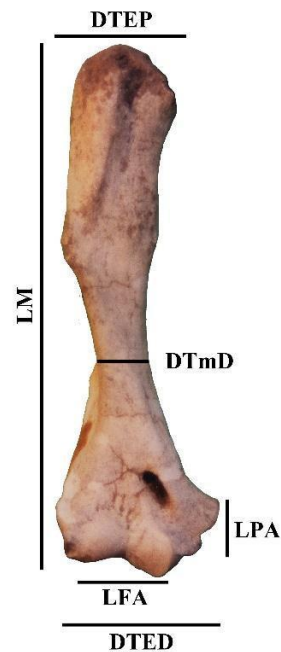


Figura 10. Húmero derecho. *Eosclerocalyptus proximus* [CC676]; vista anterior.

Fémur

DTED, diámetro transverso de la epífisis distal (medido desde el margen lateral externo del epicóndilo lateral al margen externo del cóndilo medial); **DTEP**, diámetro transverso de la epífisis proximal (medido entre el borde medial del trocánter menor y el borde lateral del trocánter mayor); **DTDTT**, diámetro transverso de la diáfisis a nivel del tercer trocánter; **DTmD**, diámetro transverso mínimo de la diáfisis (medido por encima del tercer trocánter); **LM**, longitud máxima; desde el borde superior del trocánter mayor hasta el borde latero-distal del cóndilo lateral. Ver figura 11.

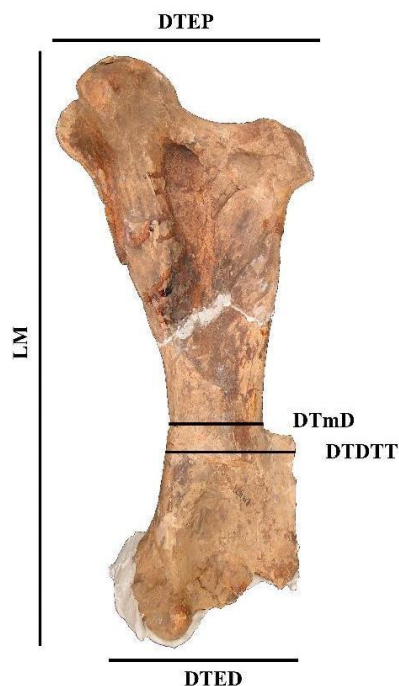
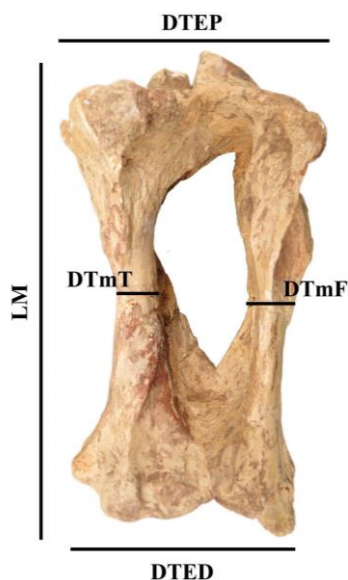


Figura 11. Fémur derecho. *Eleutherocercus solidus* [FMNH-P 14437]; vista anterior.



Tibio-fíbula

DTED, diámetro transverso de la epífisis distal; **DTEP**, diámetro transverso de la epífisis proximal; **DTmF**, diámetro transverso mínimo de la fíbula; **DTmT**, diámetro transverso mínimo de la tibia; **LM**, longitud máxima de la tibia-fíbula medido desde el margen posterior de la faceta articular proximal al margen distal. Ver figura 12.

Figura 12. Tibio fíbula derecha. *Eleutherocercus solidus* [FMNH-P 14437]; vista posterior.

Tubo caudal

DDV, diámetro dorso ventral del tubo (en vista lateral) a nivel **a)** distal (medido en el límite proximal de las figuras T); **b)** medio (medido en el punto medio de la LM); **c)** proximal (medido en el límite con el primer anillo caudal); **DT**, diámetro transverso del tubo (en vista dorsal) a nivel **a)** distal (medido en el límite proximal de las figuras T); **b)** medio (medido en el punto medio de la LM); **c)** proximal (medido en el límite con el primer anillo caudal); **FCRM**, figuras centrales de la región media; **FPRM**, figuras periféricas de la región media; **FCRP**, figura central región proximal; **FPRP**, figuras periféricas de la región proximal; **LM**, longitud máxima (sin considerar anillos caudales); **P**, figura P, medida en vista dorsal; **1D**, primera figura dorsal derecha; **1I**, primera figura dorsal izquierda. Ver figura 13.

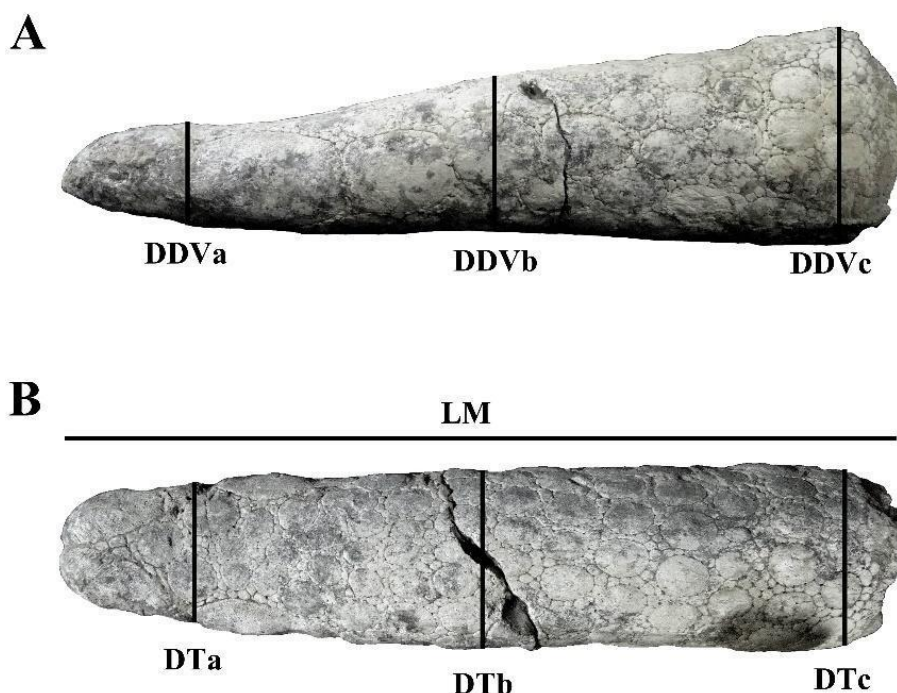


Figura 13. Tubo caudal. *Stromaphorus ameghini* [MLP-PV 29-X-10-1]; A) vista lateral; B) vista dorsal.

2.6. Especies y materiales empleados en las comparaciones anatómicas

Se realizó un estudio comparativo para obtener una caracterización morfológica de los especímenes, incluyendo elementos craneales y postcraneales. En este sentido durante la redacción de las descripciones anatómicas en el Capítulo 3 (Sistemática), se han mencionado autor y fecha a continuación de los nombres de cada especie y género taxonómico una única vez (la primera vez que son mencionados) por cada apartado de la especie objeto de descripción, con el objetivo de definir inequívocamente los taxones comparativos; cuando la combinación

binomial no es la original, el nombre del autor y fecha han sido incluidos entre paréntesis (ICNZ. Artículo 51.3).

Para la comparación directa se utilizaron especímenes referidos a los siguientes géneros: *Andinoglyptodon* Salas-Gismondi, Ochoa, Gamarra, Pujos, Foster y Tejada, 2023; *Boreostemma* Carlini, Zurita, Scillato-Yané, Sánchez y Aguilera, 2008a; *Castellanosia* Kraglievich 1932; *Cochlops* Ameghino, 1889; *Cranithlastus* Arias, Alonso y Malanca, 1978; *Doedicurus* Burmeister, 1874; *Eleutherocercus* Koken, 1888; *Eosclerocalyptus* Ameghino, 1919; *Eucinepeltus* Ameghino, 1891; *Glyptodon* Owen, 1839; *Glyptotherium* Osborn, 1903; *Hoplophorus* Lund, 1839; *Kelenkura* Barasoain, Zurita, Croft, Montalvo, Contreras, Miño-Boilini y Tomassini, 2022a; *Neosclerocalyptus* Paula Couto, 1957; *Nopachtus* Ameghino, 1888; *Palaeodaedicurus* Castellanos 1927; *Panochthus* Burmeister, 1866; *Paraeucinepeltus* González-Ruiz, Zurita, Scillato-Yané, Zamorano y Tejedor, 2011; *Parapropalaeohoplophorus* Croft, Flynn y Wyss, 2007; *Plaxhaplous* Ameghino, 1884; *Plohophorus* Ameghino, 1887; *Prodaedicurus* Castellanos, 1927; *Propanochthus* Castellanos, 1925; *Propalaeohoplophorus* Ameghino, 1887; *Pseudoplohophorus* Castellanos, 1926; *Stromaphoropsis* Kraglievich, 1932; *Stromaphorus* Castellanos, 1925; *Urotherium* Castellanos, 1929.

Durante los análisis anatómicos se emplearon los siguientes materiales (entre paréntesis se indican los elementos anatómicos revisados para cada individuo citado):

Andinoglyptodon mollohuancai Salas-Gismondi, Ochoa, Gamarra, Pujos, Foster y Tejada, 2023: MUESP 4 [HOLOTIPO] (cráneo, coraza). *Boreostemma acostae* (Villarroel, 1983): CAL-896 (escudo cefálico, coraza). *Castellanosia establei* Kraglievich 1932: MPAB 2148 [HOLOTIPO] (tubo caudal). *C. excavata* Castellanos 1940: MPAB 3463 [HOLOTIPO] (tubo caudal). *Castellanosia* sp.: MNHN 2206 (tubo caudal). *Cochlops debilis* Ameghino, 1891: YPM PU 15592 (escudete cefálico). *Co. muricatus* Ameghino, 1889: YMP PU 15331 (coraza); MACN A 2121 (coraza, anillos caudales). *Cranithlastus xibiensis* Arias, Alonso y Malanca, 1978: CNS-PV 10.014/1 (cráneo); CNS-PV 10.014/2 (mandíbula); CNS-PV 10.014/3 (coraza) y CNS-PV 10.014/4 (tubo caudal) [todos ellos HOLOTIPO]. *Doedicurus clavicaudatus* (Owen, 1847): MMP 4251 (cráneo); MLP-PV 16-24 (cráneo); MACN-Pv 2762 (cráneo, escudete cefálico, mandíbula); BM (NH) 19955 [HOLOTIPO] (tubo caudal); FMNH-P 14309 (tubo caudal); MCNL -? (tubo caudal); MMH-QEQ 09-05-01 (tubo caudal); MMCNP/nn (tubo caudal); MLP-DP 16-23 (coraza y tubo caudal). *Eleutherocercus setifer* Koken 1888: PMHU-M.B.Ma 38 [HOLOTIPO] (tubo caudal). *E. antiquus* (Ameghino, 1887): MACN-Pv 2894 (cráneo); MLP-PV 16-67 [HOLOTIPO] (coraza); MLP-PV 16-25 [HOLOTIPO de *Doedicurus copei* Moreno, 1888] (coraza y tubo caudal). *Eosclerocalyptus tapinocephalus* (Cabrera, 1939): MLP-PV 37-III-7-7 [HOLOTIPO] (cráneo, escudete cefálico, fémur). *Eucinepeltus petesatus* Ameghino, 1891: MACN A 4758 (cráneo, escudete cefálico), MPEF Pv-1383 (escudete cefálico, coraza, anillos

caudales). *Glyptodon munizi* Ameghino, 1881: GCF 10 (cráneo, mandíbula, húmero, fémur, tibio-fíbula); GCF 97 (húmero); MMP 3985 (coraza). *G. reticulatus* Owen, 1845: MCA 2015 (cráneo, mandíbula, coraza); MCA 2017 (húmero, fémur, tibio-fíbula); MMP 3983 (fémur); MNPA V/005992 (húmero); MNPA V/006197 (húmero); MNPA V/006196 (tibio-fíbula). *G. jatunkhirkhi* Cuadrelli, Zurita, Toriño, Miño-Boilini, Perea, Luna, Gillette y Medina, 2020: CP-GMY 01 [HOLOTIPO] (coraza); UMSS 03101001212 (cráneo). *Glyptotherium texanum* Osborn, 1903: AMNH 10704 [HOLOTIPO] (coraza); AMNH 21808 (coraza); MSM P 4818 (mandíbula) y UMMP 34826 (cráneo). *Gl. cylindricum* (Brown, 1912): AMNH 15548 [HOLOTIPO] (coraza) y IGM 9563 (mandíbula). *Hoplophorus euphractus* Lund, 1839: UFMG 1235 (húmero); MHN 1003 (coraza); MHN 1005 (tubo caudal). *Kelenkura castroi* Barasoain, Zurita, Croft, Montalvo, Contreras, Miño-Boilini y Tomassini, 2022a: PV-UNS 260 [HOLOTIPO] (cráneo, fémur, coraza, anillos caudales, tubo caudal); PVSJ-366 (cráneo); MMH-CH-88-3-135 (tubo caudal); MMH-CH-88-6-57 (tubo caudal); MMH-CH-88-6-58 (coraza). *Neosclerocalyptus ornatus* (Owen, 1845): MLP-PV 16-28 (cráneo, mandíbula, coraza, húmero, tibio-fíbula y fémur), MMP 4300 (coraza, tubo caudal). *N. pseudornatus* (Ameghino, 1889): MACN-Pv 8579 (cráneo); MACN 8873 (escudete cefálico); MACN 2936 (fémur); MACN 2332(fémur); MACN 8676 (fémur); MACN 2076 (fémur); MACN 17689 (fémur); MACN-Pv 13084 (tubo caudal); MACN 2272 (tibio-fíbula); MACN 2273 (tibio-fíbula); MACN 7075 (tubo caudal). *N. paskoensis* (Zurita, 2002): PZ-CTES 5879 [HOLOTIPO] (tubo caudal, húmero, fémur); MACN-Pv 18107 (cráneo, mandíbula, húmero, fémur, anillos caudales); MBM-PV 112 (coraza); AGM 002 (escudete cefálico); AGM 007 (húmero); PVL 4500 (anillos caudales). *N. gouldi* Zurita, 2008: MCA 2010 [HOLOTIPO] (cráneo, mandíbula, escudete cefálico). *Nopachtus coagmentatus* Ameghino, 1888: MLP-PV 16-122 [HOLOTIPO] (coraza, tubo caudal). *No. cabrerai* Zamorano, Scillato-Yané, González-Ruiz y Zurita, 2011: MACN 2670 [HOLOTIPO] (coraza). *Panochthus tuberculatus* (Owen, 1845): AMNH 11243 [HOLOTIPO de *Panochthus frenzelianus* Ameghino, 1889] (tubo caudal); MLP-PV 16-29 NEOTIPO (cráneo, mandíbula, coraza, húmero, tibio-fíbula, fémur y tubo caudal); MHNG P-S.E 1.1 (ex MHNG 633/02) [HOLOTIPO de *Panochthus voghti* Ameghino, 1889] (escudete cefálico, húmero, tibio-fíbula, fémur); MLP-PV 10-VIII-4-1 (húmero). *P. intermedius* Lydekker, 1895: MHNC 13491 (cráneo, mandíbula, escudete cefálico, húmero, fémur, anillos caudales, tubo caudal). *P. greslebini* Castellanos, 1940: DGM 1-M (ex SGB 1784) [HOLOTIPO] (tubo caudal), MNRJ 2760/2V (fémur). *P. subintermedius* Castellanos, 1937: MACN-Pv 5130 [HOLOTIPO] (húmero, fémur, tubo caudal). *P. frenzelianus* Ameghino, 1889: AMNH 11243 [HOLOTIPO] (escudete cefálico). *Paraeucinepeltus raposeirasi* González-Ruiz, Zurita, Scillato-Yané, Zamorano y Tejedor, 2011: LIEB-PV-6000 [HOLOTIPO] (escudete cefálico). *Parapropalaeohoplophorus septentrionalis* Croft, Flynn y Wyss, 2007: SGO PV 4165 [HOLOTIPO] (mandíbula, coraza, fémur izquierdo). *Plaxhaplous* sp.: MNHN 1621 (coraza). *Plohophorus figuratus* Ameghino,

1887: MLP-PV 16-153 [HOLOTIPO] (cráneo y coraza), MLP-PV 98-XI-21-1 (tubo caudal). **Pl. avellaneda** Quiñones, Cuadrelli, de los Reyes, Luna, Poire y Zurita, 2023: Xen-72 [HOLOTIPO] (cráneo), Xen-44 (tubo caudal). **Prodaedicurus devincenzii** Castellanos 1927: MNHN 114 [HOLOTIPO] (tubo caudal). **Propalaehoplophorus australis** (Moreno, 1882): YMP PU 15212 (escudete cefálico); MLP-PV 16-15 (cráneo, mandíbula, coraza, fémur); MLP-PV 16-16 (anillos caudales). **Propanochthus bullifer** (Burmeister, 1874): MACN-Pv 1761 [HOLOTIPO] (coraza y tubo caudal). **Pseudoplophorus absolutus** Perea, 2005: FC-DPV 475/595 [HOLOTIPO] (cráneo, escudete cefálico, mandíbula, coraza, humero, anillos caudales, tubo caudal), FC-DPV 1084 (mandíbula). **Ps. benvenutii** (Castellanos, 1954): CC-MUFCA 1388 [ex MMC 888] [HOLOTIPO] (cráneo, escudete cefálico; anillos caudales, tubo caudal). **Ps. rebuffoi** (Castellanos, 1945): CC-MUFCA 56 (escudete cefálico), MMC 880 [HOLOTIPO] (húmero, tubo caudal). **Stromaphoropsis scavinoi** Kraglievich, 1932: CC-MUFCA 1272 (coraza). **Stromaphorus trouessarti** (Moreno, 1888): MLP-PV 78-XI-20-1 [HOLOTIPO] (coraza).

2.7. Tafonomía

La tafonomía es la disciplina que se encarga del estudio de los procesos de formación de un fósil desde la primera etapa de producción del resto biogénico a fosilizar hasta el momento de obtención del fósil (Fernández-López, 2000). Si bien el objetivo principal de esta tesis es taxonómico y sistemático, la tafonomía se ha empleado como una herramienta analítica esencial para la diferenciación de las características anatómicas intrínsecas de cada especie y las alteraciones tafonómicas producto de otros procesos. Para ello se han evaluado los siguientes aspectos.

2.7.1. Alteraciones generadas por agentes físicos

Meteorización: Causada en la fase pre-enterramiento por variaciones ambientales como cambios de temperatura, insolación, variaciones en la humedad, entre otras. Para su clasificación se ha aplicado el método propuesto por Behrensmeyer (1978).

- ❖ **Estadio 0**: superficie intacta.
- ❖ **Estadio 1**: grietas paralelas a las fibras del hueso, las superficies articulares pueden presentar agrietamiento en mosaico.
- ❖ **Estadio 2**: exfoliación en las capas externas del hueso, normalmente asociada a agrietamiento.
- ❖ **Estadio 3**: escamas superficiales en la superficie del hueso y textura fibrosa de forma homogénea.

- ❖ **Estadio 4:** superficie de textura fibrosa y áspera, con escamas grandes, a veces se desprenden astillas. La meteorización también afecta a cavidades internas del hueso.
- ❖ **Estadio 5:** hueso destruido con astillas alrededor.

Abrasión: Se relaciona con alteraciones causadas por fricción con partículas detríticas del sedimento y/o por acción de agentes externos como el agua o el viento. Para su determinación se han aplicado los grados propuestos por Alcalá (1994).

- ❖ **Grado 1:** hueso intacto, el ejemplar conserva su morfología anatómica original.
- ❖ **Grado 2:** hueso redondeado, algunos bordes anatómicos de la morfología original se han visto modificados y su aspecto actual presenta un redondeamiento suave.
- ❖ **Grado 3:** hueso pulido, todo el ejemplar ha sido afectado por abrasión y su morfología original se encuentra desfigurada, es posible observar el tejido esponjoso, en ocasiones se complica determinar la morfología anatómica original.

Fracturación: Para el análisis del tipo de fracturación presente en los fósiles se aplica la clasificación de Pesquero et al. (2013), observando fundamentalmente 3 aspectos de la fractura: (1) el tipo de ángulo de fractura, (2) la morfología de la superficie de la fractura y (3) posición de la fractura. A pesar de que esta clasificación en origen aplica exclusivamente para huesos largos, en esta tesis se ha aplicado para todos los elementos, ya que el objetivo es evaluar el grado de alteración de los fósiles con un objetivo práctico aplicado a la determinación taxonómica y no para otros fines como inferencias de depredación y consumo o análisis de la evolución tafonómica del yacimiento.

- ❖ **Tipo de ángulo de fractura:** fractura transversal, fractura longitudinal y fractura curvada o espiral.
- ❖ **Superficie de la fractura:** lisa, irregular, aserrada, con morfología en U, columnar y escamada.
- ❖ **Posición de la fractura:** (1) posición central, (2) en la región proximal, (3) en la región distal.

Compactación y deformación por carga: La presión experimentada por el elemento a lo largo del tiempo debido al peso del sedimento suprayacente, puede distorsionar la geometría anatómica original del resto óseo. En esta tesis se han diferenciado dos tipos básicos de deformación en función del ángulo de presión observada en los ejemplares, diferenciando entre (1) deformación vertical, cuando se ha dado a ca. 90° de los planos sagital o medial; y (2) deformación en cizalla,

cuando el ángulo de deformación es ca. 45° de los planos sagital o medial. Por otro lado, si el proceso de deformación ocurre de manera lenta el hueso adoptará un comportamiento plástico durante la compactación, estos casos se han determinado como deformación dúctil. Cuando los procesos de compactación y deformación ocurren de manera rápida se suele producir la fracturación del elemento óseo, estos casos se han determinado como deformación frágil.

2.7.2. Alteraciones generadas por agentes químicos

Impregnación mineral: La presencia de impregnación mineral en especímenes fósiles representa un fenómeno común, directamente atribuible a los procesos diagenéticos que ocurren durante la fase post-enterramiento (Montalvo, 2004; López-González et al., 2006; Pfretzschner y Tütken, 2011; Fernandez-Jalvo y Andrews 2016; entre otros). La caracterización detallada de la naturaleza y composición de éstos minerales, frecuentemente de escala micrométrica, demanda la aplicación de técnicas analíticas químico-mineralógicas especializadas (Domingo-Martínez, 2009). Dado que tales análisis se encuentran fuera del alcance de la presente investigación (aunque se reconoce su potencial informativo para estudios futuros), el tratamiento de esta característica se ha limitado a la documentación de su ausencia o presencia, acompañado de una breve descripción macroscópica de las características observables más destacables. Las categorías que se han reconocido para la cuantificación de la superficie del fósil impregnada por mineral son:

- ❖ **Generalizada**: La mayor parte de la superficie del fósil presenta impregnación mineral.
- ❖ **Dispersa**: se dispone en agrupaciones de manchas en distintos sectores del fósil.
- ❖ **Aislada**: se presenta cubriendo pequeños sectores muchas veces en forma de pequeñas manchas o puntos localizados.

Corrosión química: La corrosión química es un proceso alterativo destructivo que implica la pérdida de tejido óseo como resultado de la degradación inducida por la interacción con agentes químicos específicos, ya bien sean de origen orgánico o inorgánico (Marín-Monfort 2000, 2015). Para el análisis de la corrosión observable en cada fósil y la estimación del grado de afección de la misma, se ha aplicado la siguiente clasificación basada en la propuesta de Marín-Monfort (2000).

- ❖ **Ausente**: no se observa corrosión.
- ❖ **Superficial**: se observa cierta corrosión afectando la superficie cortical del hueso.
- ❖ **Profunda**: corrosión de alto grado que ha dejado expuesto el material esponjoso del interior del hueso.

2.7.3. Alteraciones generadas por agentes biológicos

Marcas de depredadores: La depredación constituye un agente tafonómico significativo, capaz de inducir alteraciones sustanciales en restos biogénicos durante la fase bioestratigráfica (Andrews, 1990). Los depredadores vertebrados generan modificaciones en los esqueletos de las presas a través de dos mecanismos principales: durante la aprehensión y sometimiento de la presa, donde se pueden producir fracturas y marcas por presión destinadas a inmovilizar al organismo; y segundo, durante el consumo de la presa, donde se originan fracturas por mordeduras, marcas de dientes y dispersión de elementos óseos como resultado de la desarticulación e ingestión. (Blumenschine, 1986; Domínguez-Rodrigo, 1999; Andrés et al., 2012) Por otro lado, los invertebrados necrófagos también son generadores de marcas de depredación, en muchas ocasiones afectando directamente el tejido óseo (Martin y West, 1995; Hasiotis et al., 1999; West y Hasiotis, 2007; Méndez, 2022).

Independientemente del agente causante de la alteración por depredación, estas marcas son complejas de analizar, requiriendo en la mayoría de los casos la intervención de un especialista. Considerando que su análisis excede los objetivos propuestos, en esta tesis se ha informado de la presencia de alteraciones sospechosas de ésta naturaleza y han descrito brevemente.

Marcas de raíces de plantas: La acción de las raíces de plantas vasculares, frecuentemente clasificada como una forma de corrosión química (Andrews, 1990; Lyman, 1994; Sánchez et al., 1997; Fernández-Jalvo et al., 2002; Domingo-Martínez, 2009), induce alteraciones tafonómicas significativas en restos óseos. Este proceso se sustenta en la explotación biogeoquímica de elementos biogénicos esenciales, tales como el fósforo y el calcio, presentes en el fosfato cálcico constituyente de los huesos. Dado que estos elementos son limitantes en el ambiente edáfico, la acumulación de restos de vertebrados genera un gradiente de concentración que favorece la proliferación de vegetación. Las raíces, en contacto directo con los elementos óseos, secretan ácidos orgánicos y enzimas que catalizan la disolución del fosfato cálcico (Sánchez et al., 1997; Fernández-Jalvo, et al., 2002), dejando impresiones morfológicas en la superficie degradada del hueso. Este tipo de alteración puede darse tanto durante la etapa pre-enterramiento como post-enterramiento. Para la caracterización de éste tipo de alteración se han considerado las siguientes categorías.

- ❖ **Grado bajo:** el ejemplar muestra alguna marca aislada de raíces de plantas.
- ❖ **Grado medio:** la superficie del ejemplar se encuentra cubierta por una densidad media de marcas de raíces, pudiéndose empezar a apreciar algo de corrosión.
- ❖ **Grado alto:** la superficie del ejemplar se encuentra cubierta por una elevada densidad media de marcas de raíces, observándose también corrosión química.

2.8. Ontogenia

Durante el análisis de los ejemplares de esta tesis se han encontrado varios individuos juveniles de diferentes estadios. En la actualidad no existen en la literatura muchos trabajos enfocados en el desarrollo de los Glyptodontidae juveniles, ni existen sistematizadas gráficos de curvas de crecimientos donde seguir detalladamente el desarrollo continuo de los individuos durante su maduración. Sin embargo cabe mencionar varios trabajos importantes en los que se analizaron diferentes ejemplares juveniles de gliptodontes e infirieron ciertos atributos ontogenéticos clave. Luna et al. (2018) destaca fundamentalmente por los análisis histológicos de osteodermos de ejemplares juveniles que presenta, resultando fundamentales para el entendimiento de la evolución de los tejidos óseos durante el desarrollo ontogenético. Por otro lado, los trabajos de Luna y Kaprovickas (2011) y Zurita et al. (2009b; 2011a, 2016a y 2017) se centran en el análisis descriptivo y comparativo de varios ejemplares, resultando esenciales para la definición cualitativa de los caracteres más relevantes propios de las primeras fases del desarrollo de los Glyptodontidae.

Para el reconocimiento de los individuos juveniles se ha aplicado la propuesta de Zurita et al. (2011a), la cual define dos categorías reconocibles durante el desarrollo ontogenético, posibles de identificar en base a los siguientes caracteres de los osteodermos:

❖ Estado juvenil temprano:

- a) Figuras centrales y periféricas ausentes.
- b) Superficie expuesta claramente punteada.
- c) Superficies laterales lisas.

❖ Estado juvenil tardío:

- a) Figuras central y periférica cóncavas.
- b) Ocasionalmente, las figuras periféricas pueden ser reemplazadas por surcos radiales y, en esos casos, la figura central es más alta que el área periférica.
- c) Los surcos suelen estar bien desarrollados.
- d) Se observan de tres a seis grandes forámenes.
- e) Los osteodermos están pobremente suturados.
- f) La superficie ventral es siempre cóncava, con algunos (de uno a cuatro) grandes foramina localizados en su área central.

Todos los especímenes reconocidos como juveniles han sido descritos en comparación con especímenes adultos de su especie, en todos los casos donde ha sido posible referirlos a especies definidas, empleando para ello los individuos adultos menos afectados por alteraciones

tafonomías, con el fin de no introducir sesgos de otra índole en la determinación de los rasgos ontogenéticos de cada grupo.

Por otro lado, en el análisis ontogenético se ha cuantificado la discrepancia de tamaño entre los diferentes ejemplares empleando las mediciones presentes en las tablas del Capítulo 10. Para cada especie, se comparan las medidas de individuos subadultos con el adulto más completo, expresando los resultados obtenidos en tanto por ciento de acuerdo a la metodología de Núñez-Blasco et al. (2021c). El conjunto de datos cuantitativos empleados en éstos cálculos se restringió a las medidas de individuos completos, reservando las de los incompletos para calcular otros parámetros como el grado de conservación de los fósiles. Para el análisis comparativo de las corazas dorsales en el caso de *S. ameghini* se seleccionó el espécimen FMNH-P 14439 como representativo de la etapa adulta por ser el más completo; mientras que en el caso de *Eo. proximus* se ha empleado como modelo de referencia el MACN 4853. Para el análisis de los humeros de *Eo. proximus* se han comparado con el individuo adulto FMNH-P 14501. Para el análisis de los fémures de *Eo. proximus* se han comparado con los individuos FMNH-P 14405 y FMNH-P 14501. Por último, para el análisis de anillos caudales en el caso de *S. ameghini* se ha comparado con los individuos FMNH-P 14414, FMNH-P 14439 y PVL 3267.

2.9. Morfometría geométrica en 2D

Se ha realizado un análisis de morfometría geométrica en 2D con el objetivo de caracterizar de manera más detallada la morfología de las mandíbulas de las diferentes especies y poder incluir este análisis en la matriz filogenética como un carácter más. La morfometría geométrica aplicada en mandíbulas con fines cladísticos, aunque experimental para Glyptodontidae, ya se había testeado previamente en mandíbulas de Cingulata, con resultados prometedores en filogenia (véase Núñez-Blasco et al. 2021b). Este análisis fue inspirado originalmente por el trabajo de De Esteban-Trivigno (2011). Para este primer análisis se digitalizaron las coordenadas bidimensionales de 7 landmarks (L) y 22 semilandmarks a partir de fotografías de mandíbulas en vista lateral labial de dieciséis especies de glyptodontes (*Eu. petesatus* MACN-A 4760; *Pro. australis* MLP-PV 16-15; *Ps. absolutus* FC-DPV 475-595; *Gl. texanum* MSM 4818; *Gl. cylindricum* IGM 9563; *B. acostae* UCMP 38039; *G. munizi* GCF 10; *G. reticulatus* MCA 2015; *D. clavicaudatus* MACN-Pv 2762; *E. solidus* FMNH-P 14437; *P. intermedius* MHNC 13491; *P. tuberculatus* MLP-PV 16-29; *Neosclerocalyptus ornatus* MLP-PV 16-28; *N. paskoensis* MACN-Pv 18107; *N. gouldi* MCA 2010 y *Par. septentrionalis* SGO PV 4165), un Chlamyphoridae (*Eup. sexcintus* FACENA 183) y un Pampatheriidae (*Pampatherium humboldtii* MLP-PV 81-X-30-1).

En Morfometría geométrica se entiende por landmark de tipo I aquellos puntos homólogos que representan puntos específicos de referencia biológica bien definidos, deben ser fácilmente reconocibles en todos los ejemplares de la muestra analizada y anatómicamente significativo. Por

otro lado, los landmark de tipo II son puntos de referencia que no están asociados a una estructura anatómica concreta, pero que se definen con exactitud en función de criterios geométricos o matemáticos simples, suelen definirse en la intersección entre dos estructuras, anatómicas o geométricas. Por último, los semilandmarks son puntos complementarios que se colocan a lo largo de superficies curvas o complejas, para su establecimiento suelen emplearse como referencia geométrica base los landmarks de tipo I o II; no son puntos homólogos en el sentido de los otros landmarks, pero ayudan a describir la forma biológica y aumentan la información de la misma cuando no hay otros puntos de referencia claros. Entre los 29 landmarks de este estudio (ver figura 14), 5 son de tipo I: L1, extremo anterior de la sínfisis mandibular; L10, extremo del proceso coronoides; L17, punto más anterior del cóndilo mandibular; L18 punto más superior del cóndilo mandibular y L19, punto más posterior del cóndilo mandibular. 2 son de tipo II: L2, intersección entre el mf1 y la rama mandibular horizontal y L3, intersección entre las ramas mandibulares ascendente y horizontal. Además, se utilizaron tres conjuntos de Semilandmarks de referencia para definir el contorno de la mandíbula (verde, azul y naranja). El conjunto naranja se definió en base al ángulo de 110° formado por los Landmarks 1, 3 y 19, subdividiéndolo en 11 porciones. Los conjuntos verde y azul se definieron en base al ángulo de 65° formado entre los Landmarks 3, 19 y 10, dividiéndolos en siete porciones.

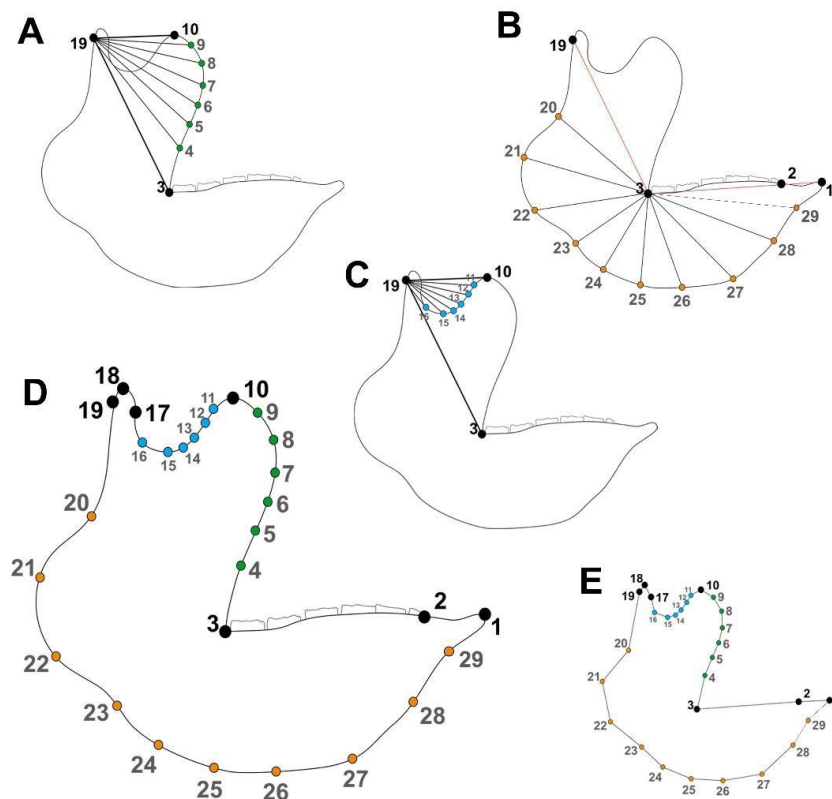


Figura 14. Morfometría geométrica en mandíbulas en vista lateral. **A)** subconjunto de semilandmarks color verde; **B)** subconjunto de semilandmarks color naranja; **C)** subconjunto de semilandmarks color azul; **D)** Total de landmarks y semilandmarks; **E)** configuración geométrica final.

Las fotografías de las mandíbulas en vista lateral se compilaron en archivos .tps utilizando el software tpsUtil, versión 1.70 (Rohlf 2016). Luego, los Landmarks descritos anteriormente se digitalizaron con tpsDig2 versión 2.16 (Rohlf 2010), siendo transformados en coordenadas espaciales X e Y. Empleando el software Past 4.03 (Hammer et al., 2001), se han transformado las coordenadas obtenidas mediante el método de Procrusters (2D) rotándolas al mayor eje. Mediante esta modificación, las coordenadas son normalizadas y comparadas tras la remoción de los efectos de escalamiento, rotación y traslación. El algoritmo empleado es análogo al ajuste por mínimos cuadrados de la regresión lineal. El resultado es una configuración promedio (consenso) que representa la media geométrica de las formas analizadas. Dicha configuración posee un centroide, cuyas coordenadas definen el espacio Procrustes. La varianza de los residuos de las coordenadas de cada forma con respecto al consenso puede ser analizada mediante estadística multivariada, en el caso de ésta tesis se realizó un análisis de componentes principales (ACP); esto permite cuantificar la desviación de cada forma individual con respecto a la media, y explorar las correlaciones entre dichas variaciones morfométricas y otros potenciales parámetros biológicos de interés.

Para estudiar el conjunto de datos obtenidos, se realizó un análisis de componentes principales (ACP), obteniendo un total de 17, a partir de la matriz de varianza-covarianza de las coordenadas espaciales de los landmarks (ver capítulo 6, figuras 16 y 18). El resumen de los datos obtenidos se analizó mediante la evaluación de la varianza explicada y los valores propios de cada componente, aplicando el criterio de “Broken stick”, el cual señala los componentes estadísticamente más informativos. Para identificar en mayor detalle la información reunida por cada uno de los componentes principales de relevancia, se ha realizado un estudio complementario de las mallas de deformación (Thin-plate Splines) para analizar los cambios de forma entre los distintos individuos que componen la muestra (ver capítulo 6, figura 17). Este método se basa en la idea de modelar la transformación de un objeto a otro como la deformación de una placa delgada y flexible; es una técnica de interpolación y visualización ampliamente empleada en morfometría geométrica para analizar y representar las diferencias de forma entre dos o más objetos o estructuras biológicas. Por último se ha construido un diagrama de dispersión enfrentando los dos primeros componentes y así poder analizar la relación entre ellos viendo la distribución de especímenes en los morfo espacios.

2.10. Análisis cladístico

El estudio filogenético analizó 37 taxones utilizando una matriz mixta (ver Anexos 1 y 2); dicha matriz se construyó empleando las coordenadas X e Y obtenidas del análisis de morfometría geométrica previo aplicado a las mandíbulas en vista lateral, incluyéndose como un carácter adicional, denominado carácter 0, en la matriz filogenética junto con los caracteres

convencionales. De esta manera, la matriz consta de 99 caracteres, de los cuales 98 son convencionales (caracteres morfológicos descriptivos) y el último proviene de la realización de morfometría geométrica 2D. Los caracteres morfológicos descriptivos son 69 binarios y 29 multiestado. Esto incluye 34 caracteres de cráneo y mandíbula, 9 caracteres de escudo cefálico, 4 caracteres de autopodio, 26 caracteres de la coraza dorsal y 25 caracteres de armadura caudal. Cabe mencionar que algunos caracteres empleados en la realización de la matriz de la presente tesis han sido tomados o modificados a partir de la bibliografía (ver Fernicola 2008; Porpino et al., 2010; Zamorano y Brandoni 2013; Zurita et al., 2013, 2014, 2017; Cuadrelli et al., 2019, 2020; Quiñones et al., 2020, 2023; Núñez-Blasco et al., 2021a, 2022, 2024a; Barasoain et al., 2022a).

La información considerada en este análisis se registró mediante observación directa de los especímenes y a partir de fotografías. La matriz taxón-carácter se construyó con Mesquite versión 3.4 (Maddison y Maddison 2018). Para construir el carácter morfométrico geométrico se emplearon las coordenadas X e Y obtenidos del análisis de morfometría geométrica descrito anteriormente. Esta matriz se analizó mediante 'Búsqueda tradicional' bajo el criterio de máxima parsimonia, utilizando TNT versión 1.5 (Goloboff y Catalano 2016). El algoritmo utilizado fue TBR (10 árboles para guardar por réplica). Ninguno de los caracteres se ordenaron y todos se ponderaron por igual. Además, se calcularon los valores del índice de consistencia (CI), el índice de retención (RI) y la longitud de árbol para evaluar la solidez y fiabilidad de los árboles filogenéticos obtenidos, siguiendo a Goloboff y Farris (2001). El soporte de cada clado se evaluó mediante Bremer absoluto y relativo, reteniendo árboles subóptimos en cuatro pasos; este soporte informa sobre la fuerza del soporte de los datos para cada nodo, empleando información del número de pasos adicionales desde una perspectiva de parsimonia, es decir, evalúa el número de pasos necesarios para que un nodo colapse (Bremer 1994; Goloboff y Farris 2001). Por otro lado, se realizó un análisis Jackknife mediante 'Búsqueda tradicional' (algoritmo TBR) con 100 réplicas y 36 probabilidades de eliminación; éste análisis informa sobre la estabilidad de los nodos ante la eliminación de datos, empleando remuestreo y frecuencia de clados (Farris et al., 1996; Egan 2006).

Finalmente, el árbol de consenso estricto obtenido de los dos árboles más parsimoniosos (MPT) se calibró con la Carta Cronoestratigráfica Internacional (Cohen et al., 2020) para obtener tiempos de divergencia estimados y linajes fantasma potenciales (ver capítulo 6, figuras 19 y 21). La calibración siguió el método 'igual' (con una raíz de 1 millón de años) implementado en el paquete de correa (véase Bell y Lloyd 2014) para el software R versión 4.3.0 (equipo central R 2023). Los comandos R incluidos en los apéndices de Bell y Lloyd (2014) y Toriño et al. (2021) fueron adaptados para estos procedimientos. Los datos de entrada para el análisis con R fueron el árbol

de consenso estricto exportado en notación parentética de TNT como un archivo .tre, y se cruzó dicha información con la de un archivo .txt que incluye una lista de taxones con su primer y último registro; ésta lista de biocrones para cada taxón y sus respectivas referencias bibliográficas se pueden encontrar en el Anexo 3 de la presente tesis, los intervalos temporales de las SALMAS siguen la propuesta de Boscaini et al. (2019) (ver también: Ameghino, 1881, 1888; Gillette y Ray, 1981; Villarroel, 1983; Redford y Wetzel, 1985; Scott, 1903; Scillato-Yané y Carlini, 1998; Carlini y Scillato-Yané, 1999; Carlini et al., 2008a; Zurita, 2002, 2007a, b; Zurita et al., 2008, 2009a, 2011b, 2013, 2014, 2017, 2018; Soibelzon et al., 2006; Croft et al., 2007; González-Ruiz, 2010; Porpino et al., 2010; Vizcaíno et al., 2012; Góis-Lima, 2013; Cruz, 2013; Cruz et al., 2018; Zamorano y Brandoni, 2013; Zamorano et al., 2011, 2013, 2014, 2017; Bonini, 2014; Toriño, 2015; Toriño y Perea, 2018; Gillette et al., 2016; Cuadrelli et al., 2019, 2020; Núñez-Blasco et al., 2020, 2022, 2024b; Barasoain et al., 2022a; Quiñones et al., 2023). El grupo interno incluye los siguientes taxones: *Boreostemma venezolensis* Simpson, 1947; *B. acostae* (Villarroel, 1983); *Glyptodon jatunkhirkhi* Cuadrelli, Zurita, Toriño, Miño-Boilini, Perea, Luna, Gillette y Medina, 2020; *G. munizi* Ameghino, 1881; *G. reticulatus* Owen, 1845; *Glyptotherium texanum* Osborn, 1903; *Gl. cylindricum* (Brown, 1912); *Propalaehoplophorus australis* Ameghino, 1887; *Eucinepeltus petesatus* Ameghino, 1891c; *Cochlops muricatus* Ameghino, 1889; *Palaehoplophoroides rothi* Scillato-Yané y Carlini, 1998; *Palaehoplophorus meridionalis* Ameghino, 1904; *Kelenkura castroi* Barasoain, Zurita, Croft, Montalvo, Contreras, Miño-Boilini y Tomassini, 2022a; *Plohophorus figuratus* Ameghino, 1887; *Pl. avellaneda* Quiñones, Cuadrelli, De los Reyes, Luna, Poiré y Zurita, 2023; *Pseudoplohophorus absolutus* Perea, 2005; *Ps. benvenutii* (Castellanos, 1954); *S. ameghini* (Ameghino, 1889); *S. trouessarti* (Moreno, 1888); *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914); *E. antiquus* (Ameghino, 1887); *Doedicurus clavicaudatus* (Owen, 1847); *Neosclerocalyptus gouldi* Zurita, Carlini y Scillato-Yané, 2008; *N. ornatus* (Owen, 1845); *N. pseudornatus* (Ameghino, 1889); *N. paskoensis* (Zurita, 2002); *Nopachtus coagmentatus* Ameghino, 1888; *Hoplophorus euphractus* Lund, 1839; *Propanochthus bullifer* (Burmeister, 1874); *Panochthus intermedius* Lydekker, 1895; *P. tuberculatus* (Owen, 1845), *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891), *Eo. tapinocephalus* (Cabrera, 1939) y *Parapropalaehoplophorus septentrionalis* Croft, Flynn y Wyss, 2007. El dasipódido existente *Euphractus sexcintus* Linnaeus, 1758, y el pampaterio *Pampatherium humdboltii* (Lund, 1839) se utilizaron como grupos externos.

3. SISTEMÁTICA

3.1. *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914)

Láminas I-IX

Glyptodontidae Gray, 1869

Hoplohorinae Huxley, 1864

Doedicurini Trouessart 1897

Eleutherocercus Koken 1888

Eleutherocercus solidus (Rovereto, 1914)

Especie tipo: *Eleutherocercus setifer* Koken 1888

Sinonimia: *Neuryurus solidus* Rovereto, 1914; *Eleutherocercus tucumanus* Castellanos, 1927; *Plaxhaplus tucumanus* (Castellanos, 1927); *Eleutherodactylus tucumanus* (Riggs y Patterson, 1939).

Holotipo: MACN 8335, fragmento de coraza, compuesto por 3 osteodermos articulados y 1 osteoderma aislado.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Localidad de Andalhuala, provincia de Catamarca, Argentina. Grupo Santa María, “Araucanense”.

Diagnosis: Glyptodontidae de talla media, similar a *Eleutherocercus antiquus* Ameghino, 1887 (ver Tablas 1 a 6). El cráneo presenta una evidente superficie elevada en la región frontoparietal, aunque menos desarrollada que *E. antiquus*. Las aberturas nasales son de contorno subrectangular, a diferencia de los márgenes laterales curvados de *E. antiquus* y *Doedicurus* Burmeister, 1874. En vista dorsal, el área rostral es alargada y subrectangular, diferente de aquella subtriangular observada en *E. antiquus* y *Doedicurus*. Los arcos cigomáticos presentan un gran diámetro anteroposterior. En vista lateral, el margen posterior de la escotadura orbitaria presenta un ángulo de unos 90° respecto al plano palatino. En vista oclusal, el ensanchamiento del paladar a nivel de la Mf1 está menos desarrollado en comparación con *E. antiquus* y *Doedicurus*. En la mandíbula, la rama horizontal es muy alta, de manera similar a la de *Doedicurus*. Los osteodermos que componen el escudete cefálico presentan morfología pentagonal y hexagonal irregular, siendo muy similares a los de la coraza dorsal, pero de menor tamaño. La superficie expuesta de los osteodermos de la coraza dorsal es muy similar a la de *E. antiquus* y muy diferente a la de *Doedicurus*; presenta 2 tipos de forámenes, unos de mayor tamaño y otros pequeños distribuidos

a lo largo de toda la superficie del osteodermo sin presentar ningún orden determinado; lo cual diferencia de *E. antiquus* que presenta los forámenes de mayor tamaño situados en la región central del osteodermo. Al igual que *E. antiquus*, cuenta con una estructura en forma de domo situada en la región dorsopélvica de la coraza dorsal, compuesta por osteodermos de morfología muy irregular. La morfología general del tubo caudal es similar a la de *E. antiquus*, con un patrón de ornamentación en "roseta" simple en todo el tubo; esto difiere de *Doedicurus* que presenta ornamentación solo en algunas zonas restringidas del extremo distal, presentando en el resto del tubo una superficie lisa y perforada. La principal diferencia que lo distingue de *E. antiquus* es la presencia de un total de tres figuras laterales principales (I, II y III Lat), mientras que *E. antiquus* tiene una más (IV Lat).

Procedencia geográfica, estratigráfica y edad del material referido: CC-MUFCA 781, porción posterior de una coraza dorsal; localidad de Andalhuala, Valle de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucanense". FMNH-P 14437, cráneo casi completo, mandíbula, fragmento de coraza dorsal (región posterodorsal), tubo caudal completo, fémures izquierdo y derecho, tibio-fíbula izquierda y derecha; localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala, niveles 23-28 de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II); 3,66 Ma-5,64 Ma Zancliense, Plioceno Temprano. FMNH-P 14446, cráneo muy deformado dorso-ventralmente, fragmentos de coraza dorsal (procedente de la región anterior y media), hemimandíbula izquierda incompleta, escápula, 1º vértebra cervical (atlas), fémur, tibio-fíbula, huesos tarsales y media sección proximal de tubo caudal; localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Corral Quemado, nivel 32 de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II); más jóvenes que 3.66 Ma, Piacenziense, Plioceno Tardío. FMNH-P 14475, cráneo completo, costilla, epífisis proximal de fémur derecho, 1 vértebra, huesos tarsales y osteodermos aislados de la coraza dorsal; Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala, nivel 20 de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II); 5,64 Ma-6,3 Ma, Messiniense (Mioceno Tardío). MACN 8334, dos osteodermos aislados; localidad de Andalhuala, departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". MACN 8335, fragmento de coraza, compuesto por 3 osteodermos articulados y 1 osteodermo aislado; localidad de Andalhuala, departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". MACN 8336, fragmento de tubo caudal; localidad de Andalhuala, departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". MCH-P 45, osteodermo aislado; NO de la localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 4,72 Ma-4,79 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). MCH-P 46, osteodermo aislado; NO de la localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia

de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 3,66 Ma-4,72 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 172**, osteodermo aislado; NO de la localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 3,66 Ma-4,72 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 188**, pequeño fragmento de coraza dorsal (compuesto por 7 osteodermos articulados, 3 de ellos incompletos); localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 4,72 Ma-4,79 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 191**, 3 osteodermos asociados y uno aislado; localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 4,72 Ma-4,79 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 248**, osteodermo aislado (procedente de la región media-lateral de la coraza dorsal); localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; ca. 3,66 Ma-4,72 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 250**, osteodermo aislado (procedente de la región media-lateral de la coraza dorsal); NO de la localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 3,66 Ma-4,72 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 252**, osteodermo aislado; localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 4,72 Ma-4,79 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 253**, osteodermo aislado; localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Corral Quemado; menos de 3,66 Ma, transicional entre Zancliense y Piacenziense (Plioceno Temprano a Superior). **MCH-P 325**, pequeño fragmento de coraza dorsal; SO de la localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 3,66 Ma-4,72 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 327**, postcráneo, basicráneo y ocho osteodermos aislados del escudete cefálico; San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Corral Quemado; menos de 3,66 Ma, transicional entre Zancliense y Piacenziense (Plioceno Temprano a Superior). **MCH-P 374**, osteodermo aislado; San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 3,66 Ma-4,72 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 385**, osteodermo aislado (cercano al borde lateral de la coraza dorsal); NE de la localidad de San Fernando Norte (La Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 5,24 Ma-5,59 Ma, Messiniense-Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MCH-P 386**, 1 osteodermo aislado (cercano al borde lateral de la coraza dorsal); NE de la localidad de San Fernando Norte (La Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 5,24 Ma-5,59 Ma, Messiniense-Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MCH-P 387**, 1 osteodermo aislado; San Fernando Norte, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 5,24 Ma-5,59 Ma, Messiniense-Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno

Temprano). **MCH-P 561**, 1 osteoderma aislado; San Fernando Norte, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 3,66 Ma-4,72 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 562**, 1 osteoderma aislado; San Fernando Norte, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 3,66 Ma-4,72 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 563**, 1 osteoderma aislado y fragmentos de huesos indeterminados; San Fernando Sur, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 3,66 Ma-4,72 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 564**, 1 osteoderma aislado; San Fernando Norte, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 5,24 Ma-5,59 Ma, Messiniense-Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MLP-PV 29-X-10-9**, cráneo incompleto (arcos zigomáticos y procesos descendentes del zigomático rotos, presenta hiperdoncia Mf1-Mf9); localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; probablemente procedente de los niveles superiores de la Formación Andalhuala o los niveles inferiores de la Formación Corral Quemado; Plioceno. **MLP-PV 29-X-10-21**, mitad proximal de tubo caudal; localidad de Puerta de Corral Quemado (cerca de la carretera de Loconte), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; Plioceno. **MLP-PV 29-X-10-43**, osteodermos aislados y fragmento de tubo caudal; localidad de San Fernando, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”. **PVL 3262**, fragmento lateral de coraza dorsal; localidad desconocida, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucanense”.

Material suplementario de otras localidades, procedencia geográfica y estratigráfica y edad:

IANIGLA-PV 702, 1 osteoderma aislado de la coraza dorsal; paraje de Huayquerías, provincia de Mendoza, Argentina; Formación Huayquerías; Mioceno Tardío/Plioceno Temprano; [tomado de Romano, 2024]. **IANIGLA-PV 705**, dos mitades de osteodermos articulados de la coraza dorsal; paraje de Huayquerías, provincia de Mendoza, Argentina; Formación Huayquerías; Mioceno Tardío/Plioceno Temprano; [tomado de Romano, 2024]. **IANIGLA-PV 842**, osteoderma aislado del borde de la coraza dorsal; paraje de Huayquerías, provincia de Mendoza, Argentina; Formación Huayquerías; Mioceno Tardío/Plioceno Temprano; [tomado de Romano, 2024]. **MACN 2893**, porción medial-distal de tubo caudal; holotipo de *Eleutherocercus tucumanus* Castellanos, 1927; paraje de Tío Punco, departamento de Tafí del Valle, provincia de Tucumán, Argentina; “Araucaniano”. **MLP-PV 39-IV-25-16**, varios osteodermos aislados y gran fragmento derecho de tubo caudal; paraje de Tío Punco, departamento de Tafí del Valle, provincia de Tucumán, Argentina; “Araucaniano”.

Descripción anatómica

Cráneo y dentición

El cráneo de *Eleutherocercus solidus* se encuentra representado por los materiales FMNH-P 14437, FMNH-P 14446 y FMNH-P 14475 (Láminas I; II; III; Tabla 1); en vista lateral (ver Láminas I:A y B; II:A y B; III:E) se puede observar que el perfil dorsal del cráneo es similar al de *E. antiquus* (Ameghino, 1887) [MACN-Pv 2894] y, en menor grado, al de *Doedicurus clavicaudatus* (Owen, 1847) [MACN-Pv 2762; MLP-PV 16-24; MMP 4251]. La región nasofrontal se encuentra inclinada ventralmente hacia la región parieto occipital, formando un ángulo de aproximadamente 140°. La presencia de este ángulo es un rasgo que presentan los Doedicurini y el género *Panochthus* Burmeister, 1866 [MLP-PV 16-29; MHNG P-S.E 1.1; MHNC 13491], diferenciándose entre ellos porque en Doedicurini el punto de inflexión está por detrás de la escotadura orbitaria, mientras que en *Panochthus* se encuentra a nivel de la escotadura orbitaria. Como en *E. antiquus*, hay una evidente superficie convexa que delimita ambas regiones del cráneo. A su vez, la escotadura orbitaria es ligeramente subelíptica, con el eje principal orientado dorsoventralmente, pero menos desarrollado que en *E. antiquus* y algunos ejemplares de *Doedicurus* Burmeister, 1874 [MMP 4251]. De hecho, la morfología de la escotadura orbitaria es más similar entre *E. antiquus* y *D. clavicaudatus* en comparación con la de *E. solidus*; esta morfología es muy diferente de la de los géneros como *Glyptodon* Owen, 1839 [GCF 10; MCA 2015; UMSS 03101001212] y *Glyptotherium* Osborn, 1903 [UMMP 34826], en los que la escotadura orbitaria es más circular en su contorno. El margen ventral de la escotadura orbitaria muestra una cresta ósea, muy similar a la de *E. antiquus* y *Doedicurus clavicaudatus* pero menos desarrollada. A su vez, el margen posterior de la escotadura orbitaria es vertical, delimitando un ángulo con respecto al plano palatal de aproximadamente 90°, como se observa en *E. antiquus* y *D. clavicaudatus*. El diámetro transversal del arco cigomático es constante desde la región posterior de la escotadura orbitaria hasta el contacto con el hueso temporal, pero con la parte terminal más curvada y menos desarrollada que en *Doedicurus*. El arco cigomático muestra un notable desarrollo anteroposterior, siendo muy diferente a los de *E. antiquus* y *D. clavicaudatus*, en los que es más corto pero muestra un diámetro dorsoventral mucho mayor. El margen dorsal es recto y ventralmente inclinado hacia la escotadura orbitaria, a diferencia de *E. antiquus* en el que este margen dorsal delimita una superficie más cóncava.

En vista frontal (Láminas I:C; II:C; III:F), se observa que la abertura nasal muestra un contorno subrectangular, con los márgenes laterales rectos, de manera similar a *D. clavicaudatus* [MLP-PV 16-24], y algo diferente al de *E. antiquus*, en el que los márgenes laterales son convexos, como en *Kelenkura castroi* Barasoain et al., 2022a [PVSJ-366], *Plohophorus figuratus* Ameghino, 1887 [MLP-PV 16-153] y *Pl. avellaneda* Quiñones et al., 2023 [Xen-72]; éste es muy diferente a su vez de *Glyptodon* (*G. reticulatus* Owen, 1845 y *G. munizi* Ameghino, 1881) que

muestra un contorno subtriangular invertido (Cuadrelli et al., 2019). A su vez, el hueso frontal muestra un gran desarrollo dorso-ventral, similar al de *E. antiquus*, y muy diferente del observado en *D. clavicaudatus*, *Pl. figuratus* y *G. munizi*, que presentan un menor diámetro. Por otro lado, y como se observa también en vista lateral, el margen ventral de la escotadura orbitaria muestra una cresta ósea, similar en morfología a la de *Doedicurus* y menor desarrollo que la de *E. antiquus*. El foramen infraorbitario tiene una forma subcircular, y se encuentra situado en la misma posición relativa en comparación con *E. antiquus* y *D. clavicaudatus*. En *G. munizi* y *G. reticulatus* estos forámenes tienen un contorno circular claro, y además desarrollan un canal ventral (véase Zurita et al., 2013; Cuadrelli et al., 2019) que no está presente en Doedicurini y, de hecho, en ningún otro gliptodonte. Los procesos descendentes de los arcos zigomáticos son de morfología masiva, con un diámetro transversal notable, similar a *D. clavicaudatus* y diferente de *E. antiquus*, mucho más gráciles.

En vista dorsal (Láminas I:D; II:D; III:C y G), la morfología del cráneo es similar a la de *E. antiquus* y *D. clavicaudatus*, aunque con algunas diferencias. En *E. solidus*, la zona rostral situada por delante de la escotadura orbitaria es anteroposteriormente más alargada que las de *E. antiquus* y *Doedicurus*, delimitando un contorno subrectangular; por el contrario, *D. clavicaudatus* muestra un contorno más subtriangular, como en *Panochthus tuberculatus* (Owen, 1845) [MLP-PV 16-29] y *Pl. figuratus*. En Doedicurini las escotaduras orbitarias están cerradas posteriormente por una barra postorbital bien desarrollada (Núñez-Blasco et al., 2021a); en *E. solidus* la barra postorbital describe un ángulo aproximado de 90° con respecto al plano sagital del cráneo, mientras que en *E. antiquus* y *D. clavicaudatus* este ángulo es más cerrado, ca. 50°. Los arcos cigomáticos en *E. solidus* y *E. antiquus* describen un contorno recto en su diámetro anteroposterior, mientras que en *D. clavicaudatus* están más expandidos lateralmente, describiendo un contorno semicircular. Los huesos parietales y frontales muestran un notable diámetro transversal, especialmente en la región situada entre las escotaduras orbitarias y la región posterior de los arcos cigomáticos, coincidiendo su diámetro máximo con la barra postorbital; en *E. antiquus* se observa una morfología en vista dorsal similar, aunque con un desarrollo del diámetro transversal en la zona posterior a las escotaduras orbitarias menos marcado. El estrechamiento postorbital está menos desarrollado en *E. solidus* y *E. antiquus* que en otros taxones como *D. clavicaudatus*, *G. munizi*, *P. tuberculatus* y *Pl. figuratus*.

En vista oclusal (Láminas I:E; II:E; III:H), se observa un ensanchamiento del paladar a nivel del primer molariforme, aunque menos marcado que en *E. antiquus* y *D. clavicaudatus*. El Mf1 de *E. solidus* tiene un contorno circular a subcircular, como en *Doedicurus*, y diferenciándose de *E. antiquus*, que tiene una morfología más subelíptica, pero también carente de lobulación. El Mf2 muestra una trilobulación incipiente, similar a *D. clavicaudatus*, y diferente de *E. antiquus* que presenta morfología bilobulada. El Mf3 de *E. antiquus* y *D. clavicaudatus* es trilobulado, mientras

que en *E. solidus* la trilobulación es incipiente con el margen anterior del primer lóbulo lingual más redondeado que en los otros Doedicurini. En *E. solidus*, a partir de Mf4, la trilobulación es muy marcada y no hay diferencias significativas entre los otros molariformes de la serie, excepto que el margen anterior del primer lóbulo tiende a ser convexo (Mf3-Mf4), plano (Mf5) y cóncavo en los tres últimos molariformes (Mf6-Mf8). Los Mf4-Mf6 de *E. antiquus* y *D. clavicaudatus* son muy similares entre sí, mostrando una concavidad en la mitad labial del margen posterior del tercer lóbulo, detalle que también se observa en otros géneros muy diferentes, como *Plohophorus* y *Glyptodon*. Este carácter también está presente en *E. solidus*, pero comenzando a nivel de Mf5 en lugar de Mf4. El cráneo MLP-PV 29-X-10-9 presenta dentición supernumeraria, con un total de nueve molariformes en cada serie dentaria, por la multiplicación del último molariforme. En *E. solidus*, el diámetro mínimo del paladar se observa a nivel de Mf3 y Mf4, mientras que en *E. antiquus* este estrechamiento se observa a nivel de Mf4 y Mf5, mientras que en *D. clavicaudatus* a nivel de Mf4.

En vista occipital (Láminas I:F, II:F; III:B y I), el contorno dorsal del supraoccipital es redondeado y convexo, con una marcada cresta sagital que se extiende hasta la cresta nugal; por el contrario en *E. antiquus* y *D. clavicaudatus* el perfil dorsal del supraoccipital es ligeramente cuadrangular y cóncavo. En *E. solidus* el foramen *magnum* es subelíptico, con su eje mayor orientado transversalmente, mientras *D. clavicaudatus* muestra una morfología circular y *G. reticulatus*, de contorno más romboidal.

Mandíbula

El material FMNH-P 14437 presenta asociada al cráneo una mandíbula en excelente estado de preservación; de esta especie se preserva además otra hemimandíbula (FMNH-P 14446) algo más deteriorada (ver Lámina IV, Tabla 2). La morfología de *E. solidus* es muy similar a la del género *D. clavicaudatus* [MACN-Pv 2762]. En la vista lateral se observa que la mandíbula es muy robusta tanto a nivel de la rama ascendente como de la rama horizontal, como en *Doedicurus*, y muy diferente de otras especies que presentan un general más grácil, como *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891) [MLP-PV 16-129], *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889) [MLP-PV 16-138; 29-X-8-1], *Pseudoplohophorus absolutus* Perea, 2005 [FC- DPV 475/595; 1084] y *Cranithlastus xibiensis* Arias et al., 1978 [CNS-PV 10.014/2]. El borde ventral de la rama horizontal muestra un evidente contorno cóncavo, mucho más pronunciado que en *Glyptodon reticulatus* y *G. munizi* [GCF 10; MCA 2015], *Panochthus intermedius* Lydekker, 1895 [MHNC 13491], *Neosclerocalyptus ornatus* (Owen, 1845) [MLP-PV 16-28; *N. paskoensis* (Zurita, 2002) [MACN-Pv 18107] y *N. gouldi* Zurita et al., 2008 [MCA 2010], alcanzando la máxima altura a nivel de los mf4 y mf5. El ángulo entre la región sinfisiaria y el borde medio y posterior del cuerpo mandibular es de unos 140°, como en el *Doedicurus*, y algo diferente al de

Glyptodon en el que este ángulo alcanza los 150°. En concordancia con el cuerpo mandibular, la rama ascendente es muy robusta, con un notable diámetro anteroposterior, similar a la longitud de la serie dentaria desde el mf1 al mf6, como en *Doedicurus*. Al igual que en *Doedicurus*, *Neosclerocalyptus* y *Glyptodon*, está inclinada hacia adelante, delimitando un ángulo algo menor de 65° entre el margen anterior de la rama ascendente y el borde alveolar; este margen anterior está a nivel de mf5, como ocurre en los géneros *Doedicurus* y *Glyptodon*, pero diferenciándose de *Neosclerocalyptus*, situado a nivel de mf6. A su vez, la escotadura sigmoidea está muy desarrollada y es similar a la del *Doedicurus*, mientras que el margen posteroinferior de la rama ascendente muestra un proceso angular muy evidente a nivel del margen posterior del tercer lóbulo del mf8. A su vez, el margen posterior de la rama ascendente muestra una superficie cóncava, especialmente en su tercio más dorsal, como en *Doedicurus*, pero diferente en comparación con los géneros *Neosclerocalyptus*, *Panochthus* y *Glyptodon*, que muestran un borde más recto. En vista oclusal, se observa que la región prementaria de la sínfisis tiene aproximadamente 76 mm de diámetro proximodistal, ensanchándose en la porción más distal. La sínfisis mandibular termina a nivel del segundo lóbulo del mf4, como en *Neosclerocalyptus*, *Panochthus* y *Glyptodon*. El mf1 tiene un contorno subtriangular, y es más pequeño comparado con el resto de los molariformes (mf2-8), similar al de *D. clavicaudatus*. El mf2 en *E. solidus* es de contorno elíptico, con bordes irregulares, presentando una tendencia a la bilobulación o a una trilobulación muy incipiente, condición marcadamente diferente a la de *D. clavicaudatus* en el que el mf2 ya presenta una trilobulación definida. La morfología particular observada en los mfs1-2 de Doedicurini contrasta claramente con la de los géneros *Glyptodon* y *Panochthus*, en los que se observa una marcada trilobulación desde el mf1. El mf3 de *E. solidus* muestra una trilobulación, aunque menos marcada, que en el resto de los molariformes posteriores. Los mf4-mf8 están perfectamente trilobulados, como en *D. clavicaudatus*.

Escudete cefálico

El único material conocido es el MCH-P 327 (ver Lámina V, Tabla 3) y consiste en ocho osteodermos aislados que aparecieron asociados a un basicráneo que aún conserva las petrosas. Los osteodermos presentan una morfología pentagonal a hexagonal irregular, mostrando una gran similitud con los osteodermos que componen el escudete de *D. clavicaudatus* [MACN 2762]. En ambos, los osteodermos presentan un aspecto similar a los que componen la coraza dorsal, con la superficie carente de ornamentación y provista de numerosos forámenes de diferentes diámetros. Las dimensiones de los osteodermos que componen el escudete cefálico también son menores que las de los osteodermos que componen la coraza dorsal, presentando unas medidas de aproximadamente una media de 35,29 x 29 mm, mientras los de la coraza presentan una media de 51,5 x 39,2 mm. El espesor de los osteodermos que componen el escudete cefálico varía entre ca. 8 a 12 mm, mientras que aquellos de la coraza dorsal presentan un espesor de

aproximadamente 12 a 19 mm. Las características descritas se alejan diametralmente de las observadas en los escudetes cefálicos de otras especies como *Eosclerocalyptus proximus* [CC-MUFCA 703; MLP-PV 29-X-10-24], *Eucinepeltus petesatus* Ameghino, 1891 [MACN A 4758; MPEF Pv-1383]), *Stromaphorus ameghini* [MLP-PV 29-X-10-1; MPAT 002; PVL 3267; 4905], *Pseudoplohophorus benvenutii* (Castellanos, 1954) [CC-MUFCA 1388], *Ps. rebuffoi* (Castellanos, 1945) [CC-MUFCA 56], *Ps. absolutus* [FC-DPV 475, 595]. Por otro lado, los escudetes cefálicos de los restantes taxones presentan ornamentación en roseta, simple (e.g. *Propalaeophophorus australis* (Moreno, 1882) [YMP PU 15212], *Cochlops debilis* Ameghino, 1891 [YMPMU 15592], *Neosclerocalyptus paskoensis* [AGM 002], *N. pseudornatus* (Ameghino, 1889) [MACN 8873], *N. gouldi* [MCA 2010] y roseta compuesta por varias filas de periféricas (e.g. *Panochthus tuberculatus* [MHNG P-S.E 1.1], *P. intermedius* [MHNC 13491]).

Coraza

El holotipo de *E. solidus* es el material MACN 8335 (Lámina VI:A), y se compone de tres osteodermos articulados y un osteoderma aislado. Como todos los Doedicurini, exhibe una superficie carente de ornamentación y perforada; se distingue de las otras especies de Doedicurini por presentar dos grupos de forámenes de diámetros diferentes, distribuidos de forma irregular por toda la superficie del osteoderma. Esta característica lo diferencia de *E. antiquus* [MLP-PV 16-25; 16-67], que si bien también presenta dos grupos de forámenes, unos de mayor tamaño que otros; los de mayor tamaño son ligeramente mayores que sus homólogos en *E. solidus*, y además se encuentran ubicados en la región central del osteoderma. Cabe destacar la diferencia de espesor entre los osteodermos de *Eleutherocercus* que tienen un menor diámetro dorso-ventral (entre 12 a 19 mm) comparado con *Doedicurus*, que adquiere su máximo espesor dentro de la variabilidad de los Doedicurini (entre 19 a 29 mm). Los osteodermos de *D. clavicaudatus* [MLP-DP 16-23] están atravesados en su totalidad por un número reducido de un único grupo de forámenes de tamaño mayor que los observados en ambas especies de *Eleutherocercus* y que se localizan exclusivamente en la región central del osteoderma; (véase Núñez-Blasco et al., 2022, Figura 3). El espécimen CC-MUFCA 781 (Lámina VI:E) fue encontrado en la provincia de Tucumán y por tanto no procede del área de estudio de ésta tesis, pero representa el fragmento de coraza más completo asignable a la especie *E. solidus*; conservando la mayor parte de la región dorso-pélvica. El estudio comparativo con el ejemplar MLP-PV 16-25, asignado a *E. antiquus*, permite inferir que la morfología general de la coraza dorsal de *E. solidus* es similar, siendo proporcionalmente más alargada y anteroposteriormente simétrica, en contraste con *D. clavicaudatus* que presenta una asimetría anteroposterior, debido a la máxima convexidad que alcanza en el tercio anterior de la coraza (véase Lydekker, 1895: lámina XXV, figs. 1, 2 y lámina XXVI figs. 1, 2).

Como en los demás Glyptodontidae, los osteodermos de la región anterior y lateral de las corazas

de *E. solidus* y *E. antiquus* son rectangulares y presentan las mismas características observadas en el holotipo de *E. solidus*. Los osteodermos presentan superficie lisa y carente de ornamentación, con la única presencia de forámenes, nuevamente de 2 tamaños distintos. Sin embargo, el conjunto de forámenes grandes, presenta diámetros menores que los forámenes grandes de los osteodermos de regiones dorsales descritos en el párrafo anterior (ver Lámina VI). En las regiones dorsal y pélvica los osteodermos son hexagonales y el diámetro de los forámenes alcanza su mayor desarrollo, especialmente en el área lumbar de la coraza, en el que además se observa una estructura en "domo" (CC-MUFCA 781 y FMNH-P 14437). En esta región, los osteodermos están en gran parte fusionados (especialmente en la porción anterior del "domo") y muestran una textura fibrosa particular, debido al aumento en el número y tamaño de los forámenes, lo que los diferencia claramente del resto de los osteodermos que conforman la coraza dorsal. Cabe destacar que este domo en la región lumbar no es exclusivo de *E. solidus*, habiéndose observado también en *E. antiquus* (ver MLP-PV 16-25). Esta estructura ha sido interpretada hipotéticamente como la cubierta de una glándula subyacente (Lydekker 1895; Chimento et al., 2010; Núñez-Blasco et al., 2021a, 2022). La escotadura caudal presenta un margen liso y uniforme y está conformada por osteodermos rectangulares y de superficie plana.

Fémur

Las dimensiones de este elemento, representado por los ejemplares FMNH-P 14437 y 14475 (Lámina VII, Tabla 4), son menores que las de *Glyptodon munizi* [GCF 10], *G. reticulatus* [MCA 2017; MMP 3983], *Panochthus greslebini* Castellanos, 1940 [MNRJ 2760/2V], *P. tuberculatus* [MHNG P-S.E 1.1; MLP-PV 16-29], *P. intermedius* [MHNC 13491] y *P. subintermedius* Castellanos, 1937 [MACN-Pv 5130]; pero mayores que las de *Kelenkura castroi* [PV-UNS 260], *Parapropalaehoplophorus septentrionalis* Croft, Flynn y Wyss, 2007 [SGO PV 4165], *Propalaehoplophorus australis* [MLP-PV 16-15], *Neosclerocalyptus ornatus* (Owen, 1845) [MLP-PV 16-28], *N. pseudornatus* [MACN 2076; 2332; 2936; 8676; 17689], *N. paskoensis* [MACN 18107; PZ-CTES 5879], *Eosclerocalyptus proximus* [FMNH-P 14405; 14501] y *Eo. tapinocephalus* (Cabrera, 1939) [MLP-PV 37-III-7-7]; siendo más similar en proporciones a las medidas de *Neosclerocalyptus*. El diámetro de la epífisis proximal (DTEP) es similar al de *N. paskoensis*, siendo intermedio entre géneros de mayor tamaño como *Glyptodon* y *Panochthus*; y menores como *Parapropalaehoplophorus* Croft, et al., 2007, *Propalaehoplophorus* Ameghino, 1887, *Kelenkura* Barasoain et al., 2022a y *Neosclerocalyptus*. En proporción con otras estructuras, la superficie articular de la cabeza femoral es bastante amplia y el trocánter menor también presenta grandes dimensiones, resultando similar al de *Panochthus* y *Glyptodon* y mayor que los de *Neosclerocalyptus*. Por otro lado el trocánter mayor presenta dimensiones reducidas en relación a la cabeza femoral y el trocánter menor, resultando similar a los de los géneros *Parapropalaehoplophorus* y *Propalaehoplophorus*. La longitud de la diáfisis en relación con

ambas epífisis es de aproximadamente un 55% del total. La discrepancia de tamaños entre el diámetro transversal mínimo de la diáfisis (DTmD) y los diámetros de las epífisis distal y proximal es menos pronunciada que en otros grupos como *Propalaehoplophorus*, *Kelenkura* y *Neosclerocalyptus*. Se observa un tercer trocánter robusto, similar al de *Panochthus*; con el ápice superior desplazado lateralmente a la altura del epicóndilo lateral, confiriéndole una forma cruadrangular. La ubicación del tercer trocánter es más cercana a la epífisis distal que en otros géneros que lo presentan en una ubicación intermedia en la diáfisis (e.g. *Par. Septentrionalis*, *Pro. australis* y *K. castroi*). Finalmente, la epífisis distal presenta un diámetro (DTED) menor que el de la epífisis proximal, aunque con dimensiones también intermedias en relación con las otras especies; el epicóndilo medial y cóndilo lateral presentan un tamaño reducido en relación al cóndilo medial que es de gran tamaño. (ver Tabla 4)

Tibio-fíbula

La tibio-fíbula FMNH-P 14437 (Lámina VIII, Tabla 5) se presenta soldada por las epífisis proximal y distal como en otros Glyptodontidae adultos. Su morfología es algo similar a la de *Neosclerocalyptus pseudornatus* [MACN 2272; 2273], mostrándose más grácil que la de otras especies como *G. reticulatus* [MNPA V/006196; MCA 2017] y *G. munizi* [GCF 10]. La longitud máxima de la tibia-fíbula es mayor que la de *N. pseudornatus* y *N. ornatus* [MLP-PV 16-28], menor que *N. paskoensis* [MACN 18107]; y mucho menor comparado con otros géneros como *Panochthus* [MHNG P-S.E 1.1; MLP-PV 16-29] y *Glyptodon*. El ancho total de la epífisis proximal (AEP), es mayor a *N. paskoensis*, *N. pseudornatus* y *N. ornatus*, y algo menor a la de *G. reticulatus*. En vista proximal la epífisis proximal presenta morfología equidimensional, a diferencia de otras especies que presentan mayor diámetro transversal; la superficie articular medial es muy similar a la de *G. munizi*; la superficie articular lateral es más robusta que en *G. munizi*, en tanto que la tuberosidad tibial se encuentra rota, y no se aprecia con claridad su morfología completa; el cóndilo lateral se encuentra más extendido en sentido a la incisura poplíteica que en *G. munizi*. Los tubérculos intercondiloideos se muestran también muy desarrollados. Finalmente, la anchura total de la epífisis distal (AED) es similar en dimensiones a *Neosclerocalyptus* y menor a *G. reticulatus*. En vista distal, se observa que la articulación con los huesos tarsales es simétrica, a diferencia de su homóloga en *G. munizi* que presenta la región de la lateral reducida en comparación con el sector medial.

Tubo caudal

La morfología del tubo de *E. solidus* (FMNH-P 14437; MLP-PV 29-X-10-21; MACN-Pv 2893) (Lámina IX, Tabla 6) es similar al de *E. antiquus* [MLP-PV 16-25]. En vista dorsal el diámetro transversal es cercanamente uniforme a lo largo de su longitud anteroposterior, con una ligera expansión lateral en el extremo distal, terminando con un ápice redondeado y romo. En vista

lateral, el tubo caudal muestra un mayor diámetro dorsoventral (aproximadamente 30%) en su parte proximal, siendo más aplanado hacia el extremo distal. El tubo presenta de manera generalizada una morfología en “espátula” muy diferente a la de *Doedicurus* [BM (NH) 19955; MLP-DP 16-23; FMNH-P 14309; MCNL -?; MMH-QEQ 09-05-01; MMCNP/nn] el cual está muy expandido lateralmente en la porción distal, resultando en una morfología en forma de “maza”. En vista dorsal en *E. solidus* se observa un patrón en ornamentación en roseta simple, particularmente en el ejemplar MLP-PV 29-X-10-21; la figura central es ovalada y plana o ligeramente cóncava, rodeada por 7-9 figuras periféricas más pequeñas y poligonales. El surco principal que rodea la figura central presenta varios forámenes pequeños. En algunos especímenes (e.g. MLP-PV 29-X-10-21), los forámenes están más desarrollados en la mitad proximal del tubo caudal, mientras que en otros (e.g. MACN-Pv 2893) están presentes uniformemente en toda la longitud del tubo; éstas discrepancias ornamentales se deben a factores tafonómicos (Núñez-Blasco et al., 2023). Cerca de ambos márgenes laterales, hay una fila de figuras dorsales más grandes que las del sector central, con una superficie muy rugosa, que se vuelven más numerosas hacia el extremo distal del tubo. En el género *Eleutherocercus*, en vista lateral, están presentes una serie de grandes figuras cóncavas y rugosas que varían en número según las diferentes especies, *E. antiquus* presenta cuatro (IV Lat), mientras *E. solidus* y *E. setifer* Koken 1888 [PMHU-M.B.Ma 38] presentan una sola individualizada (I Lat) seguida de 4 pares D-V; sin embargo, el rasgo de presentar éstas figuras individualizadas o emparejadas en pares D-V podría no ser un aspecto taxonómico especialmente relevante. Cabe señalar que en *Eleutherocercus*, *Castellanosia* Kraglievich 1932 [MPAB 2148; 3463; MNHNM 2206], *Prodaedicurus* Castellanos, 1927 [MNHN 114] y *Doedicurus* la superficie de estas figuras laterales es cóncava, muy rugosa y estriada, mientras en *Panochthus* [MLP-PV 16-29; AMNH 11243; MHNC-13491; MANC-Pv 5130], *Nopachtus* Ameghino, 1888 [MLP-PV 16-122] y *Hoplophorus* Lund, 1839 [MHN 1005] se observan también grandes figuras laterales, pero que presentan una morfología de “espina”. En *E. solidus*, estas figuras laterales están rodeadas de fila de forámenes y además se encuentran separadas entre sí por una fila de figuras periféricas, especialmente las figuras laterales del área proximal. Un rasgo muy significativo que diferencia al género *Eleutherocercus* del resto de los Doedicurini es la relación entre la figura terminal del tubo y la primera gran figura lateral (I Lat); en *Eleutherocercus* estas dos figuras se encuentran en contacto en vista lateral, mientras que en *Prodaedicurus* y *Doedicurus*, se encuentra al menos, una figura dorsal y otra ventral entre ellas, en el caso de *Castellanosia* hay 2 figuras dorsales y una ventral entre ellas. Asimismo, las diferencias más evidentes entre *D. clavicaudatus* y *E. solidus* se observan en el extremo distal del tubo caudal, específicamente en la ubicación y el número de las figuras rugosas que se aprecian en vista dorsal y ventral. En *E. solidus*, estas figuras son numerosas, oscilando entre 10 y 14 dependiendo del espécimen. Desde el extremo más distal del tubo hasta una posición proximal, se ubican de la siguiente manera: cuatro en el extremo más distal, agrupadas en dos pares, un par

colocado en la superficie dorsal y los otros dos en la superficie ventral, siendo este último un par más grande; en el área dorsal del extremo distal hay un total de hasta cinco figuras, agrupadas en una fila distal de tres y otra más proximal compuesta de dos figuras. A su vez, el área ventral muestra el mismo patrón de ornamentación que el observado en la superficie dorsal. Por otro lado, en *D. clavicaudatus* estas figuras se reducen en número a solo 8. Desde el extremo más distal del tubo hasta una posición proximal, se ubican de la siguiente manera: un par de figuras simétricas en el extremo más distal del tubo caudal; cuatro inmediatamente detrás, en una posición más proximal y agrupadas en dos pares, un par en posición dorsal y el otro en posición ventral; y finalmente dos figuras más simétricas en una posición medio-lateral, siendo estas últimas las más grandes.

Ficha bibliográfica

- (1914). *Neuryurus solidus* Rovereto, 1914, p 104, Pl. II. Fig.6 [n. sp. Tipo MACN 8335].
- (1927). *Eleutherocercus tucumanus* Castellanos, 1927, p 282 [n. sp. Tipo MACN 2893].
- (1927?). *Plaxhaplus tucumanus* (Castellanos, 1927) [etiqueta pegada al holotipo].
- (1939). *Eleutherodactylus tucumanus* Riggs y Patterson, 1939, p 145 [lapsus calami].
- (1944). *Eleutherocercus solidus*: Cabrera, 1944, p 62 [n.comb. y n. sinom. = *E. tucumanus*; *Eleutherodactylus tucumanus* Riggs y Patterson, 1935 y *Protoglyptodon* sp Frenguelli, 1937].
- (2021). *Eleutherocercus solidus*: Núñez-Blasco et al., 2021a, p 6 [n. diagnosis y n. descripción].

3.2. *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891)

Láminas X-XXX

Glyptodontidae Gray, 1869

Hoplophorinae Huxley, 1864

Eosclerocalyptus Ameghino, 1919

Eosclerocalyptus proximus (Moreno y Mercerat, 1891)

Especie tipo: *Eosclerocalyptus lilloi* Ameghino, 1919

Sinonimia: *Neuryurus proximus* Moreno y Mercerat, 1891; *Plohophorus ameghini* Ameghino 1889 (parte); *Hoplophorus ameghini* Ameghino, 1891; *Sclerocalyptus planus* Rovereto 1914; *Eosclerocalyptus planus* (Rovereto, 1914) Castellanos; *Lomaphorus corallinus* Rovereto, 1914; *Trachycalyptus corallinus* (Rovereto 1914) Castellanos; *Lomaphorox corallinus* (Rovereto 1914) Cabrera; *Lomaphorops corallinus* (Rovereto 1914) Castellanos; *Eosclerocalyptus lilloi* Ameghino 1919; *Urotherium proximum* Castellanos 1940; *Hoplophractus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891) Cabrera; *Eosclerophorus paulacoutoi* Castellanos, 1948c.

Holotipo: MLP-PV 16-129, hemimandíbula izquierda incompleta.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Bajo de Andalhuala, departamento de Santa María, Provincia de Catamarca, Argentina. Grupo Santa María, “Araucanense”.

Diagnosis: Glyptodontidae de talla media, algo mayor que *S. ameghini*, pero menor que *P. figuratus* (ver Tablas 7 a 15). El cráneo es similar a *Eo. tapinocephalus*. Presenta la abertura nasal acorazonada, un arco zigomático grácil y con el margen dorsal recto, carece de barra postorbital; la escotadura orbitaria es subelíptica con una cresta ósea poco desarrollada en su margen ventral. El paladar presenta morfología rectangular y los molariformes muestran trilobulación progresiva desde el Mf2. En vista occipital el perfil dorsal del supraoccipital es redondeado y convexo, y el foramen magnum es subcircular. La mandíbula es grácil, como las de *S. ameghini* y *Ps. absolutus*. El ángulo entre la región sinfisial y el borde posterior del cuerpo mandibular es de 130°. La rama ascendente presenta un diámetro máximo similar a la longitud de la serie dentaria del mf1 al mf6; encontrándose inclinada respecto a la horizontal en 70°. El mf1 es de contorno subredondeado y más pequeño que la mitad de la longitud máxima del mf2. El mf2 presenta trilobulación incipiente, mientras que la del mf3 es bastante marcada, siendo éste más pequeño que el resto de molariformes posteriores. El escudete cefálico es subtriangular. Los osteodermos que lo componen son lisos con un leve punteado en superficie y un borde rugoso con la presencia de dos hileras de forámenes. Presenta osteodermos de tamaños diferentes, de los cuales los más pequeños

se encuentran situados en la región anterior y en el borde del escudete componiendo una hilera. La figura de mayor tamaño de todas presenta una morfología endecagonal irregular con simetría bilateral en el plano sagital, las mitades separadas por el plano coronal asimétricas y el eje anteroposterior mayor que el transversal. Se observa la presencia de dos osteodermos en la región anterior (osteodermos E), que no se aprecian en otras especies como en *Stromaphorus ameghini* [MLP-PV 29-X-10-1; MPAT 002] y *Eucinepeltus petesatus* [MACN A 4758]. La coraza muestra un contorno lateral dorsal ligeramente convexo, con el punto de máxima convexidad situado en la región central de la coraza dorsal. Presenta en roseta simple, con una gran figura central redondeada y plana, rodeada de una única fila de figuras periféricas de morfología marcadamente poligonal siempre en número de 8 a 11; la ornamentación a lo largo de toda la coraza se mantiene relativamente homogénea con una escasa variabilidad tanto en el número de figuras periféricas y filas de figuras periféricas. Los osteodermos que constituyen el borde de la escotadura caudal presentan una gran figura central desplazada hacia el margen distal rodeada de figuras periféricas laterales y proximales. El tubo caudal presenta morfología cónica roma, con un contorno circular en todas sus secciones; ornamentación en roseta simple compuesta por una gran figura central redondeada y lisa, rodeada de una única fila completa de figuras periféricas (en número menor a 12) de morfología poligonal, compartidas con las figuras centrales contiguas. En ambos márgenes laterales presenta 4 grandes figuras lisas y planas, cuyas dimensiones se reducen hacia la región proximal. El extremo apical del tubo caudal se encuentra cubierto con un par de grandes figuras planas y lisas.

Material de referencia, procedencia geográfica y estratigráfica y edad

CC-MUFCA 480, parte anterior de un cráneo de un individuo juvenil con los molariformes M1-M6 y fragmentos de placas; provincia de Catamarca, Argentina; “Araucanense”. **CC-MUFCA 609**, fémur derecho parcialmente incompleto, tibio-fíbula, huesos tarsales y osteodermos fragmentados; Valle de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucanense”. **CC-MUFCA 676**, cuatro osteodermos aislados e incompletos del escudete cefálico, coraza dorsal parcialmente incompleta, fragmentos de la cintura escapular, fémur derecho completo y mitad distal de fémur izquierdo, húmeros incompletos, falanges, vértebras, dos calcáneos incompletos, parte distal del tubo caudal y otros restos indeterminados; bajo de Andalhuala, Valle de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucanense”; [holotipo de *Eosclerophorus paulacoutoi* Castellano, 1948]. **CC-MUFCA 677**, hemimandíbula izquierda, atlas, coraza y fragmentos de anillos caudales; Valle de Santa María (entre Yasyamayo y Tiopunco), provincia de Catamarca, Argentina; “Araucanense”. **FMNH-P 14345**, porción distal de tubo caudal; localidad de Entre Ríos, valle de Río Santa María, departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala, nivel XVII de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II); 6,02 Ma-6,88 Ma, Messiniense (Mioceno Tardío). **FMNH-P 14405**, gran

fragmento de coraza dorsal y otros fragmentos más pequeños, fragmento de cadera, fémur, tres anillos caudales articulados con el tubo caudal completo; localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala, nivel 17 de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II); 6,3 Ma-6,9 Ma, Messiniense (Mioceno Tardío). **FMNH-P 14494**, fragmento de coraza dorsal, porción distal de tubo caudal, sacro, fragmento de pelvis; originalmente clasificado en Marshall y Patterson (1981) como "*Stromaphorus* sp."; localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala, nivel 23 de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II); 5,3 Ma-5,64 Ma, Messiniense-Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **FMNH-P 14501**, cráneo, porción de coraza dorsal, fragmentos de pelvis, húmero, fémur izquierdo y huesos tarsales, fragmentos de anillos caudales, y tubo caudal; localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala, nivel 24 de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II); 4,9 Ma-5,3 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **FMNH-P 14520**, fragmento de coraza dorsal y tubo caudal; originalmente clasificado en Marshall y Patterson (1981) como "*Stromaphorus compressidens*"; localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala, nivel 23 de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II); 5,3 Ma-5,64 Ma, Messiniense-Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **FMNH-P 14522**, tubo caudal; localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala, nivel 23 de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II); 5,3 Ma-5,64 Ma, Messiniense-Zancliense (Mioceno Tardío/Plioceno Temprano). **MACN 1230**, fragmento de coraza dorsal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Eosclerocalyptus planus*"; ¿Valle de Santa María?, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MACN 2939**, fragmento de la región escapular derecha de una coraza dorsal; Valle de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano" [holotipo de *Sclerocalyptus planus* Rovereto, 1914]. **MACN 4853**, cráneo sin mandíbula, coraza dorsal incompleta y tubo caudal; La Hoyada, Valle del Cajón, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Araucana; "Araucanense" (Mioceno); [holotipo de *Eosclerocalyptus lilloi* Ameghino, 1919]. **MACN 5013**, porción anterolateral derecha de coraza dorsal de un individuo juvenil; Valle de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucanense". **MACN-Pv 8331**, cuatro fragmentos de coraza dorsal; Valle de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano" [Holotipo de *Lomaphorus corallinus* Rovereto, 1914]. **MACN 16516**, tubo caudal completo; provincia de Catamarca, Argentina; "Araucanense". **MACN 16531**, porción anterolateral de coraza dorsal de un individuo juvenil; provincia de Catamarca, Argentina; "Araucanense". **MCH-P 28**, Coraza bastante completa y fragmentos de tubo caudal, fragmento de coraza dorsal (5 osteodermos articulados), 2 osteodermos articulados, 3 osteodermos aislados y 5 fragmentos de hueso indeterminados; San Fernando Sur, departamento de Belén, provincia de

Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; ca. 5,59 Ma, Messiniense (Mioceno Tardío). **MCH-P 29**, 5 osteodermos aislados y 2 osteodermos de anillo caudal; San Fernando Sur, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; ca. 5,59 Ma, Messiniense (Mioceno Tardío). **MCH-P 173**, dos osteodermos aislados de anillo caudal; localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 3,66 Ma-4,72 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 243**, osteoderma aislado; ladera occidental del Cerro Pampa (localidad de San Fernando Sur), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 5,59 Ma-ca. 7 Ma, Messiniense (Mioceno Tardío). **MCH-P 254**, 2 osteodermos articulados; localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 4,79 Ma-5,24 Ma, Messiniense-Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MCH-P 384**, 4 osteodermos aislados y 1 fragmento de tubo caudal; localidad de San Fernando Sur, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; Niveles superiores de la Formación Andalhuala 3,66 Ma-4,72 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 388**, fragmento occipital de cráneo, 25 fragmentos de coraza dorsal, 78 osteodermos aislados de coraza dorsal, 3 vértebras, 33 osteodermos de anillo caudal, 19 fragmentos de tubo caudal, fragmentos indeterminados; NE de la localidad de San Fernando Norte (la Villa); departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 5,24 Ma-5,59 Ma, Messiniense-Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MCH-P 389**, 3 osteodermos aislados y varios fragmentos de hueso indeterminados; NE de la localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 5,24 Ma-5,59Ma, Messiniense-Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MCH-P 390**, Osteoderma aislado; NE de la localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 5,24 Ma-5,59 Ma, Messiniense-Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MCH-P 391**, Osteoderma aislado (cercano al borde lateral de la coraza dorsal); NE de la localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 5,24 Ma-5,59Ma, Messiniense-Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MCH-P 392**, Osteoderma aislado y ulna; S de la localidad de San Fernando Sur, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 5,59 Ma-ca. 7 Ma, Messiniense-Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MCH-P 393**, osteoderma aislado; NE de la localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 4,79 Ma-5,24 Ma Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 394**, 2 Osteodermos aislados y arco zigomático; NE de la localidad de San Fernando Norte (la Villa); departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 5,24 Ma-5,59Ma, Messiniense a Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MCH-P 395**, 1 osteoderma aislado; localidad de San Fernando Sur, departamento de Belén,

provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 5,59 Ma-ca. 7 Ma, Messiniense (Mioceno Tardío). **MCH-P 396**, placas anillo caudal y 2 vértebras caudales de un juvenil; SE de la localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; Formación Andalhuala; 4,79 Ma-5,24 Ma, Zanclicense (Plioceno Temprano). **MCH-P 397**, 2 osteodermos aislados de coraza dorsal; San Fernando Sur, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; ca. 5.59Ma, Messiniense (Mioceno Tardío). **MCH-P 398**, osteodermos de escudete cefálico, fragmentos de osteodermos de la coraza dorsal, fragmentos de cráneo y fragmentos indet; San Fernando Norte (La Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; Formación Andalhuala; 4,79 Ma-5,24 Ma, Zanclicense (Plioceno Temprano). **MCH-P 399**, varios osteodermos de la coraza dorsal, postcráneo y fragmentos de molariformes indet y 3 osteodermos de anillo caudal, San Fernando Norte (La Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; Formación Andalhuala; 4,79 Ma-5,24 Ma, Zanclicense (Plioceno Temprano) **MCH-P 400**, 1 osteoderma aislado y fragmento hueso indet; San Fernando Norte (La Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; Formación Andalhuala; 4,79 Ma-5,24 Ma, Zanclicense (Plioceno Temprano). **MCH-P 558**, 1 osteoderma; San Fernando Norte, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 5,24 Ma-5,59 Ma, Messiniense-Zanclicense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MCH-P 557**, 1 osteoderma aislado lateral de escudete cefálico; San Fernando Norte, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 5,24 Ma-5,59 Ma, Messiniense-Zanclicense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MCH-P 559**, 6 osteodermos de anillo caudal y 1 de coraza; San Fernando Norte (al E de La Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 5,24 Ma-5,59 Ma, Messiniense-Zanclicense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MCH-P 560**, varios osteodermos de un individuo juvenil; San Fernando Norte, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 5,24 Ma-5,59 Ma, Messiniense-Zanclicense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MLP-PV 28-X-8-6**, mitad derecha de coraza dorsal; localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”. **MLP-PV 29-X-8-4**, tubo caudal incompleto; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Hoplophractus proximus*"; localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”. **MLP-PV 29-X-8-5**, coraza dorsal incompleta en la periferia; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Eosclerocalyptus planus*"; Campo de los Cálidas, cerca de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”. **MLP-PV 29-X-8-6**, mitad derecha de coraza dorsal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Hoplophractus proximus*"; localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”. **MLP-PV 29-X-8-8**,

coraza dorsal algo incompleta; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Eosclerocalyptus planus*"; oeste del río Corral Quemado cerca de la localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 29-X-10-24**, fragmentos de coraza dorsal, escudo cefálico casi completo, cráneo parcialmente incompleto y vértebras cervicales; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Eosclerocalyptus planus*"; lomas a la derecha del río Hualfín, (cerca del Eje) de la localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 29-X-10-32**, mitad distal de un tubo caudal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Hoplophractus proximus*"; localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 31-XI-12-13**, tubo caudal algo incompleto en la región proximal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Eosclerocalyptus planus*"; lomas al este de la localidad de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 31-XI-12-19**, cráneo parcialmente completo, mitad anterior de coraza dorsal y fragmentos de la mitad posterior; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Hoplophractus proximus*" (figs. 4B, 5B, 6B, 7B y 10); lomas al sudeste de la localidad de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 31-XI-12-21**, fragmentos de coraza dorsal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Hoplophractus proximus*"; Lomas al SE de la localidad de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 16-127**, dos fragmentos de coraza dorsal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Hoplophractus proximus*"; Andalhuala, departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 16-129**, parte de un cráneo bastante incompleto, rama mandibular izquierda casi completa. Tipo de *Neuryurus proximus* Moreno y Mercerat (número original 9211, (Cabrera 1944, fig 12); originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Hoplophractus proximus*"; Andalhuala, departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 16-140**, fragmento de hemimandíbula derecha con los molariformes m4-m8; Andalhuala, departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 16-142**, porción distal de tubo caudal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Eosclerocalyptus planus*"; departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 16-144**, porción distal de tubo caudal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Eosclerocalyptus planus*"; departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 16-145**, porción proximal de tubo caudal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Eosclerocalyptus planus*"; departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 16-149**, fragmento de coraza dorsal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Eosclerocalyptus planus*"; departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **PVL 375**, cráneo, coraza

dorsal, fémur incompleto, tres vértebras incompletas, tubo caudal, varios fragmentos indeterminados; Loma Rica, entre las localidades de Entre Ríos y Andalhuala, departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucanense”. **PVL 3252**, rama horizontal de una mandíbula izquierda; Valle del Cajón, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucanense”.

Material suplementario de otras localidades, procedencia geográfica y estratigráfica y edad

CC-MUFCA 640, gran porción lateral de coraza y numerosos osteodermos aislados; Valle de Santa María (entre Yasyamayo y Tiopunco), provincia de Tucumán, Argentina; “Araucanense”. **CC-MUFCA 703**, cráneo, hemimandíbula derecha parcialmente incompleta, escudete cefálico muy completo, 4 fragmentos grandes de coraza dorsal, numerosos osteodermos aislados (algunos pertenecientes a la armadura caudal) y porción de pelvis; Valle de Santa María, provincia de Tucumán, Argentina; “Araucanense”. **MLP-PV 39-IV-25-I**, fragmento de un cráneo muy incompleto, originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Hoplophractus proximus*"; Tiopunco, provincia de Tucumán, Argentina; “Araucanense”. **MLP-PV 39-IV-25-7**, varios fragmentos de coraza dorsal. originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Hoplophractus proximus*"; Tiopunco, provincia de Tucumán, Argentina; “Araucanense”. **MLP-PV 39-IV-25-11**, varios osteodermos aislados; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Hoplophractus proximus*"; Tiopunco, provincia de Tucumán, Argentina; “Araucanense”. **MLP-PV 39-IV-25-14**, varios osteodermos aislados; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Hoplophractus proximus*"; Tiopunco, provincia de Tucumán, Argentina; “Araucanense”.

Descripción anatómica

Cráneo y dentición

El cráneo de *Eosclerocalyptus proximus* se encuentra representado por los materiales CC-MUFCA 703, FMNH-P 14501, MACN 4853, MLP-PV 29-X-10-24, 31-XI-12-19, y PVL 375 (ver Tabla 7). En vista lateral (Laminas X:A y B; XI:A y B; XII:A y B; XIII:A y B; XIV:A y B; XV:A y B; XVI:A y B), la morfología del cráneo presenta una marcada similitud con *Eo. tapinocephalus* (Cabrera, 1939) [MLP-PV 37-III-7-7] y en cierto grado con *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889) [FMNH-P 14396; MLP-PV 29-X-8-1; 29-X-10-1], *Pseudoplohophorus absolutus* Perea, 2005 [FC-DPV 475/595], *Ps. benvenutii* (Castellanos, 1954) [CC-MUFCA 1388], *Plohophorus figuratus* Ameghino, 1887 [MLP-PV 16-153] y *Pl. avellaneda* Quiñones et al., 2023 [Xen-72]. La región nasofrontal exhibe una inclinación anteroventral con respecto al área parietooccipital, formando un ángulo de aproximadamente 160°. Este ángulo se sitúa a la altura de la escotadura orbitaria. Cabe mencionar una característica concavidad en la zona parietal posterior del cráneo, próxima al contacto con el occipital; rasgo ausente en otras especies. La escotadura orbitaria presenta una morfología subelíptica, con su eje

principal orientado 140° en sentido antihorario respecto al eje dorsoventral. Esta morfología contrasta notablemente de la de los géneros *Glyptodon* Owen, 1839 [GCF 10; MCA 2015] y *Glyptotherium* Osborn, 1903 [UMMP 34826], que poseen escotaduras orbitarias circulares. El margen ventral de la escotadura orbitaria de *Eo. proximus* muestra una sutil cresta ósea, similar a la de *Pl. figuratus*, *Pl. avellaneda*, *Ps. absolutus*, *Ps. benvenutii* y *S. ameghini*, pero menos desarrollada que la de *Neosclerocalyptus* Paula Couto, 1957 [MACN-Pv 8579; 18107; MLP-PV 16-28; MCA 2010] y *Panochthus* Burmeister, 1866 [MLP-PV 16-29; MHNC 13491]. El arco cigomático de *Eo. proximus* se caracteriza por su diámetro transversal reducido, comparable al de *Eo. tapinocephalus* y *Pl. figuratus*. A diferencia de la morfología homogénea del arco cigomático en *Eo. tapinocephalus*, en *Eo. proximus* este arco exhibe una morfología variable a lo largo de su estructura. Su margen dorsal es recto, con una inclinación ventral hacia la escotadura orbitaria, lo que lo diferencia de *Neosclerocalyptus* y *Panochthus*, en los cuales el margen dorsal se presenta horizontal.

En vista frontal (Laminas X:C; XI:C; XII:C; XIII:C; XIV:C; XV:C), la abertura nasal muestra una morfología acorazonada, con los márgenes laterales curvos, de manera similar a *S. ameghini*, y algo diferente al de *Pl. figuratus*, *Ps. absolutus*, y *Ps. benvenutii* en el que los ángulos superiores son más cerrados, aunque no tanto como *Panochthus*; este contorno es muy diferente de *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914) [FMNH-P 14437; FMNH-P 14475] y *Doedicurus clavicaudatus* (Owen, 1847) [MLP-PV 16-24; MACN-Pv 2762] que es subrectangular, y de *Glyptodon* con su contorno subtriangular invertido. El margen ventral de la escotadura orbitaria muestra una sutil cresta ósea, similar en morfología a la de *Pl. figuratus*, con un desarrollo mucho menor que la de *K. castroi* Barasoain et al., 2022a [PV-UNS 260; PVSJ-366]. El foramen infraorbitario presenta un diámetro reducido. Los procesos descendentes del arco zigomático se muestran más robustos que los de *Plohophorus* Ameghino, 1887 y *Pseudoplohophorus* Castellanos, 1926; con una ligera expansión lateral en el sector terminal distal, pero sin llegar a la expansión que presentan *Eleutherocercus* Koken, 1888 y *Doedicurus*.

En vista dorsal (Laminas X:D; XI:D; XII:D; XIII:D; XIV:D; XV:D), la morfología general del cráneo es similar a la de *Eo. tapinocephalus* y en menor medida a *K. castroi*, aunque mostrando diferencias relevantes. En *Eo. proximus*, la zona rostral situada por delante de las escotaduras orbitarias es parcialmente subrectangular, sin llegar al desarrollo marcadamente rectangular de *Neosclerocalyptus* y *Glyptodon*; aunque cabe destacar que es anteroposteriormente más acortada que la de *K. castroi*. Difiere notablemente de otros taxones de contorno más subtriangular, como *S. ameghini*, *Pl. figuratus* y *Pl. avellaneda*. De la misma forma que *Kelenkura*, *Stromaphorus*, *Plohophorus* y *Pseudoplohophorus*, *Eo. proximus* carece de barra postorbital. Los arcos cigomáticos en *Eo. proximus* y *Eo. tapinocephalus* describen un contorno alargado anteroposteriormente y redondeado, de manera algo similar los de *S. ameghini*; siendo mucho

más gráciles que los de *P. avellaneda* y muchos menos extendidos anteroposteriormente que los de *K. castroi*. El estrechamiento postorbitario en *Eo. proximus* es más marcado que en *Eo. tapinocephalus*, mostrando cierta similitud con *Ps. absolutus* y *Ps. benvenutii*. La cresta sagital se presenta poco desarrollada.

En vista oclusal (Laminas X:E; XI:E; XII:E; XIII:E; XIV:E; XVI:C), *Eo. proximus* exhibe un paladar de morfología recta, carente de ensanchamientos y/o estrechamientos a lo largo de su extensión, al igual que *Eo. tapinocephalus* y *Pl. figuratus*. La superficie palatal presenta una gran cantidad de forámenes, característica que se hace especialmente patente en los ejemplares CC-MUFCA 703, MACN 4853, MLP-PV 31-XI-12-19 y 29-X-10-24. El Mf1 de *Eo. proximus* presenta una morfología variable, entre subredondeada y arriñonada, mostrando cierta similitud con los de *Pseudoplohophorus*, y diferenciándose de *Eo. tapinocephalus*, *Pl. figuratus*, *Pl. avellaneda*, *E. solidus*, *E. antiquus* y *D. clavicaudatus* que tienen una morfología redondeada, de *S. ameghini* que puede llegar a ser hasta subtriangular; todas en todas estas especies mencionadas carecen de lobulación, siendo una característica compartida que las diferencia diametralmente de los géneros *Panochthus* y *Glyptodon* que presentan una marcada trilobulación desde el Mf1. Los Mf2 y Mf3 muestran claros indicios de trilobulación, presentándose los lóbulos centrales menos desarrollados que los de los extremos, especialmente el lóbulo del extremo anterior que presenta mayor desarrollo, como en *Eo. tapinocephalus*. Como en la mayoría de las especies, a partir de Mf4 la trilobulación es muy marcada, sin apreciarse diferencias notables entre los otros molariformes de la serie. En *Eo. proximus* y *Eo. tapinocephalus* el foramen infraorbitario se encuentra emplazado a la altura del límite entre los Mf3 y Mf4, a diferencia de *S. ameghini* que se encuentra a la altura del Mf4 y de *Pl. figuratus*, *Pl. avellaneda*, *Ps. absolutus* y *Ps. benvenutii* en los que el foramen infraorbital está situado a nivel del Mf3.

En la vista occipital (Laminas X:F; XI:F; XII:F; XIII:F; XIV:F; XV:E), el contorno dorsal del supraoccipital se caracteriza por presentar una morfología redondeada y convexa, siendo similar al de *Ps. absolutus* y *E. solidus*, pero más elevado en el plano sagital que el de éste último. Se diferencia notablemente de *P. avellaneda*, *S. ameghini*, *D. clavicaudatus* y *E. antiquus* en los que el perfil dorsal del supraoccipital es ligeramente cuadrangular. La cresta sagital no se aprecia en esta vista como ocurre en *P. avellaneda*, *Ps. absolutus*, *Ps. benvenutii*; contrariamente a *S. ameghini* y *E. solidus* en los que sí es apreciable. En *Eo. proximus* el foramen magnum es marcadamente circular, de manera algo similar al de *D. clavicaudatus* y a diferencia de *P. avellaneda*, *Ps. absolutus*, *Ps. benvenutii*, *S. ameghini* y *E. solidus* que es sub-elíptico, y de *Glyptodon* que presenta un contorno romboidal.

Mandíbula

La mandíbula de esta especie se encuentra representada por los materiales CC-MUFCA 677; 703; PVL 3252; MLP-PV 16-129 (Láminas XVI; XVII, Tabla 8). Presenta una morfología general muy similar a la de *Stromaphorus ameghini* [MLP-PV 16-138; 29-X-8-1], *Pseudoplohophorus absolutus* [FC- DPV 475/595; 1084] y hasta donde se puede apreciar por ser más fragmentario, *Cranithlastus xibiensis* Arias, Alonso y Malanca, 1978 [CNS-PV 10.014/2]. En vista lateral, el borde ventral posterior de la rama horizontal muestra un ligero contorno cóncavo, más pronunciado que el de *S. ameghini*, pero a su vez mucho más sutil que los de *Eleutherocercus*, *Glyptodon* [GCF 10; MCA 2015], *Panochthus* y *Neosclerocalyptus*. El ángulo conformado entre la región sinfisial y el borde medio y posterior del cuerpo mandibular es de aproximadamente 130° como en *S. ameghini* y *Ps. absolutus*; y diferente al de *Eleutherocercus* y *Doedicurus* cercano a 140°, y de *Glyptodon* de 150°. Si bien no está totalmente preservada en ningún ejemplar, la rama ascendente es de conformación grácil como el cuerpo mandibular, y alcanza un diámetro anteroposterior similar a la longitud de la serie dentaria desde el mf1 al mf6; diferenciándose de *S. ameghini* en el cual el diámetro anteroposterior de la rama ascendente es menor. Al igual que en la mayoría de los gliptodontes, la rama ascendente se encuentra inclinada hacia adelante, conformando un ángulo de 70° entre el margen anterior y el margen alveolar; esta apertura difiere de las observadas en *Neosclerocalyptus*, *Doedicurus*, *Eleutherocercus* y *Glyptodon*, en las que el ángulo es menor a 65°. La rama horizontal del cuerpo mandibular alcanza la máxima altura a nivel del mf5, siendo su margen ventral ligeramente convexo, como en *Ps. absolutus* y *S. ameghini*.

En vista oclusal, se observa que el mf1 tiene un contorno subredondeado, casi circular, siendo más pequeño que la mitad del eje anteroposterior del mf2, similar a *Ps absolutus*. El mf2 presenta una morfología trilobulada incipiente, de manera similar a *Ps absolutus* y en cierta forma a *E. solidus*; condición marcadamente diferente a la de *N. ornatus* (Owen, 1845) y a *D. clavicaudatus* en los que el mf2 ya presenta una trilobulación claramente definida. El mf3 muestra una trilobulación muy marcada como en el resto de los molariformes posteriores, a diferencia de otras especies como *E. solidus* cuyo mf3 muestra aún una trilobulación incipiente . Cabe destacar que si bien el mf3 muestra una trilobulación similar al resto de molariformes que le siguen, los mf4 al mf8 presentan un diámetro antero-posterior al menos un 10% mayor que el mf3.

Escudete cefálico

El escudete cefálico de *Eosclerocalyptus proximus* se conoce fundamentalmente por los materiales MLP-PV 29-X-10-24, y CC-MUFCA 703 (Lámina XVIII, Tabla 9). Su morfología general en vista dorsal es subtriangular, diferenciándose notablemente de la de *Panochthus* [MHNC 13491; MHNG P-S.E 1.1] y *Doedicurus* [MACN 2762] que es de contorno subcircular; o *Neosclerocalyptus* [AGM 002; MACN 8873; MCA 2010] que presenta un contorno

subrectangular. El escudete de *Eo. proximus* está constituido por aproximadamente 39 osteodermos de tamaño variable, estando los de mayor diámetro ubicados en la región central y aquellos de menor diámetro en la periferia. En la zona parietooccipital, se emplaza el osteodermo de mayor tamaño (denominado A), el cual presenta una morfología endecagonal irregular con simetría bilateral en el plano sagital. Sin embargo, las mitades separadas por el plano coronal son asimétricas, con el margen posterior compuesto por dos segmentos formando un ángulo ca. 130° y el margen anterior por tres segmentos con el central horizontal y los laterales inclinados ca. 115° respecto al horizontal frontal. Los márgenes laterales de A se encuentran formados por tres segmentos de inclinación alternante. Si bien es muy similar al osteodermo homólogo de *S. ameghini* [MLP-PV 29-X-10-1; MPAT 002 y PVL 4905], la diferencia fundamental entre las figuras A de ambas especies es que la de *Eo. proximus* es más alargada anteroposteiormente que la de *S. ameghini*, de contorno cuadrado. A ambos lados de este gran osteodermo A se sitúan los osteodermos B (Bi y Bd), concretamente en el eje medio del plano coronal de A. A partir del contacto entre A y B, se origina una hilera osteodermos de pequeño tamaño que bordean todo el escudete cefálico. Anteriormente al osteodermo A, se emplazan los osteodermos C (Ci, Cc y Cd), precedidos de 3 osteodermos más denominados D (Di, Dc y Dd) y en posición aún más anterior, un último par más de osteodermos denominados E (Ei y Ed); para ahí culminar con la un única hilera de osteodermos de dimensiones más reducidas mencionados previamente (Las medidas de éstos se detallan en la Tabla 9). Cabe destacar que *S. ameghini*, si bien posee una estructura similar, carece completamente de los osteodermos E, además de presentar 2 hileras de osteodermos reducidos en la periferia del escudete cefálico.

Todos los osteodermos que componen el escudete cefálico en *Eo. proximus* son lisos (carentes de ornamentación) y ligeramente convexos, con un sutil punteado, únicamente presentan como estructura destacable una protuberancia circular sutil en el centro del osteodermo. Los osteodermos presentan un margen rugoso, provisto de numerosos forámenes, ordenados en dos hileras y muy próximos entre sí. Cabe destacar que tanto la disposición de estos osteodermos principales, como su carencia de ornamentación, la presencia de estos tubérculos sutiles en el centro de los osteodermos y los márgenes rugosos, son caracteres que también aparecen en *Pseudoplohophorus benvenutii* [CC-MUFCA 1388], *Ps. rebuffoi* (Castellanos, 1945) [CC-MUFCA 56], *Ps. absolutus* [FC-DPV 475, 595], y, en menor medida, en *Eucinepeltus petesatus* Ameghino, 1891 [MACN A 4758; MPEF Pv-1383]. Los restos de escudete cefálico de *Eo. tapinocephalus* [MLP-PV 37-III-7-7], si bien son muy fragmentarios y no se conocen escudetes completos hasta el momento, se presentan como osteodermos lisos carentes de ornamentación pero con una superficie ligeramente punteada, de perfil convexo y bordes rugosos, de manera muy similar a *Eo. proximus* y las demás especies afines; sin embargo en los osteodermos conservados no se aprecia el tubérculo central sutil. Es interesante remarcar que si bien en todas

estas especies los escudetes cefálicos mantienen éstas características comunes que los asemejan tanto, las corzas dorsales difieren absolutamente, éstas presentan ornamentación en roseta en todos los taxones, cada una con la ornamentación propia de su especie.

En contraposición a lo expuesto anteriormente, los escudetes cefálicos de *Propalaeohoplophorus australis* (Moreno, 1882) [YMP PU 15212], *Cochlops debilis* Ameghino, 1891 [YPMPU 15592], *N. paskoensis* (Zurita, 2002) [AGM 002], *N. pseudornatus* (Ameghino, 1889) [MACN 8873], *N. gouldi* Zurita, 2008 [MCA 2010], *P. intermedius* Lydekker, 1895 [MHNC 13491], y *P. tuberculatus* (Owen, 1845) [MHNG P-S.E 1.1], *P. frenzelianus* Ameghino, 1889 [AMNH 11243], *Boreostemma acostae* (Villarroel, 1983) [CAL-896], presentan todos ellos ornamentación en roseta, con diferente número de osteodermos, figuras periféricas y de filas de figuras periféricas, dependiendo del grupo. Finalmente *D. clavicaudatus* y *E. solidus* [MCH-P 327], presentan osteodermos lisos carentes de ornamentación, pero provistos de numerosos forámenes que en muchos casos atraviesan la totalidad del osteodermo; éstos forámenes son idénticos a los que presentan en las corzas dorsales, siendo los osteodermos del escudete de menor tamaño (ver Tabla 3).

Coraza y osteodermos

La coraza dorsal de *Eosclerocalyptus proximus* (ver Láminas XIX; XX; XXI; XXII; XXIII, Tabla 10), representada por los materiales FMNH-P 14405 MACN 4853; MCH-P 28; MLP-PV 29-X-8-6; PVL 375, presenta en vista lateral un perfil dorsal ligeramente convexo, con el punto de máxima convexidad situado en la región central de la coraza dorsal, como en los géneros *Stromaphorus* Castellanos, 1925 [FMNH-P 14439 y MLP-PV 29-X-10-2], *Pseudoplohophorus* [FC-DPV 475/595] y *Nopachtus* Ameghino, 1888 [MACN 2670]. A su vez, la morfología de la curvatura de la coraza dorsal lo diferencia de *Neosclerocalyptus* [MLP-PV 16-28; MMP 4300; MBM-PV 112], que muestra un perfil dorsal casi recto; de *Panochthus* [MLP-PV 16-29] y *Doedicurus* [MLP-DP 16-23] en los que la mayor convexidad está situada en la región anterior; de *Glyptodon* [CP-GMY 01], con la mayor convexidad en la región posterior; y finalmente *Eleutherocercus* [MLP-PV 16-25; CC-MUFCA 781], que presenta una estructura con morfología en “domo” en la región dorso-pélvica, ya mencionada y descrita anteriormente.

La porción anterior de la coraza dorsal de *Eosclerocalyptus proximus* (ver Láminas XIX:D; XX:B y C; XXI:B y C) muestra una escotadura cefálica compuesta de osteodermos pentagonales a hexagonales ornamentados en roseta simple, con una gran figura central redondeada y plana, rodeada de 1 fila de figuras periféricas muy pequeñas siempre en número menor de 12 y de morfología marcadamente poligonal. A diferencia de lo observado en *Neosclerocalyptus* (ver Zurita 2002; Zurita 2007a; Zurita et al., 2008; Quiñones et al., 2020), la parte más anterolateral de la coraza carece de expansión. Los osteodermos que componen el área contigua a la escotadura

cefálica son también pentagonales a hexagonales, compuestos de una gran figura central rodeada por una sola fila de 8 a 11 figuras periféricas de morfología poligonal y mayor tamaño que aquellas de la escotadura cefálica, presentando además en ocasiones figuras accesorias.

En la porción media de la coraza dorsal (ver Láminas XIX:E; XX:D y E; XXI:D y E), los osteodermos pentagonales o hexagonales en contorno presentan una ornamentación en roseta simple delimitada mediante surcos suaves de entre 4-6 mm de anchura; la figura central es redondeada y de superficie plana, encontrándose rodeada de una única fila completa de figuras periféricas de morfología poligonal con más de 9 figuras periféricas por fila, de manera similar que lo observado en *Hoplophorus* Lund, 1839 [MHN 1003], *Panochthus*, *Propanochthus* Castellanos, 1925 [MACN-Pv 1761], *Neosclerocalyptus*, *Nopachtus coagmentatus* Ameghino, 1888 [MLP-PV 16-122]. Cabe destacar que este mayor número de figuras periféricas establece una importante diferencia con otros taxones que muestran también figuras periféricas poligonales en ésta región de la coraza, pero con número de hasta 9 figuras periféricas en torno a la figura central, como en *Eucinepeltus petesatus* [MPEF Pv-1383], *Cochlops muricatus* Ameghino, 1889 [YMP PU 15331], *Propalaehoplophorus australis* [MLP-PV 16-15], *Glyptotherium* [AMNH 10704; 21808; 15548], *Boreostemma* Carlini et al., 2008a [CAL-896], *Glyptodon*, *Kelenkura* (Barasoain et al., 2022a) [PV-UNS 260; MMH-CH-88-6-58] y *Parapropalaehoplophorus septentrionalis* Croft, Flynn y Wyss, 2007 [SGO PV 4165]. Por otro lado, los casos diametralmente opuestos son aquellos de morfología redondeada de las figuras periféricas como en *Pseudoplohophorus*, *Plohophorus* [MLP-PV 16-153] y *Stromaphorus* o de la carencia de ornamentación de *Doedicurus* y *Eleutherocercus*. El margen lateral de la coraza se encuentra compuesto de osteodermos de morfología cuadrangular a rectangular, con una ornamentación similar al resto de la coraza; a diferencia de otros taxones como *G. munizi* Ameghino, 1881 [MMP 3985] y *G. reticulatus* Owen, 1845 [MCA 2015] que presentan dichos osteodermos marginales modificados a tubérculos.

En la porción posterior de la coraza dorsal (ver Láminas XIX:F; XX:F y G; XXI:F y G), los osteodermos presentan una superficie plana, diferente de las de *Glyptotherium* y *Glyptodontidium* Cabrera, 1944 [MLP-PV 29-X-8-3] de superficie ligeramente convexa, y *Stromaphorus* y *Nopachtus cabrerai* Zamorano, et al., 2011 [MACN 2670] en los que es marcadamente convexa. Los osteodermos mantienen la ornamentación en roseta simple con más de 8 figuras periféricas, pero no más de 13; cabe mencionar en este punto de la descripción, que en otros taxones como *Stromaphorus* o *Nopachtus* existe mayor variabilidad en la ornamentación entre las regiones anterior, medio y posterior de la coraza dorsal de un mismo individuo, en tanto que en *Eosclerocalypus* se observa una ornamentación más homogénea con una menor variación especialmente en lo que al número de figuras periféricas y filas de figuras periféricas se refiere. Las figuras centrales de los osteodermos propios de la región más próxima a la escotadura caudal

tampoco aumentan en demasía su tamaño, puesto que el porcentaje ocupado por dicha figura en relación al total de la superficie del total del osteodermo es inferior al 50%. La morfología en vista lateral de la escotadura caudal de *Eo. proximus* se presenta ventralmente inclinada, de manera similar al resto de Glyptodontidae, excepto en el género *Glyptotherium* cuya escotadura caudal es dorsalmente inclinada (ver Zurita et al., 2018). Los osteodermos que constituyen la escotadura caudal presentan figuras periféricas laterales y proximales. Por último, cabe destacar que en general la ornamentación de la coraza dorsal en comparación con la ornamentación de la armadura caudal es similar.

Húmero

El húmero de *Eosclerocalyptus proximus* se encuentra representado por los materiales FMNH-P 14501 y CC-MUFCA 676 (ver Lámina XXIV, Tabla 12); sin embargo, el ejemplar CC-MUFCA 676 no ha sido considerado en esta descripción por tratarse de un individuo juvenil, y será descrito y analizado en profundidad en el capítulo 5 de la presente tesis. El tamaño general del húmero de *Eo. proximus* es similar al de las especies *Pseudoplohophorus absolutus* [FC-DPV 475/595], *Ps. rebuffoi* [MMC 880], algo menor que *Neosclerocalyptus ornatus* [MLP-PV 16-28]; *N. paskoensis* [PZ-CTES 5879; MACN 18107; AGM 007], *Hoplophorus euphractus* Lund, 1839 [UFGM 1235]; y mucho menor que *Glyptodon munizi* [GCF 10; 97], *G. reticulatus* [MCA 2017; MNPA V/005992; V/006197], *Panochthus tuberculatus* [MHNG P-S.E 1.1; MLP-PV 16-29; 10-VIII-4-1], *P. intermedius* [MHNC-13491] y *P. subintermedius* Castellanos, 1937 [MACN-PV 5130]. El diámetro transversal de la extremidad proximal (DTEP) en FMNH-P 14501 es notablemente reducido, siendo incluso menor que los de *Ps. absolutus* y *Ps. rebuffoi*. El tubérculo mayor se encuentra desarrollado en comparación con aquellos de otras especies, mientras que la cabeza humeral también presenta una superficie articular mayor que otros taxones como *N. paskoensis*; por otro lado la morfología del surco intertubercular (corredora bicipital) se aproxima en cierta forma al de *Pseudoplohophorus*. La tuberosidad deltoidea y la cresta deltoidea presentan un grado de desarrollo intermedio entre *G. munizi* y *N. paskoensis*, las cuales son mayores, y *P. tuberculatus* y *P. intermedius* en los cuales están menos expandidos lateralmente. En vista posterior, el canal de torsión (*canalis infradeltoideum*) es también semejante al de *Pseudoplohophorus*, por ser poco profundo y amplio, especialmente en la región distal. Si bien la cresta supracondoilea lateral no está bien preservada en el material FMNH-P 14501, en conjunto con el CC-MUFCA 676 se muestra menos expandida pero más ancha que la de *Pseudoplohophorus*, *Neosclerocalyptus* y *Panochthus*. El diámetro transversal mínimo de la diáfisis (DTmD) es similar al de *Pseudoplohophorus*. El diámetro transversal de la epífisis distal (DTED) es bastante reducido siendo más próximo en dimensiones al de *N. ornatus* y mucho menor que los de *Pseudoplohophorus* y *Panochthus*. El epicóndilo medial (epitróclea) es de morfología acortada y cuadrangular isométrico, similar al de *Neosclerocalyptus*, siendo más

robusto en *Eo. proximus*. En vista anterior, sobre el epicóndilo medial se aprecia un marcado foramen entepicondilar de morfología ovalada en sentido proximodistal. La presencia de éste foramen entepicondilar es una característica compartida en la mayoría de los Glyptodontidae, a excepción de los géneros *Glyptodon* y *Glyptotherium* que carecen de él (ver Cuadrelli et al., 2019). La tróclea distal es robusta. El epicóndilo lateral (ectocondilo) se muestra más expandido lateralmente que los de *Neosclerocalyptus*, *Pseudoplohophorus* y *Panochthus*. En vista posterior se aprecia la fosa olecraniana suave, menos marcada que en *N. paskoensis*, *Ps. absolutus* y *Ps. rebuffoi*.

Fémur

Las dimensiones generales, representados por los ejemplares FMNH-P 14501 y FMNH-P 14405 (ver Lámina XXV, Tabla 13), son mucho menores que las de *Glyptodon munizi* [GCF 10], *G. reticulatus* [MMP 3983; MCA 2017], *Panochthus tuberculatus* [MHNG P-S.E 1.1; MLP-PV 16-29], *P. greslebini* Castellanos, 1940 [MNRJ 2760/2V], *P. subintermedius* [MACN-Pv 5130] y *P. intermedius* [MHNC-13491]; algo menores que las de *P. avellaneda* [Xen-72], *Eleutherocercus solidus* [FMNH-P 14437], *Neosclerocalyptus ornatus* [MLP-PV 16-28], *N. pseudornatus* [MACN 2076; 2936; 2332; 8676; 17689]; y *N. paskoensis* [MACN 18107; PZ-CTES 5879] y menor que las especies *Parapropalaehoplophorus septentrionalis* [SGO PV 4165] y *Propalaehoplophorus australis* [MLP-PV 16-15]; siendo muy similar en proporciones a *Kelenkura castroi* [PV-UNS-260]. Los materiales CC-MUFCA 609 y 676 no han sido considerados en esta descripción por tratarse posiblemente de individuos juveniles o no totalmente adultos, serán descritos y analizados en el capítulo 5 de la presente tesis. La epífisis proximal presenta un diámetro (DTEP) un poco mayor que el de *Neosclerocalyptus*, y más marcado comparado con *K. castroi*, *Pro. australis* y *Par. septentrionalis*. Respecto a la epífisis proximal, la cabeza femoral es redondeada, con una superficie articular y trocánter menor de dimensiones más reducidas que en *E. solidus*; ambas estructuras se encuentran por debajo del trocánter mayor, el cual es bastante robusto, con un área articular especialmente ancha y cuadrada, en tanto su extensión proximo-distal llega a ser equiparable con el de géneros mayores como *Glyptodon* o *Panochthus*. La longitud de la diáfisis en relación con ambas epífisis es de aproximadamente un 60% , lo que le otorga al fémur un aspecto mucho más estilizado que el de otros géneros de tamaño similar como *Neosclerocalyptus*. Cabe destacar que si bien el único material conocido de *Eo. tapinocephalus* [MLP-PV 37-III-7-7] es muy fragmentario, preserva el área central de la diáfisis del fémur la cual es extremadamente similar al de *Eo. proximus*. Ambos taxones presentan la reducción máxima de la diáfisis (DTmD) y la expansión del fémur hacia la epífisis proximal idénticas. La diferencia más importante entre ambas radica en el ángulo entre la diáfisis y el lateral proximal del tercer trocánter, ya que en *Eo. tapinocephalus* se aprecia un ángulo más abierto de aproximadamente 140° en contraposición al de *Eo. proximus* que es algo

menor a 130°. El tercer trocánter se emplaza en la diáfisis en una posición medio-distal, similar a *Kelenkura*. Esta morfología difiere en *Parapropalaeohoplophorus* y *Propalaeohoplophorus* los cuales, además de presentar el tercer trocánter más estrecho y grácil, se ubica en una posición bastante centrada en la diáfisis. En los géneros que tienen el tercer trocánter de mayores dimensiones como *Glyptodon*, *Neosclerocalyptus* y *Panochthus*, además de presentar esta estructura en una posición más distal, muestran una relación con el epicóndilo lateral que le otorga a ese sector cierta morfología cuadrangular, también observable en *P. avellaneda*; por el contrario, en *Eo. proximus* posee el tercer trocánter y un epicóndilo lateral separados. Por último, la epífisis distal presenta un diámetro distal (DTED) de dimensiones reducidas, incluso en comparación con especies cuyas otras medidas son menores, como en *Kelenkura castroi*; pero mayor que las de *Pro. australis* y *Par. septentrionalis*. En la epífisis distal se aprecia un epicóndilo y cóndilo medial con extensión lateral reducida, y ambos cóndilos (lateral y medial) muy juntos, que genera un ancho reducido de la epífisis; Sin embargo, no se puede descartar que estos ejemplares se encuentren afectados por deformación, puesto que además de presentar una morfología dudosa, éstas características se observan en ambos ejemplares adultos analizados (FMNH-P 14405 y 14501), pero no en el juvenil (CC-MUFCA 676).

Tibio-fíbula

La tibio-fíbula de esta especie está representada por el ejemplar CC-MUFCA 609 (Lámina XXV:I, J, K y L, Tabla 14), el cual además de ser un juvenil, no presenta un buen estado de preservación; pero es la única tibio-fíbula conocida de esta especie por el momento. Su morfología es similar a la de *Neosclerocalyptus pseudornatus* [MACN 2272; 2273] por su gracilidad, y en menor medida a *Eleutherocercus solidus* [FMNH-P 14437], éste último presenta las epífisis más robustas. El tamaño general y particularmente su longitud máxima (LM), se presentan mucho más reducidas que *Neosclerocalyptus*, *Eleutherocercus*, *Panochthus* [MHNG P-S.E 1.1; MLP-PV 16-29] y *Glyptodon* [GCF 10]. Los diámetros transversos de las epífisis proximal (AEP) y distal (AED) son menores, a las de *N. pseudornatus*, *N. ornatus* [MLP-PV 16-28] y *N. paskoensis* [MACN 18107]; y *E. solidus* que representan el doble de anchura que las de *Eo. proximus*. Por otro lado, los diámetros transversos mínimos de la tibia (DTmT) y de la fíbula (DTmF) de *Eo. proximus* presentan diámetros mayores que *E. solidus*.

Anillos caudales

La armadura caudal de *Eo. proximus* (Lámina XXVI) se encuentra conformada por varios anillos caudales en la porción proximal y un tubo caudal en su mitad distal. Los anillos caudales se han caracterizado a través de los materiales FMNH-P 14405; 14501; MCH-P 29; 173; 384; 388; 396 y 399. Cada anillo está compuesto por 2 hileras de osteodermos, como en los géneros *Stromaphorus* [FMNH-P 14414; MCH-P 365; 401; MLP-PV 16-136], *Panochthus* [MHNC

13491], *Neosclerocalyptus* [MACN-Pv 18107; PVL 4500], *Pseudoplohophorus* [FC-DPV 475/595; CC-MUFCA 1388], *Kelenkura* [PV-UNS 260], *Cochlops* Ameghino, 1889 [MACN A 2113], *Propalaeohoplophorus* Ameghino, 1887 [MLP 16-16] y *Eucinepeltus* Ameghino, 1891 [MPEF Pv-1383]; constituyendo de esta forma la configuración más común entre los Hoplophorinae. La hilera de posición más proximal está compuesta por osteodermos de morfología pentagonal irregular, con un eje anteroposterior predominante que les confiere una morfología cuasi rectangular; y el borde en contacto con la otra hilera distal en forma de “v”. Dichos osteodermos presentan una ornamentación en roseta, compuestos por una figura central redondeada y plana, rodeada de dos filas de figuras periféricas de morfología poligonal; cabe destacar que la fila de periféricas más próxima a la figura central no siempre se encuentra completa, ya que aquellas figuras en contacto con el borde interno del anillo (las próximas al borde en contacto con la otra hilera distal en forma de pico) se encuentran muy reducidas en tamaño, llegando incluso a desaparecer en algunos casos. Es importante señalar que si bien los anillos caudales de *Eo. proximus* y *S. ameghini* son muy similares, una diferencia notable es que *Eo. proximus* presenta 2 filas de figuras periféricas entre la figura central y el borde articulado del anillo, mientras que en *S. ameghini* se observan 3 filas. En el otro extremo del osteodermo, el borde anterior recto es liso y plano, con un perfil en morfología articular de cuña para solaparse con el anillo previo. Cabe señalar que en algunos ejemplares (e.g. MCH-P 29 y 173) se observa claramente que el área de transición entre este borde liso y la zona ornamentada es marcadamente rugosa y con presencia de grandes forámenes, especialmente en los anillos más proximales (ver Lámina XXVI:B y C). Considerando esta información es posible que esta morfología corresponda a regiones originalmente embebidas en tejido conjuntivo a fin de amortiguar el contacto inter anular y/o con la región de la escotadura caudal de la coraza dorsal. A su vez, la segunda hilera de posición distal se encuentra compuesta por osteodermos de morfología pentagonal más isodiamétrica que los de la hilera anterior; presentan el borde libre liso y el borde en contacto con la hilera proximal en forma de “v”, facilitando así su articulación con la otra hilera. La figura central es también redondeada y plana y de tamaño similar a los de la hilera proximal; se encuentra rodeada de una fila incompleta de entre 7 a 8 figuras periféricas de morfología pentagonal cuyo tamaño crece en el sector proximal y decrecen hasta desaparecer en el límite opuesto que representa el borde libre.

Tubo caudal

El tubo caudal de *Eo. proximus* (Láminas XXVII; XXVIII; XXIX; XXX, Tabla 15), representado por los materiales FMNH-P 14405, 14501, 14522, PVL 375, MACN 4853 y 16516, presenta una morfología general cónica roma de sección transversal circular en toda su extensión; presenta una ornamentación en roseta con figuras centrales redondeadas y de superficie lisa; estos caracteres lo asemejan a los tubos caudales de otros taxones como *Pseudoplohophorus* [FC CVF475/595 y

CC-MUFCA 1388], *Pl. figuratus* [MLP-PV 98-XI-21-1], *S. ameghini* [MLP-PV 29-X-8-9; 29-X-10-1; FMNH-P 14414 y 14532], *Neosclerocalyptus* [MMP 4300; MACN-Pv 13084 y PZ-CTES 5879] y en cierta forma a *Kelenkura castroi* [PV-UNS 260; MMH-CH-88-3-135; 88-6-57]. Difiere notablemente de los tubos de *Ho. euphractus* Lund, 1839 [MHN 1005], *No. coagmentatus* [MLP-PV 16-122], *Pro. bullifer* (Burmeister, 1874) [MANC-Pv 1761], *Panochthus* [MLP-PV 16-29; AMNH 11243; MHNC 13491 y MANC-Pv 5130], *Eleutherocercus* [FMNH-P 14437; MLP-PV 16-25; 29-X-10-21 y MACN-Pv 2893], los cuales presentan morfologías generales dorsoventralmente aplanados y *D. clavicaudatus* [BM (NH) 19955; MLP-PV 16-23] que es cilíndrico y con el ápice en forma de maza.

En vista dorsal (Láminas XXVII:A y C; XXVIII:A y C; XXIX:A y C; XXX:A y C), la ornamentación del tubo caudal presenta un patrón de roseta simple, mostrando una figura central de morfología redondeada a subelíptica en sentido anteroposterior, con superficie lisa y plana, rodeada por una sola fila completa de figuras periféricas relativamente grandes (en comparación con las de *Neosclerocalyptus*, *Stromaphorus*, *Plohophorus* y *Pseudoplohophorus*) de morfología pentagonal, en número de 10 a 12 por fila en la región proximal y 7 a 10 por fila en la región distal, cabe destacar que las figuras periféricas se encuentran compartidas con las figuras centrales adyacentes. El tubo caudal reduce su diámetro hacia la región distal, mostrando un ápice de morfología cónica roma simple. Se encuentra coronado por dos grandes figuras terminales lisas (T), bordeando también el extremo lateral del ápice del tubo, de manera similar a *Neosclerocalyptus* y *Cr. xibiensis* [CNS-PV 10.014/4], pero presentando dimensiones menores que sus homólogas en *S. ameghini*. Los márgenes mediales de estas grandes figuras se encuentran separados en toda su extensión, como en *Neosclerocalyptus pseudornatus* [MACN 7075], *N. ornatus* [MMP 4300], *N. paskoensis* [PZ-CTES 5879]; este rasgo, aunque sutil, lo distingue de los géneros *Stromaphorus*, *Plohophorus* y *Pseudoplohophorus* en los que ambas figuras apicales están en contacto, especialmente en la porción más distal del ápice caudal. Entre estas dos figuras apicales separadas de *Eo. proximus*, en ocasiones media una única fila de figuras periféricas (e.g. FMNH-P 14501; PVL 375 y MACN 4853), mientras que en otros ejemplares existen dos filas (e.g. FMNH-P 14345 y 14522). Entre las figuras T, se observa una figura redondeada aislada denominada figura posterior (P), también presente en otros géneros como *Plohophorus*, *Pseudoplohophorus* y *Stromaphorus* (ver Castellanos 1940 (tomo I), Toriño y Perea 2018 y Núñez-Blasco et al., 2024a). El ápice se distingue notablemente de *Hoplophorus* y *Nopachtus* por carecer de grandes espinas laterales; de *Propanochthus* y *Panochthus* que presentan figuras elípticas muy rugosas, deprimidas y elevadas en el centro; y finalmente de *Eleutherocercus* y *Doedicurus* con figuras laterales y apicales elípticas muy rugosas y completamente cóncavas.

En vista ventral, la ornamentación del tubo caudal es casi idéntica al lado dorsal, aunque las figuras centrales son más grandes, especialmente en la porción distal donde las figuras periféricas

se ven bastante reducidas llegando incluso a desaparecer en la región más próxima al ápice, con las figuras centrales en contacto entre ellas. En esta vista, las grandes figuras apicales principales (T) contactan en los márgenes mediales, excepto en los ejemplares que presentaban dos filas entre las figuras apicales en la vista dorsal. En la región proximal del tubo caudal, las figuras centrales se encuentran totalmente rodeadas de una única fila de figuras periféricas compartida con las figuras centrales adyacentes; también se observan figuras accesorias aisladas, especialmente entre las filas dos y tres de los osteodermos que componen el tubo caudal.

En vista lateral (Láminas XXVII:B y D; XXVIII:B y D; XXIX:B y D; XXX:B y D), las figuras terminales (T) exhiben una superficie lisa y plana, estando precedidas en sentido proximal por tres figuras laterales planas y lisas (I, II y III), las cuales se reducen gradualmente de tamaño, seguidas de una cuarta figura (IV) mucho más reducida que en ocasiones se encuentra separada de I, II y III por un par de figuras intermedias. Éstas figuras laterales principales se encuentran totalmente rodeadas de figuras periféricas de morfología poligonal, que comparten con las figuras centrales de posiciones más dorsal y ventral. Entre las grandes figuras laterales de *Eo. proximus* se aprecia una única fila de figuritas periféricas, como en *Ps. absolutus* [FC-CVF 475, 595], *Ps. benvenutii* [CC-MUFCA 1388], *Ps. rebuffoi* [MMC 880], *P. avellaneda* [Xen-44] y *Cr. xibiensis*. Por otro lado, en *N. pseudornatus* y *N. ornatus* se ven 2 filas de figuras periféricas y en *S. ameghini* y *K. castroi* las figuras laterales están en contacto careciendo de figuras entre ellas (especialmente entre las 3 primeras figuras partiendo desde el ápice).

Ficha bibliográfica (*Ho. proximus* Moreno y Mercerat, 1891)

- (1891). *Neuryurus proximus* Moreno y Mercerat, 1891, p 224. [n. sp., Tipo MLP-PV 16-129].
- (1914). *Sclerocalyptus planus* Rovereto, 1914, p 103., Lam VII, fig.2 [n. sp., Tipo MACN 2939].
- (1914). *Lomaphorus corallinus* Rovereto, 1914, p 103., Lam VII, fig. 1, 1a [n. sp., Tipo MACN-Pv 8331].
- (1919). *Eosclerocalyptus lilloi* Ameghino C., 1919, p 150., Lams III, IV y V [n. gen. y n. sp., Tipo MACN 4853].
- (1929). *Trachycalyptus corallinus*: Castellanos, 1929, p 39-40., Lam XXXVI [n. comb.]
- (1932). *Lomaphorops corallinus*: Castellanos, 1932, p 99 [n. gen., n. comb. y n. sinom. = *Lomaphorus corallinus* y *Trachycalyptus corallinus*].
- (1940). *Eosclerocalyptus planus*: Castellanos, 1940, p 85 (Nota). [n. comb.].
- (1940). *Urotherium proximum*: Castellanos, 1940, p 275. [enmienda de nombre injustificada; sinónimo objetivo].
- (1944). *Eosclerocalyptus planus*: Cabrera, 1944, p 8. [n. sinom. = *Eosclerocalyptus lilloi*].

- (1944). *Hoplophractus proximus*: Cabrera, 1944, p 21. [n. comb. y n. sinom. = *Plohophorus ameghini* (parte no Ameghino); *Sclerocalyptus planus* (parte no Rovereto) y *Urotherium proximum*].
- (1944). *Lomaphorus corallinus*: Cabrera, 1944, p 59. [n. sinom. = *Lomaphorox* [*Lomaphorops*?] *corallinus* y *Trachycalyptus corallinus*].
- (1948). *Eosclerophorus paulacoutoi* Castellanos, 1948c, p (1-13). [n. gen. y n. sp., Tipo CC-MUFCA 676].
- (2007). *Eosclerocalyptus proximus*: Zurita, 2007b, p 4 [n. comb. y n. sinom. = *Sclerocalyptus planus* Rovereto, 1914; *Eosclerocalyptus lilloi* C. Ameghino, 1919; *Neuryurus proximus* Moreno y Mercerat, 1891; *Urotherium proximum* (Moreno y Mercerat, 1891); *Eosclerocalyptus planus* (Rovereto, 1914); *Hoplophractus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891) y *Eosclerophorus paulacoutoi* Castellanos, 1948c].

3.3. *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1887)

Láminas XXXI-XLIV

Glyptodontidae Gray, 1869

Hoplophorinae Huxley, 1864

Plohophorini Castellanos, 1932

Stromaphorus Castellanos 1925

Stromaphorus ameghini (Ameghino, 1889)

Especie tipo: *Plohophorus philippii* Moreno y Mercerat, 1891

Sinonimia: *Hoplophorus ameghinii* Moreno, 1882, p. 120 [nom. nud.]; *Plohophorus ameghini* Ameghino, 1889, p. 825, plates LXIX, figs. 19 y 20 y LXXXII, figs. 5 y 6; *Neuryurus compressidens* Moreno y Mercerat, 1891, p. 224; *Plohophorus philippii* Moreno y Mercerat, 1891, p. 225; *Plohophorus ameghinii* Ameghino, 1902a, p. 2; *Plohophorus ameghinoi* Ameghino, 1904, p. 288; *Stromaphorus ameghinoi* (Ameghino, 1904) Castellanos, 1925, p. 96 (not 1940, p. 27) [n. comb.]; *Stromaphorus philippii* (Moreno y Mercerat, 1891), Cabrera 1939 [n. comb.]; *Stromaphorus ameghinoi* (Ameghino, 1904) Castellanos, 1940, p. 27 (not 1925, p. 96); *Urotherium compressidens* Castellanos 1940, p. 273; *Stromaphorus compressidens* (Moreno y Mercerat, 1891), Cabrera 1944, p. 30 [n. comb.]. *Phlyctaenopyga ameghini* (Ameghino, 1889), Cabrera 1944, p. 42 [n. gen, n. comb.]; *Peiranoa bullifera* Castellanos 1946, p. 5.

Holotipo: MLP-PV 16-101, pequeño fragmento de coraza y osteodermo aislado.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina. Grupo Santa María, “Araucanense”.

Diagnosis: Gliptodonte de talla media, mayor que *Pseudoplohophorus* pero menor que *Panochthus*, *Glyptodon* y *Doedicurus*. El cráneo presenta un perfil lateral similar al de *Plohophorus* y *Pseudoplohophorus*. Presenta la región nasal reducida dorsoventralmente y el área naso-frontal inclinada 152° antero-ventralmente por delante de las escotaduras orbitarias. La abertura nasal es de contorno subtrapezoidal invertido con ambos márgenes laterales convexos. En vista dorsal, la región del área rostral delante de las escotaduras orbitarias es subtriangular. Los arcos cigomáticos son más alargados anteroposteriormente que los de otros *Plohophorini* (eg. *Plohophorus figuratus*). Carece de barra postorbital. En vista lateral, la escotadura orbitaria es de contorno subelíptico, con su margen posterior con un ángulo de 110° respecto al plano palatino. En vista oclusal, la morfología general del paladar es recta, como en *Plohophorus* y difiriendo

de *Pseudoplohophorus*. Los Mf1 y Mf2 presentan una morfología triangular, mientras que los Mf4 a 8 cuentan con una trilobulación muy marcada; el Mf4 coincide con el foramen infraorbital. La coraza dorsal presenta una morfología subrectangular, con variación en la ornamentación según el sector. En la porción anterior se aprecian figuras centrales redondeadas y planas, rodeadas por una única fila de 10 a 12 pequeñas figuras periféricas de morfología también redondeada. En la porción media se aprecian figuras centrales subcirculares y ligeramente convexas, rodeadas por una primera fila completa de 11 a 15 figuras periféricas y una segunda fila siempre incompleta; se diferencia claramente de *Nopachtus*, *Panochthus* y *Propanochthus* en los que la segunda fila siempre está completa. En la región posterodorsal, las figuras centrales son redondas y muy convexas, se encuentran rodeadas por una primera fila de 12 a 21 figuras periféricas y una segunda fila, esta vez sí completa, de entre 21 a 27 figuritas periféricas; cabe señalar que ésta es la única zona de la coraza en la que la segunda fila de figuras periféricas está completa. El margen caudal está compuesto por grandes figuras centrales convexas precedidas anteriormente por 3 a 5 filas de figuras periféricas, a los lados de la figura central una fila de figuras periféricas y un borde libre en el margen más posterior. En vista dorsal y ventral, el tubo caudal tiene los bordes laterales paralelos a lo largo de toda su longitud en lugar de estrecharse distalmente, como los tubos caudales de *Pseudoplohophorus* y *Plohophorus* y siendo de contorno transversal casi circular. Presenta un patrón en roseta simple, con una figura central de superficie lisa rodeada por una única fila completa de figuras periféricas compartidas. En el ápice hay dos grandes figuras terminales lisas (T) que, en la porción más distal, están en contacto. Presenta cuatro figuras laterales (numeradas I, II, III y IV) que reducen su tamaño hacia la porción proximal. La figura I es característicamente convexa, a diferencia de las figuras II, III y IV, que son más planas. Entre las figuras laterales y marginales hay una hilera de pequeñas figuras periféricas.

Material referido, procedencia geográfica y estratigráfica y edad

CCPCQ 03-DPA-Pv264, coraza dorsal parcialmente completa (a excepción de parte de la región dorsal) y el último anillo caudal asociado a la porción más proximal del tubo caudal; todo ello de un individuo juvenil; localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 3,6 Ma-7,246 Ma, Zancliense-Messiniense (Plioceno Temprano-Mioceno Tardío). **FMNH-P 14367**, coraza dorsal incompleta de un individuo juvenil; originalmente clasificado en Marshall y Patterson (1981) como "*Eosclerocalyptus planus*"; paraje de Loma Rica, entre las localidades de Entre Ríos y Andalhuala, departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala, nivel XVII de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II); 4,85 Ma-6,02 Ma, Zancliense-Messiniense (Plioceno Temprano-Mioceno Tardío). **FMNH-P 14396**, cráneo deformado; originalmente clasificado en Marshall y Patterson (1981) como "*Stromaphorus* sp.";

Ampajango, departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Chiquimil, nivel XI de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II); 6,02 Ma-6,88 Ma, Messiniense (Mioceno Tardío). **FMNH-P 14414**, cráneo incompleto, fragmento de coraza dorsal, fémur, dos anillos caudales y porción distal del tubo caudal; originalmente clasificado en Marshall y Patterson (1981) como "*Stromaphorus* sp."; localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala, nivel 17 de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II); 6,3 Ma-6,9 Ma, Messiniense (Mioceno Tardío). **FMNH-P 14439**, coraza dorsal completa y diez osteodermos de anillos caudales; originalmente clasificado en Marshall y Patterson (1981) como "*Phlyctaenopyga ameghini*"; localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincial de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala, nivel 26 de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II); 4,4 Ma-4,9 Ma; Zancliense (Plioceno Temprano). **FMNH-P 14447**, fragmento de coraza dorsal; originalmente clasificado en Marshall y Patterson (1981) como "*Glyptodontidae indet.*"; localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincial de Catamarca, Argentina; Formación Corral Quemado, nivel 32 de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II); menor de 3,66 Ma, Piacenziense (Plioceno Tardío). **FMNH-P 14470**, mandíbula, huesos de las extremidades, fragmento de coraza dorsal y vértebras; originalmente clasificado en Marshall y Patterson (1981) como "*Glyptodontidae indet.*"; Entre Ríos (ex Chiquimil o Shiquimil), departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Las Arcas, nivel VII de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II); 6,88 Ma-9,01 Ma, Tortoniense-Messiniense (Mioceno Tardío). **FMNH-P 14532**, porción proximal de tubo caudal; originalmente clasificado en Marshall y Patterson (1981) como "*Panochthus*"; localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala-Corral Quemado, nivel 15-32 de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II); 3,66 Ma-7,14 Ma, Mioceno-Plioceno. **MCH-P 39**, tres osteodermos articulados de la región dorsal de la coraza dorsal; originalmente clasificado en Bonini (2014) como "*Phlyctaenopyga ameghini*"; localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 3,66 Ma-4,72 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 174**, fragmento de osteoderma aislado; localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 3,66 Ma-4,72 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 176**, osteoderma aislado (porción posterior de la coraza dorsal); localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 3,66 Ma-4,72 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 177**, osteoderma aislado; localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 3,66 Ma-4,72 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 244**, 2 osteodermos aislados; localidad de San Fernando Norte, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación

Andalhuala; 4,72 Ma-4,79 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 247**, osteoderma aislado; localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 4,72 Ma-4,79 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 323**, osteoderma aislado; S de la localidad de San Fernando Sur, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 5,24 Ma-5,59 Ma, Messiniense (Mioceno Tardío). **MCH-P 326**, osteoderma aislado; NO de la localidad de San Fernando Sur, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 3,66 Ma-4,72 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 328**, fragmentos de coraza dorsal, osteodermos aislados, fragmentos de anillos caudales y fragmentos de tubo caudal; localidad de San Fernando Norte (la Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 3,66 Ma-4,72 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 364**, osteoderma aislado de la coraza dorsal y varios fragmentos indeterminados; ladera occidental del Cerro Pampa (localidad de San Fernando Sur), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Chiquimil, miembro el Jarillal (facies lacustres); 7,14 Ma-9 Ma; Messiniense-Tortonense (Mioceno Tardío). **MCH-P 365**, 18 osteodermos aislados de coraza dorsal, 1 osteoderma de anillo caudal y 7 fragmentos indet; ladera occidental del Cerro Pampa (localidad de San Fernando Sur), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 3,66 Ma-4,7 Ma, Messiniense-Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MCH-P 377**, osteoderma aislado de la porción anterior de la coraza dorsal; localidad de San Fernando Norte, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 4,79 Ma-5,59 Ma, Messiniense-Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MCH-P 401**, gran fragmento de anillo caudal y fragmento de petroso; localidad de San Fernando Sur, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 4,79 Ma-5,59 Ma, Messiniense-Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MCH-P 402**, 1 osteoderma aislado; localidad de San Fernando Sur, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Chiquimil (miembro el Aspero?); 7,14 Ma-9,14 Ma, Tortonense (Mioceno Tardío). **MCH-P 403**, 1 osteoderma aislado de la región lateral de la coraza dorsal alterado en superficie y fragmento de hueso indeterminado; localidad de San Fernando Sur, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; Formación Andalhuala; 5,24 Ma-5,59 Ma, Messiniense-Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MCH-P 565**, 1 osteoderma aislado y fragmentos huesos indet; NE de San Fernando Norte, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; Formación Andalhuala; 5,24 Ma-5,59 Ma, Messiniense-Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MCH-P 566**, 4 osteodermos aislados y 2 fragmentos indet; San Fernando Norte (La Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 5,24 Ma-5,59 Ma, Messiniense-Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MCH-P 567**, 6 osteodermos aislados; San Fernando Norte (La Villa), departamento

de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 4,72 Ma-4,79 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 568**, osteodermo aislado y fragmentos huesos indet; San Fernando Sur, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; Formación Andalhuala; 3,66 Ma-4,72 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 569**, 6 fragmentos pequeños de coraza dorsal; San Fernando Norte (La Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 3,66 Ma-4,72 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 649**, medio osteodermo aislado; localidad de San Fernando Norte, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Fm. Andalhuala; 4,79 Ma-5,24 Ma; Edad Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 650**, osteodermos de anillo caudal, 5 de borde de coraza, 1 osteodermo escudete cefálico, varios fragmentos de hueso indeterminados. localidad de San Fernando Norte, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Fm. Andalhuala; 5,24 Ma-5,59 Ma; Edad Messiniense y Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MCH-P 651**, varios osteodermos, fragmento de anillo muy detonado y fragmentos de hueso indeterminado; localidad de San Fernando Norte, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Fm Andalhuala; 5,24 Ma-5,59 Ma; Edad Messiniense y Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MCH-P 652**, osteodermo aislado; localidad de San Fernando Sur, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Fm Andalhuala; 5,24 Ma-5,59 Ma; Edad Messiniense y Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MCH-P 665**, dos fragmentos de coraza dorsal (compuestos por 3 osteodermos articulados) y 2 osteodermos aislados (procedentes de la porción anterior de la coraza); localidad de San Fernando Sur, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 4,79 Ma-5,59 Ma, Messiniense-Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MLP-PV 16-101**, pequeño fragmento de coraza y osteodermo aislado; departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina. Grupo Santa María, “Araucanense”. **MLP-PV 16-134**, gran fragmento de coraza dorsal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Stromaphorus compressidens*"; cresta norte de Loma Rica, situada entre las localidades de Entre Ríos y Andalhuala, departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”. **MLP-PV 16-135**, fragmentos de coraza dorsal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Stromaphorus compressidens*"; cresta norte de la Loma Rica, situada entre las localidades de Entre Ríos y Andalhuala, departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”. **MLP-PV 16-136** (número original 36), coraza dorsal casi completa (aunque muy deformada por la presión del suelo), anillos caudales completos y el tercio proximal del tubo caudal; holotipo de *Plohophorus philippii* Moreno y Mercerat, 1891; cresta norte de la Loma Rica, situada entre las localidades de Entre Ríos y Andalhuala, departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”. **MLP-PV 16-137**, pie derecho incompleto (ausencia de los dedos I y V y con el astrágalo roto); originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Stromaphorus compressidens*"; cresta norte de la Loma Rica, situada entre las localidades de Entre Ríos y

Andalhuala, departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”. **MLP-PV 16-138**, rama horizontal de mandíbula izquierda; holotipo de *Neuryurus compressidens* Moreno y Mercerat, 1891; localidad de Andalhuala, departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”. **MLP-PV 16-141**, porción proximal de tubo caudal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Stromaphorus compressidens*"; localidad de Andalhuala, departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”. **MLP-PV 16-143**, porción distal de tubo caudal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Stromaphorus compressidens*"; localidad de Andalhuala, departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”.

MLP-PV 29-VIII-8-2, varios fragmentos de coraza dorsal; localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”. **MLP-PV 29-X-8-1**, cráneo casi completo, mandíbula algo incompleta (con dientes parcialmente rotos) y coraza dorsal con bordes muy destruidos; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Stromaphorus compressidens*"; Campo del Jarillar, (al Este de la localidad de Puerta de Corral Quemado), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”. **MLP-PV 29-X-8-2**, fragmentos de coraza dorsal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Phlyctaenopyga ameghini*"; Quebrada de la Sepultura, próximo a la localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”. **MLP-PV 29-X-8-7**, porción distal de tubo caudal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Phlyctaenopyga ameghini*"; localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”. **MLP-PV 29-X-8-9**, tubo caudal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Stromaphorus compressidens*"; Campo de los Cálidas (al norte de la localidad de Puerta de Corral Quemado), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”. **MLP-PV 29-X-8-29a**, fragmentos de coraza dorsal; originalmente clasificado en Bonini (2014) como "*Phlyctaenopyga ameghini*"; provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”. **MLP-PV 29-X-8-32**, algunos osteodermos aislados y fragmentos de tubo caudal; originalmente clasificado en Bonini (2014) como "*Phlyctaenopyga ameghini*"; provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”. **MLP-PV 29-X-10-1**, escudo cefálico casi completo, cráneo incompleto y reconstruido, gran fragmento de coraza dorsal, última vértebra sacra, primera vértebra caudal, fragmentos de anillos caudales y tubo caudal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Phlyctaenopyga ameghini*"; Loma de la Greda (al sur-oeste de la localidad de San Fernando), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”. **MLP-PV 29-X-10-2**, coraza dorsal parcialmente completa (carente de los márgenes periféricos y deformada por presión), varios fragmentos de la pelvis, parte del primer anillo caudal y pequeños fragmentos de tubo caudal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Phlyctaenopyga ameghini*"; Loma de la Greda (al sur-oeste de la localidad de San Fernando), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”. **MLP-**

PV 29-X-10-3, porción derecha de una coraza dorsal, algunos osteodermos aislados (procedentes de la región anterior de la coraza dorsal); ambos fémures y ambas tibio-fíbulas; algunos huesos del pie, varios dientes aislados y varios fragmentos de anillos caudales; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Phlyctaenopyga ameghini*"; Loma de la Greda (al sur-oeste de la localidad de San Fernando), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 29-X-10-5a**, fragmentos de coraza dorsal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Phlyctaenopyga ameghini*"; localidad de San Fernando, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 29-X-10-6**, gran fragmento de coraza dorsal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Phlyctaenopyga ameghini*"; localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 29-X-10-8**, cráneo incompleto; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Stromaphorus compressidens*"; localidad de San Fernando, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 29-X-10-10**, porción posterior de un cráneo; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Phlyctaenopyga ameghini*"; localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 29-X-10-29**, varios fragmentos de coraza dorsal y otros fragmentos indeterminados; provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 29-X-10-40**, fragmento de rama mandibular derecha (preserva los Mf3-Mf5) y fragmentos de coraza dorsal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Phlyctaenopyga ameghini*"; localidad de San Fernando, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 29-X-10-40a**, numerosos fragmentos de coraza; originalmente clasificado en Bonini (2014) como "*Phlyctaenopyga ameghini*"; localidad de San Fernando, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 29-X-10-43a**, fragmentos de coraza dorsal y algunos osteodermos aislados; originalmente clasificado en Bonini (2014) como "*Phlyctaenopyga ameghini*"; provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 29-X-10-47**, fragmentos de post-cráneo y numerosos fragmentos de coraza dorsal; originalmente clasificado en Bonini (2014) como "*Phlyctaenopyga ameghini*"; localidad de San Fernando, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 29-X-10-51**, fragmentos de coraza dorsal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Stromaphorus compressidens*"; localidad de San Fernando, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 29-X-10-54**, gran fragmento de coraza dorsal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Stromaphorus compressidens*"; localidad de Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 29-X-10-69a**, fragmento de coraza dorsal y fragmentos de tubo caudal; originalmente clasificado en Bonini (2014) como "*Phlyctaenopyga ameghini*"; provincia de Catamarca, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 29-X-19-47**, numerosas porciones de la coraza y fragmentos de postcráneo; San Fernando, Belén,

Catamarca; “Araucaniano”. **MLP-PV 31-XI-12-7**, porción distal de tubo caudal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Phlyctaenopyga ameghini*"; localidad de Corral Quemado, departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”. **PVL 3230**, numerosos osteodermos aislados de la coraza dorsal; nordeste de El Molle, Valle El Cajón, Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucanense”. **PVL 3239**, extremo distal de tubo caudal; localidad de Andalhuala, Valle de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucanense”. **PVL 3252**, hemimandíbula izquierda incompleta; nordeste de El Molle, Valle de El Cajón, departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; “Araucanense”. **PVL 3269**, osteodermos aislados de escudete cefálico, numerosos osteodermos aislados de la coraza dorsal, huesos tarsales o carpales, dos vértebras, osteodermos aislados de anillos caudales, fragmentos de tubo caudal; sureste de El Molle, Valle de El Cajón, departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; "aloformación" Playa del Zorro (Chiquimil); Mioceno Tardío. **PVL 4905**, escudete cefálico incompleto; localidad de Villa Vil, provincia de Catamarca., Argentina; Formación Chiquimil; Mioceno Tardío.

Material suplementario de otras localidades, procedencia geográfica y estratigráfica y edad

CC-MUFCA 673, tres fragmentos grandes de coraza de la región posterior, y otros fragmentos de coraza y porción proximal de tubo caudal y fragmentos del mismo tubo; Localidad de Los Nacimientos entre el Noroeste de Tío Punco y Yasyamayo, Valle de Santa María, provincia de Tucumán, Argentina. Araucaniano. **CRILAR-Pv 113**, un osteoderma completo y otro casi completo (procedente de la región anterior de la coraza dorsal), un fragmento de osteoderma, dos osteodermos completos y otros dos osteodermos parcialmente completos (procedente de la región media de la coraza dorsal), un osteoderma fragmentado de un anillo caudal. Originalmente clasificado en Brandoni y Gonzalez-Ruiz (2020) como "*Stromaphorus compressidens*"; El Degolladito, departamento de Arauco, provincia de La Rioja, Argentina; Formación Sálidas; Mioceno Tardío. **CRILAR-Pv 114**, un osteoderma incompleto (procedente de la región posterior de la coraza dorsal). Originalmente clasificado en Brandoni y Gonzalez-Ruiz (2020) como "*Stromaphorus compressidens*"; El Degolladito, departamento de Arauco, provincia de La Rioja, Argentina; Formación Sálidas; Mioceno Tardío. **FMNH-P 15771**, pequeños fragmentos de coraza dorsal (algunos procedentes de la región anterior y otros de la región posterior de la coraza dorsal); originalmente clasificado en Marshall y Patterson (1981) como "*Glyptodontidae indet.*"; paraje de Tío Punco, departamento de Tafi del Valle, provincia de Tucumán, Argentina; nivel estratigráfico desconocido; Plioceno. **MACN 610 (611)**, réplica de un fragmento de coraza dorsal; Paratipo de *Plohophorus ameghini* Ameghino, 1889; provincia de Tucumán, Argentina; nivel estratigráfico desconocido; edad desconocida. **MLP-PV 39-IV-25-8**, fragmentos de anillo caudal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Phlyctaenopyga ameghini*"; paraje de Tío Punco, departamento de Tafi del Valle, provincia de Tucumán, Argentina; “Araucaniano”.

MLP-PV 39-IV-25-2, fragmentos de coraza dorsal y algunos osteodermos aislados; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Phlyctaenopyga ameghini*"; paraje de Tío Punco, departamento de Tafí del Valle, provincia de Tucumán, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 39-IV-25-9**, fragmento de coraza dorsal; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Phlyctaenopyga ameghini*"; paraje de Tío Punco, departamento de Tafí del Valle, provincia de Tucumán, Argentina; "Araucaniano". **MLP-PV 39-IV-25-17**, osteoderma aislado; originalmente clasificado en Cabrera (1944) como "*Phlyctaenopyga ameghini*"; paraje de Tío Punco, departamento de Tafí del Valle, provincia de Tucumán, Argentina; "Araucaniano". **MPAT 002**, cráneo, escudete cefálico, coraza dorsal, porción proximal de tubo caudal; Yacimientos del Río Dulce, próximo a las localidades de Cañada de la Costa y Sotelo, departamento de Río Hondo, provincia de Santiago del Estero, Argentina; Formación Las Cañas; Plioceno inferior (Zancliense). **MUFyCA 1017**, fragmentos de coraza dorsal y osteodermos aislados; originalmente clasificado en Castellanos (1944) como "*Nopachtus coagmentatus*" y reasignado a "*Phlyctaenopyga* sp." en Cruz (2011); Arroyo Los Chiflones (localidad de Villa Cura Brochero), departamento de San Alberto, provincia de Córdoba, Argentina; Formación Brochero, nivel 1 en Cruz (2011); Mioceno-Plioceno. **PVL 1930**, 12 osteodermos aislados de coraza dorsal y 7 osteodermos aislados de los anillos caudales; localidad desconocida, provincia desconocida, Argentina; procedencia estratigráfica desconocida. **PVL 2370**, tubo caudal prácticamente completo; localidad desconocida, provincia desconocida, Argentina; procedencia estratigráfica desconocida. **PVL 3226**, pequeño fragmento de coraza dorsal de la región posterodorsal, conformado por 4 osteodermos articulados, uno de ellos roto; nordeste de Nucapa, Tío Punco, Valle de Santa María, departamento de Tafí, provincia de Tucumán, Argentina; Fm. Araucanense; Plioceno. **PVL 3257**, fragmento de coraza dorsal de la región posterodorsal; noroeste de Argentina; procedencia estratigráfica desconocida; edad desconocida. **PVL 3264**, multitud de osteodermos aislados, la mayoría procedentes del área posterodorsal de la coraza dorsal y cercanos a la escotadura caudal, cuerpo vertebral y fragmentos de tubo caudal; noroeste de Argentina; procedencia estratigráfica desconocida; edad desconocida. **PVL 3267**, osteodermos aislados de escudete cefálico, grandes fragmentos de coraza dorsal y osteodermos aislados, atlas, cuerpo vertebral, fragmentos de anillos caudales, carpos o tarsos; nordeste de Nucapa, Tiopunco (13 km al norte de Amaicha del Valle), provincia de Tucumán, Argentina; Formación Andalhuala?; Plioceno Inferior. **PVL 4680**, paladar incompleto, molariformes aislados, fragmento lateral de coraza dorsal, osteodermos aislados de la región dorsal de la coraza dorsal; localidad desconocida, provincia desconocida, Argentina; procedencia estratigráfica desconocida. **PVL 4906**, varios fragmentos de coraza dorsal; localidad desconocida, provincia desconocida, Argentina; procedencia estratigráfica desconocida. **PVL 4912**, varios fragmentos de cráneo, entre los que cabe destacar un gran fragmento parietooccipital, varios fragmentos de osteodermos de escudete cefálico, varios osteodermos del tubo caudal, varios fragmentos

indeterminados; localidad desconocida, provincia desconocida, Argentina; procedencia estratigráfica desconocida.

Descripción anatómica

Cráneo y dentición

Está representado por los materiales FMNH-P 14396, MLP-PV 29-X-8-1 y 29-X-10-1 (Lámina XXXI; XXXII; XXXIII, Tabla 16). En vista lateral (Lámina XXXI:A y B; XXXII:A y B; XXXIII:A y B) el perfil dorsal del cráneo es similar a *Plohophorus figuratus* Ameghino, 1887 [MLP-PV 16-153], *Pseudoplohophorus absolutus* Perea, 2005 [FC-DPV 475/595] y *Ps. benvenutii* (Castellanos, 1954) [CC-MUFCA 1388]. El área naso-frontal se encuentra inclinada antero ventralmente respecto al área parieto occipital, formando un ángulo de 152°, además, éste ángulo se encuentra situado delante de las escotaduras orbitarias; esto lo diferencia marcadamente de los géneros *Doedicurus* Burmeister, 1874, *Eleutherocercus* Koken, 1888 y *Panochthus* Burmeister, 1866, en los que ambas áreas forman un ángulo ligeramente más cerrado (aproximadamente de 140°), y ubicado detrás o a nivel de la escotadura orbitaria. La región nasal está reducida dorsoventralmente, una característica común entre los Plohophorini y diferente de los otros Glyptodontidae. La escotadura orbitaria presenta una morfología subelíptica, con el eje principal inclinado 110° en sentido antihorario respecto al eje dorsoventral. En el margen ventral de la escotadura orbitaria se observa una suave cresta ósea, similar a *Pl. figuratus*, *Ps. absolutus*, *Ps. benvenutii* y *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891) [CC-MUFCA 703], y menos pronunciada que en *Eleutherocercus* y *Neosclerocalyptus* Paula Couto 1957 [MLP-PV 16-28; MACN-Pv 8579; 18107; MCA 2010]. Al igual que la mayoría de los gliptodontes, *Stromaphorus ameghini* carece de barra postorbital, a diferencia de *P. tuberculatus* (Owen, 1845) [MLP-PV 16-29], *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914) [FMNH-P 14437] y *E. antiquus* (Ameghino, 1887) [MACN-Pv 2894], en los que la barra postorbital está presente y bien desarrollada. Por otro lado, el margen dorsal del arco cigomático es ligeramente cóncavo, diferenciándose de *Pl. figuratus*, en el que esta concavidad es aún mayor, y *Ps. absolutus* y *Ps. benvenutii* cuyo margen es recto. A su vez, en *S. ameghini* el margen ventral del arco cigomático es recto y desciende directamente para unirse al proceso descendente. Considerado en su totalidad, el arco cigomático es bastante robusto.

En vista frontal (Lámina XXXI:C; XXXII:C; XXXIII:C), La abertura nasal presenta una morfología sub-trapezoidal invertida, con su margen dorsal más ancho que el maxilar (ventral) y con ambos márgenes laterales convexos, como en *Pl. figuratus*, *Ps. absolutus*, *Ps. benvenutii*, *K. castroi* Barasoain et al., 2022a [PVSJ-366] y *Eo. proximus*; a su vez, muestra cierta semejanza con *E. antiquus*. Los forámenes infraorbitarios son subcirculares y de pequeño diámetro,

diferentes de *Glyptodon munizi* Ameghino, 1881 [GCF 10] y *G. reticulatus* Owen, 1845 [MCA 2015], en los que son circulares y más grandes (ver Zurita et al., 2013; Cuadrelli et al., 2019).

En vista dorsal (Lámina XXXI:D; XXXII:D; XXXIII:D), la morfología general del cráneo es similar a *Pl. figuratus* y, en menor medida, a *Ps. absolutus* y *Ps. benvenutii*. El área rostral anterior a la escotadura orbitaria es subtriangular, como en *Pl. figuratus*, *Ps. absolutus* y *Ps. benvenutii*, pero difiere de *E. antiquus*, *E. solidus*, *Neosclerocalyptus paskoensis* (Zurita, 2002) [MACN-Pv 18107], *N. ornatus* (Owen, 1845) [MLP-PV 16-18], *G. munizi* y *G. reticulatus*, cuya morfología es subrectangular. La escotadura orbitaria está abierta posteriormente debido a la ausencia de barra postorbital, en tanto que el diámetro máximo del área rostral coincide con el de la región fronto-parietal; sin embargo, por detrás se observa un notable estrechamiento postorbitario, similar al de otras especies como *Pl. figuratus*, *Eo. proximus*, *D. clavicaudatus* y *P. tuberculatus*. El espacio entre el arco cigomático y la fosa temporal es más alargado anteroposteriormente que en otros Plohophorini pero es menor que el de otras especies como *K. castroi*; en conjunto presenta una morfología redondeada en contraste con las formas cuadrangulares de *E. solidus* y *E. antiquus*. La cresta sagital es corta y está poco desarrollada, comienza a nivel de la cresta nuchal y se extiende hasta el contacto con la sutura frontoparietal.

En vista oclusal (Lámina XXXI:E; XXXII:E; XXXIII:E), la morfología general del paladar es recta, como en *Pl. figuratus*, y diferente de *Ps. absolutus* y *Ps. benvenutii* los cuales muestran una expansión relativamente marcada en la región posterior del paladar. El único espécimen que preserva los Mf1 y Mf2 es FMNH-P 14396, que presentan una morfología subtriangular, en contraposición con *Pl. figuratus* que son marcadamente circulares. El Mf3 no está preservado en ningún espécimen. Los Mf4 a Mf8 tienen una trilobulación muy pronunciada, siendo el Mf8 pequeño en comparación con los molariformes precedentes. Los ejes principales de los Mf4-Mf8 son paralelos al eje longitudinal de la serie dental, una característica compartida con *Pl. figuratus*. Mf4 se encuentra a nivel del foramen infraorbitario; esta posición difiere de *Pl. figuratus*, *Ps. absolutus* y *Ps. benvenutii*, en los que el foramen infraorbital está situado a nivel del Mf3.

En la vista occipital (Lámina XXXII:F; XXXIII:F), el contorno dorsal del supraoccipital de *S. ameghini* es ligeramente cuadrangular, de manera algo similar a los de *P. avellaneda* Quiñones et al., 2023 [Xen-72], *D. clavicaudatus* y *E. antiquus* y mostrándose bastante diferente al de *Eo. proximus*, *Ps. absolutus*, *E. solidus* y *N. paskoensis* en los que el perfil dorsal es redondeado y convexo. La cresta sagital está mucho menos desarrollada que en otras especies como *E. solidus*, la cual es bastante prominente. En *S. ameghini* el foramen magnum es subelíptico con su eje mayor dispuesto en el plano transversal; dicha morfología es muy similar a *P. avellaneda*, *Ps. absolutus*, *Ps. benvenutii*, *E. solidus* y *N. paskoensis*. Contrasta significativamente con la morfología de *D. clavicaudatus* y *Eo. proximus*, los cuales son marcadamente circulares y con los de *G. reticulatus* y *G. munizi* que presentan un contorno romboidal.

Mandíbula

Los materiales MLP-PV 16-138 y 29-X-8-1 representan dicha estructura para la especie *S. ameghini* (Lámina XXXIV, Tabla 17). En vista lateral, la mandíbula es grácil en comparación con otros taxones como *Doedicurus* [MACN-Pv 2762], *Eleutherocercus* [FMNH-P 14437], *Neosclerocalyptus* [MLP-PV 16-28; MACN-Pv 18107; MCA 2010] y *Panochthus* [MLP-PV 16-29; MHNC 13491], siendo más similar a *Eosclerocalyptus proximus* [MLP-PV 16-129], *Pseudoplohophorus absolutus* [FC-DPV 475/595; 1084] y *Cranithlastus xibiensis* [CNS-PV 10.014/2]. La rama ascendente presenta un diámetro transversal menor que la longitud total de la serie dentaria desde mf1 hasta mf6. Al igual que en *Ps. absolutus* [FC-DPV 475, 595], la rama ascendente está inclinada hacia adelante trazando un ángulo de 70° entre al margen anterior y el margen alveolar; este ángulo difiere de lo observado en *Neosclerocalyptus*, *Doedicurus*, *Eleutherocercus* y *Glyptodon* Owen, 1839 [GCF 10; MCA 2015], en los que ese ángulo es menor a 65°. En el borde posterior de la rama ascendente, el margen posteroventral muestra un proceso angular redondeado, menos acentuado que en *Ps. absolutus*. La rama horizontal del cuerpo mandibular alcanza la máxima altura a nivel del mf5, siendo su margen ventral ligeramente convexo, como en *Ps. absolutus* y *Eo. proximus* [MLP-PV 16-29]. Respecto a los molariformes, el mf1 está ausente en todos los especímenes, y se preservan los molariformes mf2-mf8. El mf2 está roto en el margen posterior lingual, pero su morfología es triangular o en forma de riñón con la porción posterior estrechada lateralmente. La morfología es muy diferente del resto de los Glyptodontidae, y se repite en los primeros molariformes de la serie superior del cráneo de MLP-PV 29-X-8-1 y FMNH-P 14396. El patrón de mf3 tiende a la trilobulación, con un mayor desarrollo de los lóbulos en el margen labial; mientras que mf4-mf8 son claramente trilobulados, muy similares a *Ps. absolutus* y *Eo. proximus*, especialmente el lóbulo anterior de mf6-mf8, que es cuadrado con una pequeña incisión curva en el margen labial de mf8.

Escudete cefálico

El escudete cefálico de *Stromaphorus ameghini* está representado por el material MLP-PV 29-X-10-1, PVL 4905 y MPAT 002 (Lámina XXXV, Tabla 18). Su morfología general en vista dorsal es ovalada, difiriendo notablemente de la de *Eosclerocalyptus proximus* [MLP-PV 29-X-10-24 y CC-MUFCA 703] que es subtriangular, de *Panochthus* [MHNC 13491; MHNG P-S.E 1.1] y *Doedicurus* [MACN 2762] que son sub circulares y de *Neosclerocalyptus* [AGM 002; MACN 8873; MCA 2010] que es subrectangular. Presenta un perfil general mucho más convexo que el de *Pseudoplohophorus* Castellanos 1926 [CC-MUFCA 56; 1388; FC-DPV 475, 595] y *Eo. proximus*. Se encuentra conformado por aproximadamente 30 osteodermos de tamaño variable y morfología marcadamente convexa. El escudete comparte algunos caracteres con *Eo. proximus*, *Pseudoplohophorus* y *Eucinepeltus petesatus* Ameghino, 1891 [MACN A 4758; MPEF Pv-1383] presentando los osteodermos de mayor diámetro ubicados en la región central y los de menor

diámetro en la periferia; con el característico “osteodermo A” en la zona parietooccipital, pudiéndose reconocer perfectamente en la misma disposición que *Eo. proximus* y con las mismas condiciones los osteodermos B (Bi y Bd) y C (Ci, Cc y Cd). Sin embargo, hay varias diferencias entre estas dos especies que es importante señalar. La morfología general de A es diferente, siendo la de *S. ameghini* de morfología subrectangular y más grande. Los osteodermos D presentan mayor tamaño que los de *Eo. proximus* y un número variable de osteodermos, ya que en el ejemplar MPAT 002 se aprecian 4 osteodermos D (Di, Dc, Dc, Dd) y en MLP-PV 29-X-10-1 los 3 típicos (Di, Dc, Dd). Por otro lado, *S. ameghini* carece de los denominados osteodermos E, a diferencia de *Eo. proximus* que posee dos, uno izquierdo y otro derecho. Finalmente el margen externo global del escudete se encuentra conformado por dos hileras de osteodermos de pequeñas dimensiones, a diferencia de *Eo. proximus* que cuenta con una única hilera. Todos los osteodermos que componen el escudete cefálico carecen de ornamentación mostrando únicamente un punteado poco marcado y encontrándose, aparentemente, desprovistos de la suave protuberancia circular en el centro del osteodermo que sí presentan *Eo. proximus*, *Eucinepeltus petesatus* y *Pseudoplohophorus*. Finalmente, estos osteodermos presentan un margen rugoso, con una única hilera de forámenes muy próximos entre sí, como en *Pseudoplohophorus*; y a diferencia de los de *Eo. proximus* que los presenta organizados en 2 hileras. Los osteodermos que componen el escudete en *S. ameghini* son, por lo tanto, distintos a los osteodermos que componen la coraza dorsal, que presentan una marcada ornamentación en roseta.

Coraza y osteodermos

La coraza dorsal está compuesta por aproximadamente 35 a 43 bandas transversales de osteodermos, que no siempre son completas, especialmente en la región anterior. En vista lateral, el contorno de la coraza dorsal es subrectangular y convexa, a diferencia de *Neosclerocalyptus* [MLP-PV 16-28; MMP 4300; MBM-PV 112], que muestra un perfil dorsal casi recto. En dos especímenes completos asignables a *Stromaphorus ameghini* (MLP-PV 29-X-10-2 y FMNH-P 14439), se observa que la región de mayor convexidad de la coraza dorsal está situada en el centro, mostrando similitudes con los géneros *Pseudoplohophorus* [FC-DPV 475/595], *Eosclerocalyptus* [MACN 4853] y *Nopachtus* [MACN 2670]. Esta curvatura de la coraza dorsal contrasta con *Panochthus* [MLP-PV 16-29] y *Doedicurus* [MLP-DP 16-23] en los que la mayor convexidad está situada en la región anterior; de *Glyptodon* [CP-GMY 01], que tiene su mayor convexidad en la región posterior; y de *Eleutherocercus* [MLP-PV 16-25; CC-MUFCA 781], con su característico “domo” en la región dorso-pélvica. La superficie expuesta de los osteodermos muestra un patrón en roseta, variando a lo largo de las diferentes regiones de la coraza dorsal (ver Láminas XXXVI; XXXVII; XXXVIII; XXXIX; XL; XLI; Tablas 19 y 20). En la parte anterior (lateral y central), los osteodermos presentan una figura central redondeada y plana, rodeada por una única fila de figuras periféricas (patrón en roseta simple), en número de 12 a 16; estas figuritas

periféricas presentan un tamaño reducido (ver Tabla 20) y su morfología es redondeada, como en otras especies de ornamentación similar como es el caso de *Nopachtus coagmentatus* Ameghino, 1888 [MLP-PV 16-122] y *N. cabrerai* Zamorano et al., 2011 [MACN 2670]. En las regiones media y posterior, este patrón se vuelve más complejo por la adición de filas incompletas de figuras periféricas y figuras accesorias, todas ellas pequeñas y redondeadas, similares al patrón de ornamentación observado en los géneros *Plohophorus* [MLP-PV 16-153], *Pseudoplohophorus*, *Stromaphoropsis* Kraglievich, 1932 [CC-MUFCA 1272] y *Cranithlastus* Arias, Alonso y Malanca, 1978 [CNS-PV 10.014/3]. Aunque este patrón es similar al de los géneros *Nopachtus* Ameghino, 1888, *Panochthus* y *Propanochthus* Castellanos, 1925 [MACN-Pv 1761], difiere porque en estos últimos taxones las filas de figuras periféricas son siempre completas y con una morfología más poligonal; *Nopachtus* muestra hasta dos filas completas, mientras que *Panochthus* y *Propanochthus* exhiben de 3 a 7 filas completas por osteodermo, mostrando en algunas especies un patrón de ornamentación mayoritariamente reticular en la región dorsal.

En la porción anterior de la coraza dorsal (ver Láminas XXXVII:B y C; XXXVIII:B; XL:B y C), los osteodermos en el área cercana a la escotadura cefálica son pentagonales a hexagonales, compuestos de una gran figura central rodeada por una sola fila de 10 a 12 pequeñas figuras periféricas redondeadas y ocasionales figuras accesorias. Esta reducción de tamaño es especialmente notable en los osteodermos que forman la escotadura cefálica, donde en algunos casos solo se observa la figura central. Los osteodermos más pequeños de toda la coraza dorsal se encuentran en el margen anterolateral de la escotadura cefálica, con una morfología pentagonal irregular que cambia gradualmente a rectangular hacia el borde ventral. Estos osteodermos tienen una figura central rodeada por una sola fila de figuras periféricas muy pequeñas, a diferencia de *Neosclerocalyptus* en el que no se observan figuras periféricas (Quiñones et al., 2020). En la porción media de la coraza dorsal (ver Láminas XXXVII:D y E; XXXVIII:C; XL:D y E), los osteodermos son típicamente pentagonales o hexagonales en contorno, con una figura central subcircular, ligeramente convexa, rodeada por una sola fila completa de 11 a 15 figuras periféricas; además, se observa una segunda fila incompleta de figuras periféricas en los márgenes anterior y posterior del osteodermo, encontrándose a menudo compartida con los osteodermos adyacentes. Hacia los márgenes laterales de la coraza dorsal, los osteodermos se vuelven cada vez más rectangulares y exhiben una reducción gradual de tamaño. En estos osteodermos, la figura central posee una sola fila completa de figuras periféricas, con restos de una segunda fila incompleta presente a lo largo del margen anterior. Este patrón específico de multiplicación de figuras periféricas distingue a *S. ameghini* de *Nopachtus*, que exhibe hasta dos filas completas, y de *Propanochthus* y *Panochthus*, que pueden desarrollar de 5 a 7 filas completas rodeando la figura central. En los primeros osteodermos de la región posterior [región pélvica], (ver Láminas

XXXVII:F y G; XXXVIII:D y E; XL:F y G), *S. ameghini* [MLP-PV 29-X-10-2] muestra en la primera fila un total de 12 a 21 figuras periféricas y la segunda entre 21 a 27, en contraste con *P. tuberculatus* Owen, 1845 [MLP-PV 16-29] y *P. greslebini* Castellanos, 1940 [DGM 1-M], en los que un aumento significativo en el número de figuras periféricas resulta en un patrón completamente reticular. En la región posterodorsal, cada osteodermo presenta una gran figura central redondeada y convexa, de aproximadamente 30 mm por 32,4 mm, similar a *S. trouessarti* (Moreno, 1888) [MLP-PV 78-XI-20-1], y su convexidad es más acusada que en *No. coagmentatus* pero menos que en *No. cabrerai*. En este sector de la coraza dorsal, el eje principal de la figura central está dirigido hacia la región posterior del osteodermo, de manera similar a *S. trouessarti* y difiriendo de *No. cabrerai* en el que se proyecta con un ángulo de 90°. En el margen posterior, próximo a la escotadura caudal, se aprecia una segunda fila de figuras periféricas incompletas en cada osteodermo, a diferencia de *No. coagmentatus*, que tiene dos filas completas de figuras periféricas, y *No. cabrerai* con la segunda fila completa pero compartida con los osteodermos adyacentes. Por otro lado, los osteodermos que constituyen el margen caudal presentan la figura central con un margen anterior compuesto de 3 a 5 filas de figuras periféricas, una fila hacia los lados de la figura central y un borde sin figuras hacia el margen posterior. En esta región posterior de la coraza dorsal, los osteodermos están alineados en bandas ordenadas, contando entre 8 y 10 bandas de osteodermos, en algunos ejemplares apareciendo más acentuados que en otros.

Anillos caudales

La armadura caudal de *S. ameghini* (Lámina XLII) se encuentra conformada por al menos cuatro anillos caudales que representan menos de un 60% de la longitud de la armadura caudal y un tubo caudal completamente formado. Los anillos caudales son conocidos a través de los materiales CCPCQ 03-DPA-Pv264; FMNH-P 14414; MCH-P 365; 401; MLP-PV 16-136. Los anillos caudales de ésta especie muestran la configuración más común entre los Hoplophorinae, presentándose compuestos por 2 hileras de osteodermos, de manera similar a *Eosclerocalyptus* [FMNH-P 14405; 14501; MCH-P 29; 173; 384; 388; 396 y 399], *Panochthus* [MHNC 13491], *Neosclerocalyptus* [MACN-Pv 18107; PVL 4500], *Pseudoplohophorus* [FC-DPV 475/595; CC-MUFCA 1388], *Kelenkura* [PV-UNS 260], *Cochlops* Ameghino, 1889 [MACN A 2113], *Propalaehoplophorus* Ameghino, 1887 [MLP 16-16] y *Eucinepeltus* Ameghino, 1891 [MPEF Pv-1383].

La hilera de posición más proximal está compuesta por osteodermos de morfología subrectangular, con la superficie expuesta plana y dividida en dos regiones principales, una proximal más simple y otra distal ornamentada en roseta. La región ornamentada presenta una figura central redondeada a subelíptica, de superficie plana y lisa, con al menos 3 filas de figuras periféricas redondeadas; la fila más completa es la primera que rodea la figura central, pero sin

llegar a rodearla totalmente en la zona de contacto con la otra hilera de osteodermos. En los márgenes laterales las figuras periféricas que componen esta primera fila se encuentran compartidas con los osteodermos adyacentes. En posición proximal se aprecian 2 filas más de figuras periféricas, de dimensiones algo menores que las de la primera fila. A continuación de estas 2 filas de figuras periféricas, en *S. ameghini* (ver MCH-P 401) se observa una región de superficie estriada, localizada en una franja más estrecha y acotada que en el caso de *Eo. proximus* [FMNH-P 14405; MCH-P 29; 173; 399]; también se observan grandes forámenes entre las filas de figuras periféricas. Esta primera hilera de osteodermos presenta un borde libre anterior recto, de superficie lisa y plana (carente de ornamentación), con un perfil en morfología articular de cuña para solaparse con el anillo previo. La segunda hilera de posición distal se encuentra compuesta por osteodermos de morfología pentagonal irregular (con el eje mayor orientado anteroposteriormente). Presenta ornamentación en roseta simple con una figura central redonda, lisa y de superficie ligeramente convexa; se encuentra rodeada por una única fila de figuras periféricas redondeadas, reducidas notablemente en el borde distal del anillo caudal.

Tubo caudal

En general, el tubo caudal de *S. ameghini* (MLP-PV 29-X-8-9; 29-X-10-1; FMNH-P 14414 y 14532), tanto por su morfología como por su ornamentación en roseta, es similar al de *Pseudoplohophorus* [FC CVF 475/595 y CC-MUFCA 1388], *Pl. figuratus* [MLP-PV 98-XI-21-1], *Eo. proximus* [PVL 375] y *Neosclerocalyptus* [MMP 4300; MACN-Pv 13084 y PZ-CTES 5879]; mientras que difiere de los tubos de *Ho. euphractus* [MHN 1005], *No. coagmentatus* [MLP-PV 16-122], *Pro. bullifer* (Burmeister, 1874) [MANC-Pv 1761], *Panochthus* [MLP-PV 16-29; AMNH 11243; MHNC-13491 y MANC-Pv 5130], *E. solidus* [FMNH-P 14437; MLP-PV 16-25; 29-X-10-21 y MACN-Pv 2893] y *D. clavicaudatus* [BM (NH) 19955; MLP-PV 16-23]. El contorno de *S. ameghini* es casi circular. En vistas dorsal y ventral, el tubo muestra un diámetro relativamente constante hacia la porción distal, resultando en una morfología casi semirectangular (ver Láminas XLIII:A y C; XLIV:A y C, Tabla 21). El tubo caudal difiere de *Pseudoplohophorus* y *Plohophorus* porque éstos presentan un estrechamiento hacia la región distal, adquiriendo una morfología cónica; de *Eosclerocalyptus* y *Neosclerocalyptus* por presentar tubos ligeramente más estrechos y gráciles; de *Ho. euphractus* por mostrar una morfología cilíndrica menos robusta y un ligero aplanamiento dorsoventral desde la mitad hasta la porción terminal; de *Propanochthus*, *Panochthus* y *Eleutherocercus* porque poseen un tubo aplanado dorsoventralmente; y de *Doedicurus*, en el que el extremo distal de su tubo caudal es similar a una maza. En vista dorsal, la ornamentación del tubo caudal está compuesta de osteodermos con un patrón de roseta simple, mostrando una figura central de superficie lisa rodeada por una sola fila completa de figuras periféricas compartidas con los osteodermos adyacentes. Las figuras periféricas son redondeadas, más pequeñas que las observadas en *Plohophorus*. La morfología de

las figuras centrales de la porción proximal varía de circular a subcircular. Son grandes y están dispuestas en filas transversales. Sin embargo, hacia la porción distal, las figuras centrales se vuelven gradualmente más pequeñas. En la porción media, las figuras centrales son ovales, mientras que las de la porción más distal vuelven a una forma más circular, todas ellas rodeadas por una sola serie de figuras periféricas compartidas con las figuras centrales contiguas. En el ápice, hay dos grandes figuras terminales lisas (T) bordeando el extremo lateral del tubo, siendo éstas figuras más voluminosas que sus homólogos de *Cr. xibiensis* [CNS-PV 10.014/4]. Los márgenes mediales de estas figuras, en la porción más distal, están en contacto, como en *Plohophorus* y *Pseudoplohophorus*. El ápice difiere de *Ho. euphractus* y *Nopachtus* por la ausencia de las grandes espinas laterales; de *Propanochthus* y *Panochthus* que poseen figuras laterales elípticas muy rugosas, deprimidas y elevadas en el centro; y de *Eleutherocercus* y *Doedicurus* que cuentan con figuras laterales y apicales elípticas muy rugosas y completamente cóncavas. En vista dorsal, entre las figuras T, se observa una figura redondeada denominada figura posterior (P), también presente en otros géneros como *Plohophorus* y *Pseudoplohophorus* (ver Castellanos 1940 (tomo I) y Toriño y Perea 2018). Hacia la región proximal del tubo en vista dorsal, antes de P, hay simetría entre las figuras marginales izquierda (L) y derecha (R), en las cuales se han identificado hasta 10 pares de figuras marginales. Entre las figuras marginales, hay otras figuras centrales dispuestas en filas, cuyo número aumenta hacia la región proximal del tubo; cabe señalar que tanto la disposición como el número de estas figuras centrales presentan variaciones intraespecíficas. En vista ventral, la ornamentación del tubo caudal es casi idéntica al lado dorsal, aunque las figuras centrales son más grandes y más planas. Estas figuras están rodeadas por figuras periféricas más pequeñas que el lado dorsal, incluso en algunos casos, las figuras centrales carecen de figuras periféricas, particularmente en la porción terminal. En vista lateral (Láminas XLIII:B y D; XLIV:B y D), las grandes figuras terminales (T) exhiben una superficie considerablemente convexa, estando precedidas en sentido proximal por cuatro figuras laterales planas y lisas (I, II, III y IV), las cuales se reducen gradualmente de tamaño. La figura I es convexa, a diferencia de las figuras II, III e IV, que se van volviendo gradualmente más planas. Entre las figuras laterales y marginales, hay una fila de pequeñas figuras periféricas. Cabe señalar que si bien el número de éstas grandes figuras laterales más común en esta especie es 4, puede variar entre 3 y 4, incluso de un lado a otro de un mismo tubo, como en el caso del individuo MLP-PV 29-X-10-1, el cual muestra I-IV en el lado derecho y I-III en el izquierdo (para mediciones, ver Tabla 21).

Ficha bibliográfica

- 1882. *Hoplophorus ameghinii* Moreno, 1882, p120. [n.sp., *nomen nudum*]
- 1889. *Plohophorus ameghini* Ameghino, 1889, p191, 292, 828; Pl. LV, fig. 3, 4, 5, 8 y 9; Pl. LXIX, fig. 19-20; Pl. LXXXII, fig. 5-6 Pl. XCVII, fig. 4-6 [n.sp.].
- 1891. *Neuryurus compressidens* Moreno y Mercerat, 1891, p224. [n. sp., Tipo MLP-PV 16-138].
- 1891. *Plohophorus philippii* Moreno y Mercerat, 1891, p225. [n. sp., Tipo MLP-PV 16-136].
- 1891. *Plohophorus ameghini* Ameghino, 1891b, p201. [= *Plohophorus philippii* Moreno y Mercerat, 1891 = *Neuryurus proximus* Moreno y Mercerat, 1891 = *Neuryurus compressidens* Moreno y Mercerat, 1891 (n. sinónimo.?)].
- 1895. *Plohophorus ameghini*: Lydekker, 1895, p15. [Ratifica la sinonimia sugerida informalmente por Ameghino (1891); = *Plohophorus philippii* Moreno y Mercerat, 1891 = *Neuryurus proximus* Moreno y Mercerat, 1891 = *Neuryurus compressidens* Moreno y Mercerat, 1891].
- 1902. *Plohophorus ameghinii*: Ameghino, 1902a, p2 [enmienda injustificada].
- 1904. *Plohophorus ameghinoi*: Ameghino, 1904, p288 [enmienda injustificada].
- 1914. *Plohophorus ameghinoi*: Rovereto, 1914, p103 [= *Hoplophorus ameghini* Moreno, 1882 = *Plohophorus ameghini* Ameghino, 1889 = *Plohophorus philippii* Moreno y Mercerat 1891]; elimina de la sinonimia a *Neuryurus proximus* Moreno y Mercerat, 1891 y *Neuryurus compressidens* Moreno y Mercerat, 1891]
- 1939. *Stromaphorus philippii*: Cabrera, 1939, p12, nota. [n. comb.].
- 1939-1940. *Stromaphorus ameghinoi*: Castellanos, 1939-1940, p27. [n. comb.].
- 1939-1940. *Urotherium compressidens*: Castellanos, 1939-1940, p273. [n. comb.].
- 1944. *Stromaphorus compressidens*: Cabrera, 1944, p30. [n.comb.] [*S. compressidens* (Moreno y Mercerat, 1891) = *S. philippii* (Moreno y Mercerat, 1891) n.sinónimo.].
- 1944. *Phlyctaenopyga ameghini*: Cabrera, 1944, p42. [n. comb.] [Type species] [Lectotipo: MLP-PV 16-101 (considerado como "Tipo" en el MLP)]
- 1946. *Peiranoa bullifera* Castellanos, 1946, p5. [n. gen. n. sp., Tipo CC-MUFCA 673].
- 2011. *Phlyctaenopyga ameghini*: Zamorano et al., 2011; p62. [n. diagnosis y descripción].
- 2024. *Stromaphorus ameghini*: Núñez-Blasco et al., 2024a; p7. [sinónimo revalid. y comb. revalid. (Castellanos 1939-1940)].
- 2025. *Stromaphorus ameghini*: Núñez-Blasco 2025 (ésta tesis). [n. sinónimo = *Peiranoa bullifera* Castellanos 1946].

3.4. *Glyptodontidium tuberifer* Cabrera, 1944

Lámina XLV

Glyptodontidae Gray, 1869

Glyptodontinae Gray, 1869

Glyptodontidium Cabrera, 1944

Glyptodontidium tuberifer Cabrera, 1944

Especie tipo: *Glyptodontidium tuberifer* Cabrera, 1944

Holotipo: MLP-PV 29-X-8-3, dos fragmentos de coraza dorsal del mismo individuo, uno de ellos compuesto de cinco osteodermos y partes de cuatro, y el otro de cuarenta osteodermos, doce de ellas incompletas, incluyendo parte del borde posterior.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Quebrada de la Sepultura, Puerta de Corral Quemado, departamento de Belén, Catamarca. Grupo Santa María, Araucaniano (probablemente inferior).

Diagnosis: Los osteodermos de *Glyptodontidium tuberifer* se caracterizan por un patrón de ornamentación en roseta simple, similar a *Glyptodon munizi* y *G. jatunkhirkhi*, con figuras centrales redondeadas y rodeadas completamente de figuras periféricas poligonales. El surco central y los radiales que definen las figuras son anchos y evidentes, aunque menos que en *Glyptodon*; la superficie de los osteodermos es marcadamente punteada. La escotadura caudal presenta tubérculos cónicos bien desarrollados, similares a los de *G. munizi* y *G. reticulatus*. Los osteodermos de las últimas filas previas a la escotadura caudal presentan una figura central convexa, menos evidente que las que muestran otras especies como *Nopachtus cabrerai* y *Stromaphorus ameghini*. Se observan osteodermos aislados con una morfología muy característica con una gran figura central, un área semejante a una “tecla” y un gran espacio cóncavo en su cara interna. Estos osteodermos se asemejan a los que componen áreas móviles o semimóviles en la región anterolateral de *G. jatunkhirkhi* y *Glyptodontidium texanum*, lo que sugiere que podrían ocupar una posición similar en la coraza de *Gly. tuberifer*.

Material de referencia, procedencia geográfica y estratigráfica y edad:

MCH-P 251, osteoderma aislado (procedente de un borde lateral anterior de la coraza dorsal); ladera occidental del Cerro Pampa (localidad de San Fernando Sur), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 3,66 Ma-4,72 Ma, Messiniense-Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). **MCH-P 321**, varios osteodermos aislados del área anterolateral y de la región posterior de la coraza dorsal (incluyendo tubérculos de la

escotadura caudal), hueso carpal, fragmentos de dientes y otros indeterminadas; Al suroeste de la localidad de San Fernando Norte (La Villa), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 4,72 Ma-4,79 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MCH-P 552**, 1 osteodermo móvil, falange, hueso autopodio y 12 fragmentos de osteodermos; San Fernando Norte (La Villa) departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andalhuala; 4,72 Ma-4,79 Ma, Zancliense (Plioceno Temprano). **MLP-PV 29-X-8-3**, dos fragmentos de coraza dorsal; paraje Quebrada de la Sepultura, (próximo a la localidad de Puerta de Corral Quemado), departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina: Grupo Santa María, “Araucaniano”. **MLP-PV 29-X-10-81 (parte)**, 1 tubérculo aislado; localidad de San Fernando (de acuerdo a una nota manuscrita encontrada en el interior de esa caja), provincia de Catamarca, Argentina; “Araucaniano”.

Material suplementario de otras localidades, procedencia geográfica y estratigráfica y edad

MLP-PV 39-IV-25-10, fragmento de coraza dorsal y varias placas sueltas; Tiopunco, Tucumán.

MLP-PV 39-IV-25-12, osteodermo aislado; Tiopunco, Tucumán.

Descripción anatómica

Dentición

El ejemplar MCH-P 321 preserva 2 fragmentos de molariformes con una deficiente preservación, pero que supone el primer registro de dentición para esta especie; uno de los fragmentos corresponde a dos lóbulos centrales de un molariforme, posiblemente correspondientes con los primeros de la serie dental (diámetro transversal al lóbulo medio 6 mm) y el otro con un par lateral anterior debido a la morfología recta de su borde externo (diámetro transversal al lóbulo anterior 5,7 mm). No se aprecia con certeza a qué molariforme o molariformes corresponden, siquiera si pertenecen al cráneo o la mandíbula. Sin embargo se puede observar que son marcadamente trilobulados. Por otro lado cabe destacar que son más pequeños que los de otras especies como *Glyptodon munizi* (Ameghino, 1881) [MMP 3985], *G. reticulatus* (Owen, 1845) [MCA 2015], *Parapropalehoplophorus septentrionalis* Croft, Flynn y Wyss, 2007 [SGO PV 4165], *Glyptotherium texanum* [MSM P 4818] y *Glyptotherium cylindricum* [IGM 9563].

El diámetro transversal al lóbulo medio presenta medidas cercanas a los del Mf2 y Mf3 de *Andinoglyptodon mollohuancai* Salas-Grismondi et. al 2023 [MUESP 4, Mf2 de 6,3 mm y Mf 3 de 6,6 mm]; no así el diámetro transversal al lóbulo anterior de *An. mollohuancai* los cuales son ligeramente más grandes

Coraza y osteodermos

Osteodermos. El patrón de ornamentación general de los osteodermos es en roseta simple, con las figuras centrales redondeadas y rodeadas de 8 a 11 figuras periféricas poligonales; en este sentido su ornamentación se aproxima más a las de *Glyptodon munizi* [MMP 3985] y *G. jatunkhirkhi* [CP-GMY 01], y se diferencia más de las de *G. reticulatus* [MCA 2015] la cual en el sector dorsal de la coraza dorsal presenta un patrón de ornamentación reticular. Los surcos que definen la figura central y las periféricas son anchos y marcados, aunque no tan profundos como los que se aprecian en *Glyptodon*. La superficie de los osteodermos no es lisa como en el caso de *Glyptodon*, sino que presenta una textura marcadamente punteada.

Respecto a la porción posterior de la coraza dorsal, el fragmento más completo de este sector corresponde al holotipo [MLP-PV 29-X-8-3] (ver Lámina XLV:A, B y C); sin embargo el ejemplar MCH-P 321 (ver Lámina XLV:E, F, G, H y I) también presenta osteodermos aislados correspondientes a esta región por comparación con el holotipo. La escotadura caudal está compuesta por una hilera de osteodermos cuya figura central se ha modificado en tubérculos cónicos bien desarrollados, muy similares a aquellos de *G. munizi* y *G. reticulatus*; y no tanto a los de *G. jatunkhirkhi* que están menos desarrollados; en este sentido se diferencia notablemente de *An. mollohuancai* [MUESP 4] cuya escotadura caudal parece carecer de estos tubérculos, de acuerdo a lo postulado por Salas-Grismondi et al. (2023). En posición anterior al tubérculo hay una fila de 4 a 5 figuras periféricas de morfología poligonal, compartidas con los osteodermos anteriores y tornándose casi inexistentes hacia los laterales de cada tubérculo. Los osteodermos de las últimas filas antes de la escotadura caudal presentan una figura central convexa, siendo ésta convexidad menos acentuada que las que muestran otras especies como *Nopachtus cabrerai* (Zamorano et al., 2011) [MACN 2670] y *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889) [MLP-PV 29-X-10-2; FMNH-P 14439] y *S. trouessarti* (Moreno, 1888) [MLP-PV 78-XI-20-1], las cuales llegan a desarrollar una figura central con una elevadísima convexidad, denominada ampollada.

Entre los osteodermos aislados que componen el material MCH-P 321 cabe mencionar varias morfologías que no se observan en el holotipo. Los más destacables son 6 osteodermos aislados, pero con una morfología que permiten una articulación solapándose unos a otros y componer áreas móviles o semimóviles, mostrando cierta similitud con el material figurado por Román-Carrión et al. (2022, fig. 3B); a su vez el material MCH-P 251 también está representado por un osteoderma de este tipo. Dichos osteodermos presentan una morfología general rectangular y se presentan simplificados en la superficie expuesta con una ornamentación de una única figura central de gran tamaño y morfología semirectangular de vértices romos y superficie ligeramente convexa, que ocupa la mayor superficie del osteoderma; por delante, existe un área que se asemeja a una “tecla” de superficie muy irregular, a diferencia de lo observado en Dasypodidae que son de superficie lisa; es posible que en vida estas teclas de textura tan irregular estuvieran

parcialmente embebidas en el tejido dérmico, ya que recuerdan en cierta forma a la textura de los osículos dérmicos. Entre la figura central y la “tecla” se aprecia un surco marcado. Cabe mencionar que el solapamiento entre estos osteodermos también es factible gracias a su superficie ventral marcadamente cóncava, que cuenta con espacio suficiente para alojar las citadas “teclas” (ver Lámina XLV:D y F); esta superficie cóncava en la cara ventral de éstos osteodermos los diferencia sustancialmente de los osteodermos de los anillos caudales con los que se podrían llegar a confundir. Estos osteodermos muestran una morfología muy similar a aquellos que componen la región anterolateral de la coraza del holotipo de *G. jatunkhirkhi* (ver figura 5F de Cuadrelli et al., 2020). Por otro lado, Gillette y Ray (1981) mencionan también para la región anterolateral de la coraza dorsal de *Glyptotherium texanum* (= *G. arizonae*) osteodermos cuadrilaterales, no fusionados e imbricados entre sí, aproximándose a los osteodermos aquí descritos para *Glyptodontidium tuberifer*. Estas comparaciones señalan, por un lado, que estos osteodermos pueden corresponder al sector anterolateral de la coraza dorsal, y por otro lado que las especies de la subfamilia Glyptodontinae presentan distintos grados de articulación en el sector anterolateral de sus corazas dorsales.

Ficha bibliográfica

-1937. *Protoglyptodon* sp: Frenguelli, 1937, p 425 [denominación informal]

-1944. *Glyptodontidium tuberifer* Cabrera, 1944, p71. [n. gen et n. sp.]

3.5. Otros Glyptodontidae de validez dudosa

Glyptodontidae Gray, 1869

Hoplophorinae Huxley, 1864

Urotherium Castellanos, 1926

Urotherium simile Castellanos 1948a

Especie tipo: *U. simplex* Castellanos, 1926

Holotipo: CC-MUFCA 727, tubo caudal incompleto.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Este de Loma Rica, entre las localidades de Entre Ríos y Andalhuala; departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina. Araucaniano.

Material de referencia, procedencia geográfica y estratigráfica y edad:

CC-MUFCA 593, fragmento de rama horizontal mandibular derecha, osteodermos de escudete cefálico, varios fragmentos de coraza dorsal y multitud de osteodermos aislados; SE de Loma Rica, entre las localidades de Entre Ríos y Andalhuala, Valle de Santa María, provincia de Catamarca. “Araucanense”.

Descripción anatómica

Escudete cefálico

Representado por 5 osteodermos del material CC-MUFCA 593; consisten en osteodermos lisos caracteres de ornamentación y bordeados por una hilera de forámenes. Si bien los restos son muy fragmentarios y se presentan un bajo grado de preservación, las características observables sugieren que dichos osteodermos se asemejan a los de *Stromaphorus ameghini* [MLP-PV 29-X-10-1, MPAT 002 y PVL 4905]; *Eucinepeltus petesatus* [MACN A 4758; MPEF Pv-1383], *Paraecinepeltus raposeirasi* [LIEB-PV-6000], *Pseudoplohophorus absolutus* [FC-DPV 475/595], *Ps. rebuffoi* [CC-MUFCA 56], *Ps. benvenutii* [CC-MUFCA 1388], *Eosclerocalyptus proximus* [CC-MUFCA 703; MLP-PV 29-X-10-24], *Eo. tapinocephalus* [MLP-PV 37-III-7-7].

Coraza

Se encuentra representada por el material CC-MUFCA 593, que corresponde a varios fragmentos de coraza dorsal y multitud de osteodermos aislados de un individuo juvenil. Los fragmentos de coraza se encuentran conformados por osteodermos lisos de dimensiones reducidas, con una superficie cóncava en el sector central de los mismos, separados entre sí por amplios surcos.

Tubo caudal

Esta estructura se encuentra representada por el material CC-MUFCA 727, el cual consiste en el tercio proximal de un tubo caudal de un individuo juvenil. De manera similar a lo observado en la coraza dorsal, los osteodermos que componen el tubo caudal son lisos y caracteres de ornamentación; aquellos de la región más proximal presentan con una morfología ovalada con el eje mayor en sentido anteroposterior, mientras que los de la zona distal son más circulares; se encuentran separados entre sí por amplios surcos.

En la región más distal preservada en éste tubo caudal se observa en vista lateral una gran figura ovalada similar a las de Plohophorini, Neosclerocalyptini y *Eosclerocalyptus*; siendo imposible determinar con exactitud cuántas figuras similares presentaría el material completo o cual de ellas es la que se observa.

Ficha bibliográfica

-1948. *Urotherium simile* Castellanos 1948a, p 6 [n. sp.].

4. DISTRIBUCIÓN ESTRATIGRÁFICA

El área de estudio se encuentra en el centro-este de la provincia de Catamarca, en el noroeste argentino, en el ámbito de la provincia geológica de las Sierras Pampeanas Noroccidentales (Camino, 1979), entre las Sierras Calchaquies - Aconquija al este y las Sierras de Chango Real, Culampajá y Fiambalá al oeste (ver Figura 1). Las secuencias sedimentarias del Neógeno aflorantes en esta área, ricas en restos de Glyptodontidae (entre otros vertebrados), se encuentran constituidas por sedimentos detríticos y piroclásticos que se extienden aproximadamente desde la localidad de Cafayate en Salta hasta la Sierra de Belén en Catamarca (Bossi et al., 1993; Muruaga, 2001a; Bossi y Muruaga, 2009; Bonini, 2014).

Como se ha mencionado, el objetivo principal de esta tesis es el estudio de los Glyptodontidae provenientes de la CVQ, siendo uno de los objetivos específicos la interpretación de su valor bioestratigráfico en base a los esquemas estratigráficos propuestos para esta región del NOA. Sin embargo, la mayoría de los holotipos de las especies analizadas en la tesis (*Sclerocalyptus planus*, *Eosclerophorus paulacoutoi*, *Neuryurus proximus*, *Plohophorus ameghini*, *Pl. philippii*, *Ne. compressidens*, *Ne. solidus*, *Lomaphorus. corallinus*, *Urotherium simile*), junto con numerosos materiales referidos a dichos taxones provienen del contiguo VSM; este hecho hace indispensable incorporar al análisis los especímenes que proceden de esta segunda localidad.

Los materiales estudiados en el área del CVQ y VSM proceden de las diferentes unidades litoestratigráficas neógenas que constituyen en su conjunto el Grupo Santa María (Galván y Ruiz Huidobro 1965; Huidobro 1966, 1972; Simpson 1974; Bossi y Palma 1982; Bossi et al., 1987, 1993, 1999, 2001; Muruaga 2001a, b), ver Figura 15. Este Grupo constituye la propuesta estratigráfica más aceptada y empleada actualmente; sin embargo, este esquema se fundamenta en varias propuestas previas que fueron cambiando a lo largo del tiempo, conforme evolucionaba el conocimiento y la comprensión de estas unidades sedimentarias (Galván y Ruiz Huidobro (1965; Huidobro 1966, 1972 y Simpson 1974).

El VSM se erige como un área fundamental de referencia clásica desde los albores de la investigación paleontológica y estratigráfica en Argentina. Los primeros trabajos se remontan a Stelzner (1872), quien en el marco de un estudio estratigráfico, documentó hallazgos de fósiles corporales e impresiones de bivalvos al este de la localidad de San José. Las obras de Stelzner (1872 y 1885) constituyen referencias seminales para la comprensión geológica inicial del VSM (ver Castellanos, 1969; Bonini, 2014). No obstante, la identificación de restos de vertebrados en estos niveles no se produjo hasta 1877, cuando los profesores Inocencio Liberani y Rafael Hernández señalaron la presencia de restos de gliptodontes, lo que intensificó el interés de la comunidad científica por el VSM (Ameghino, 1891d). Doering (1882) analizó los restos de invertebrados, concluyendo que se trataban de niveles de edad Terciaria y los consideró como una única unidad a la que denominó “Araucano”. Esta propuesta fué adoptada en parte por Ameghino

(1906), Rovereto (1914) y Kraglievich (1934), quienes se refirieron a ella con el término “Araucanense”. Bodenbender (1924) estudió la secuencia sedimentaria de este valle y los denominó “estratos calchaqueños” (conjunto Calchaqueño). Posteriormente Castellanos (1927, ps.106-107) señala que los niveles de bivalvos de Stelzner (1872) son en realidad los depósitos más antiguos del Calchaquiano que enmarcan dentro de la “Serie de Tiopunco”. Frenguelli (1930a, b, 1937) reconoció dos horizontes principales, el Araucaniano (que a su vez se subdivide en inferior, medio y superior) y el Santamariano.

Los estudios paleontológicos y geológicos en la CVQ se iniciaron en mayo de 1926 durante la expedición del *Field Museum of Natural History of Chicago* (FMNH) liderado por Elmer Riggs. Rudolf Stahlecker, uno de los geólogos de la expedición, realizó tres perfiles estratigráficos muy detallados que fueron utilizados para contextualizar estratigráficamente los ejemplares fósiles colectados (ver Marshall y Patterson, 1981 apéndice II). Dos perfiles (perfiles I y II) se localizan en el sector sur del VSM, entre las localidades de San José y Entre Ríos y se encuentran partimentados en distintos niveles nominados con numeración romana; por su parte el tercer perfil (perfil III) se emplaza en el NW de la CVQ en las inmediaciones de la localidad de PCQ y se encuentra también segmentado en distintos niveles, esta vez nominados con numeración arábiga. La propuesta estratigráfica pionera de Stahlecker le permitió definir para el VSM y la CVQ los horizontes Calchaquí, Chiquimil A, Chiquimil B, Araucanense y Corral Quemado (ésta última definida en la localidad homónima) (ver Riggs, 1928; Riggs y Patterson, 1939; Marshall y Patterson, 1981), sentando las bases para los esquemas estratigráficos actuales.

Cabrera (1944) empleó, para contextualizar la procedencia estratigráfica de los fósiles, las propuestas estratigráficas de Frenguelli (1937), de Riggs y Patterson (1939) y de Tapia (1941). En esta contribución Cabrera (1944, p. 7) señala la probable correspondencia de los horizontes “Araucanense” inferior y superior de Frenguelli (1937), con los horizontes Corral Quemado y “Araucanense” de Riggs y Patterson (1939).

Gonzalez Bonorino (1950) se refirió a los horizontes “Araucaniano” (Araucanense) y “Calchaqueño” (calchaquense), mientras que Kraglievich (1952) se refirió a Corral Quemado, Andalhualá, Chiquimil y Calchaquí; a su vez Peirano (1956), tras analizar los estratos del VSM, reconoció exclusivamente dos series a la que denominó como “Calchaquense” y “Araucanense” (subdividiendo ésta última en inferior y superior).

Fueron Galván y Ruiz Huidobro (1965) quienes definieron por primera vez, para los diferentes estratos del VSM, designaciones litoestratigráficas formales, basadas en la nomenclatura estratigráfica moderna. Propusieron la denominación Grupo Santa María para el complejo sedimentario del “Terciario superior”; a su vez determinaron su división en un total de ocho Formaciones estratigráficas (de base a techo: Saladillo, San José, Lorohuasi, Las Arcas,

Andalhuala, Yasyamallo, Los Corrales y Zanja del Molle). Si bien la propuesta de Galván y Ruiz Huidobro (1965) no fue en primera instancia implementada por algunos autores de tendencias más clásicas como Castellanos (1969, 1972), quien se refería a estos niveles como Yocahuense [superior, típico, inferior] y Calchaquiano [superior, medio, inferior] (ver Castellanos 1954, 1969, 1972).

Sin embargo el esquema de Galván y Ruiz Huidobro (1965) fue el que terminaría teniendo un uso más extendido en la comunidad científica, habiendo sido modificado ligeramente en varias ocasiones (ver Huidobro 1966, 1972; Simpson 1974), hasta culminar con la propuesta de Bossi y Palma (1982) que resultó en el esquema actual (ver también Bossi et al., 1987, 1993, 1999, 2001; Muruaga 2001a, b).

Bossi et al. (1993) denominaron las áreas que aquí referimos como VSM junto con la CQV, como la cuenca Santa María-Hualfín, basando su análisis y correlación de las secuencias intervale fundamentalmente en criterios litológicos, asumiendo la sincronía de sus depósitos. Sin embargo, múltiples análisis demostraron más tarde una diacronía entre los depósitos de ambos valles (ver Spagnuolo et al., 2010, 2013, 2015; Georgieff et al., 2012a, b, 2017; Georgieff y Díaz 2014; Esteban et al., 2014; Bonini 2014; Bonini et al., 2017, 2021a). En general, los paleoambientes inferidos son similares en ambos valles: de lacustres someros (aunque también con presencia de sabkhas eólicas en el VSM; ver Ibáñez 2001 y Esteban et al., 2019) a fluviales trenzados de arena y grava para la Fm. Chiquimil y Fm. Andalhuala (Georgieff, 1998; Bonini y Georgieff, 2014), lo cual les otorga un aspecto muy similar. Sin embargo, las dataciones radiométricas de los estratos tobáceos y otros estudios paleomagnéticos, revelaron que los procesos de sedimentación en la CVQ son anteriores que aquellos del VSM. Un ejemplo claro se observa para la Fm. Chiquimil, que presenta una edad de 7.14 Ma en su límite superior al este de PCQ, mientras que en el VSM se obtuvo una edad de aproximadamente 6.88 Ma en el techo de la unidad subyacente, la Fm. Las Arcas (Georgieff et al., 2014, 2017). Esto indica que el depósito de la Fm. Chiquimil en el VSM fue más reciente y, por lo tanto, la correlación estratigráfica entre ambas áreas no se puede establecer exclusivamente en base a criterios litológicos. Varios autores aportaron dataciones absolutas obtenidas a partir de distintos niveles de las secuencias expuestas en ambas localidades, entre ellos Marshall et al. (1979), Butler et al. (1984), Strecker et al. (1989), Latorre et al. (1997), Sasso (1997), Hynek et al. (2012), Georgieff et al. (2014), Spagnuolo et al. (2015), Pingel et al. (2016), Dominguez (2016), Bonini et al. (2017) y Spagnuolo et al. (2023). Estas edades numéricas han permitido una correlación rigurosa entre ambas localidades, además de procurar una determinación cronológica más precisa de los niveles fosilíferos, lo que destacó su valor bioestratigráfico (ver Garralla et al., 2012; Esteban et al., 2014; Bonini 2014; Bonini y Brandoni, 2015; Candela y Bonini, 2017; Armella et al., 2018, 2022; Anzótegui et al., 2019; Miño-Boilini, et al., 2019; Armella y Bonini, 2020; Baez y Crisafulli, 2021; Bonini et al., 2019, 2021a, b, 2025;

Zamudio y Carignano, 2023; Schmidt et al., 2024; Madozzo Jaén et al., 2024; Núñez-Blasco et al., 2020, 2024a; Degrange et al., 2023; entre otros).

La similitud litológica observada entre las formaciones de ambos valles es un reflejo de paleoambientes depositacionales análogos, pero no de sincronidad sedimentaria (Spagnuolo et al., 2015). La demostrada diacronía de las unidades sedimentarias sugiere que podrían constituir cuencas sedimentarias con evoluciones independientes o, al menos, historias de subsidencia y relleno diferenciadas (Muruaga et al., 2005; Georgieff et al., 2017). Este panorama impone la necesidad de priorizar los criterios cronoestratigráficos sobre los litoestratigráficos para cualquier intento de correlación y análisis de distribución de paleofaunas en las cuencas de esta región.

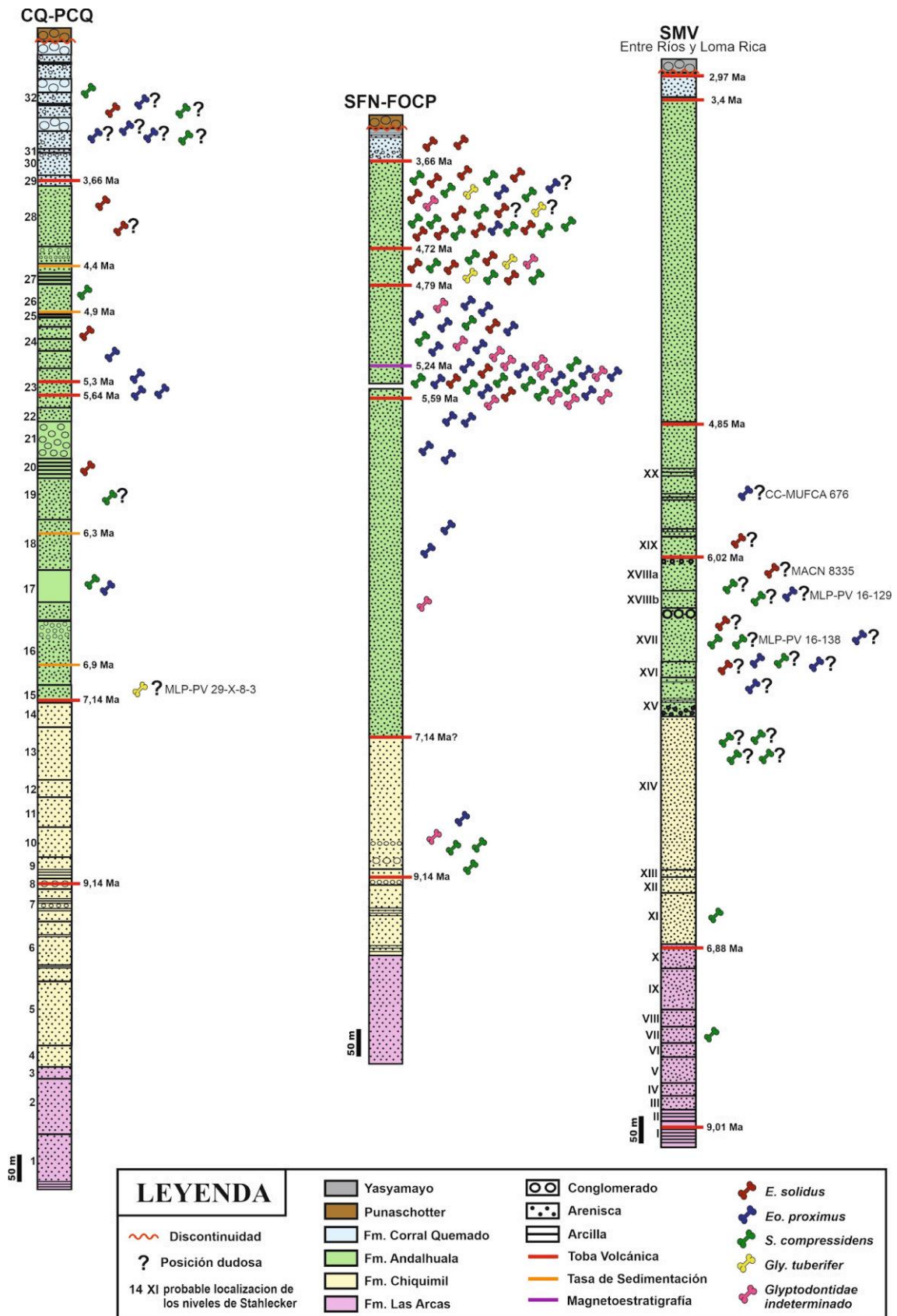


Figura 15. Perfiles estratigráficos. Cuenca Villavil-Quillay (CVQ): Corral Quemado (CQ) y Puerta de Corral Quemado (PCQ); San Fernando Norte (SFN) y Faldeo Occidental del Cerro Pampa (FOCP). Valle de Santa María (VSM), inmediaciones de las localidades de Entre Ríos (ex Chiquimil o Shiquimil) y Loma Rica. Escala vertical 50 metros.

4.1. Valle de Santa María (VSM)

Durante las campañas de campo lideradas por Riggs en 1926, Rudolf Stahlecker realizó el primer estudio estratigráfico detallado de la cuenca del VSM (ver Riggs y Patterson 1939 y Marshall y Patterson 1981). Stahlecker elaboró dos perfiles estratigráficos (perfiles I y II, descripción completa en Marshall y Patterson 1981, apéndice II). El perfil I, con una extensión de 452 m y dividido en varios tramos denominados con números romanos (desde el XVII en la base de la secuencia al XX en el techo), se dispuso desde el este de la localidad de Entre Ríos, hacia el oeste, rumbo a la localidad de San José y atravesando los niveles fosilíferos que componen el paraje Loma Rica (ver Marshall y Patterson 1981, figuras 6, 23, 24 y 26). Por otro lado el perfil II abarca 1052 m, desde la localidad de San José, a través de la arenisca roja hasta el conglomerado en la cuenca al norte de Entre Ríos (ver Marshall y Patterson 1981, figuras 6, 23, 24 y 26), comprendiendo diecisiete tramos denominados también con número romanos (I en la base al XVII en el techo de la secuencia).

La estratigrafía pionera de Stahlecker en el VSM, aunque no fue literalmente adoptada por otros autores posteriormente, asentó las bases de los esquemas estratigráficos actuales y definió horizontes fosilíferos relevantes para el estudio de la cuenca. Actualmente, el Grupo Santa María, definido en la misma área, es la unidad litoestratigráfica de referencia en el NOA. En el VSM, este Grupo se encuentra conformado de base a techo por las Formaciones San José, Las Arcas, Chiquimil, Andalhuala y Corral Quemado; fosilizando la secuencia de manera discordante, en este sector se emplaza la formación cuaternaria Yasyamayo.

La Fm. Las Arcas, que constituye la unidad estratigráfica inferior en la secuencia analizada en el VSM con una potencia aproximada de 810 m medido en la zona del arroyo Las Totoritas (Spagnuolo et al., 2015). El límite inferior se encuentra datado mediante $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ en 9,01 Ma por Spagnuolo et al. (2015), mientras que el límite superior de esta formación fue analizado por Georgieff et al. (2014), también mediante $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$, obteniendo una edad de 6,88 Ma.

La Fm. Chiquimil en este valle presenta una potencia de 600 m (Georgieff et al., 2017) siendo muy reducida en comparación con las potencias medidas en la misma unidad de la CVQ, como por ejemplo, los 1500 m de potencia en PCQ (Georgieff et al., 2017). Respecto al intervalo temporal de depósito de la Fm. Chiquimil también existe una discrepancia significativa entre ambas cuencas, ya que en el VSM se estima una edad en el techo de algo más de 6,02 (Marshall et al., 1979) y algo menos de 6,88 en la base (Georgieff et al., 2014) puesto que 6,88 Ma se obtuvo para el techo de la Fm. Las Arcas; mientras en PCQ, el techo de la Fm Chiquimil se encuentra datado en 7,14 Ma (Latorre et al., 1997). Esto demuestra que la Fm. Chiquimil en CVQ es más antigua que su homónima del VSM (ver Spagnuolo et al., 2015; Georgieff et al., 2014, 2017).

El límite entre las Formaciones Andalhuala y Corral Quemado ha arrojado diferentes edades dependiendo de la localidad de toma de las muestras analizadas. Strecker et al. (1989) analizó mediante la técnica de fission-track en circones muestras tomadas del límite entre estas dos formaciones de distintas localidades en una transecta S-N, obteniendo las siguientes edades en cada localidad: $3,4 \pm 0,6$ Ma (río La Maravilla); $4,73 \pm 1,3$ Ma (río Yasyamayo); $4,78 \pm 0,70$ Ma (Entre Ríos) y $4,85 \pm 0,70$ Ma (Loro Huasi). De esta manera se observa que desde una perspectiva geográfica la edad más reciente para este límite se emplaza en la región sur del VSM, mientras que las más antiguas se localizan hacia el sector norte.

Finalmente, respecto al techo de la Fm. Corral Quemado, Strecker et al. (1989) analizó otra muestra de la localidad de Loro Huasi, mediante la misma técnica que las muestras anteriores, obteniendo una edad de $2,97 \pm 0,6$ Ma.

En base a toda la información expuesta anteriormente, a continuación se indica la distribución estratigráfica y temporal de los ejemplares referidos a las distintas especies de Glyptodontidae identificadas para el área sur del VSM, comprendida entorno a las localidades Andalhuala, Ampajango y Entre Ríos, en el departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina.

Eleutherocercus solidus (Rovereto, 1914)

Todos los ejemplares fueron encontrados posiblemente en las cercanías de la localidad de Andalhuala: CC-MUFCA 781, MACN 8334, MACN 8335 [holotipo de *E. solidus*] y MACN 8336. Los ejemplares corresponden a colecciones antiguas y carecen de una procedencia estratigráfica clara. Considerando su posible procedencia geográfica y los niveles establecidos en este área por Stahlecker en Marshall y Patterson (1981), junto con la correlación de los mismos por Esteban et al. (2014), es posible que procedan de las unidades media a basal de la Fm. Andalhuala, emplazadas entre ca. 3,4 Ma. a algo más antiguo que 6,02 Ma, con lo cual podrían tener una edad transicional entre el Piacenciense y el Messiniense (Plioceno Temprano a Mioceno Tardío), pero no existe certeza.

Eosclerocalyptus proximus (Moreno y Mercerat, 1891)

CC-MUFCA 676 (holotipo de *Eosclerophorus paulacoutoi* Castellanos, 1948c) y MLP-PV 16-129 (holotipo de *Neuryurus proximus* Moreno y Mercerat, 1891), MLP-PV 16-127, MLP-PV 16-129 y MLP-PV 16-140 proceden posiblemente también de la localidad de Andalhuala y carecen de igual manera de una procedencia estratigráfica clara. Es posible que procedan de la Fm. Andalhuala, concretamente de los emplazados entre ca. 3,4 Ma a algo más antiguo que 6,02 Ma, con lo cual podrían tener una edad transicional entre el Piacenciense y el Messiniense (Plioceno Temprano a Mioceno Tardío), pero no existe certeza.

PVL 375 procede del paraje de Loma Rica, entre las localidades de Entre Ríos y Andalhuala. Históricamente se les otorgó una procedencia estratigráfica y edad “Araucanense”; sin embargo, considerando su procedencia geográfica y por analogía con otros fósiles analizados en esta tesis (e.g. FMNH-P 14367), el material PVL 375 podría proceder de los niveles inferiores de la Fm. Andalhuala, fechados en torno a 4,85 Ma-6,02 Ma. Este fósil podría tener una edad transicional entre el Zancliense y el Messiniense (Plioceno Temprano a Mioceno Tardío).

FMNH-P 14345 procede de la localidad de Entre Ríos. Estratigráficamente fue exhumado del nivel XVII de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II), correlacionado por Esteban et al. (2014) con los niveles inferiores de la Fm. Andalhuala. Estos niveles están fechados en torno a 4,85 Ma-6,02 Ma, por lo que se corresponden con una edad transicional entre el Zancliense y el Messiniense (Plioceno Temprano-Mioceno Tardío).

CC-MUFCA 609, CC-MUFCA 677, MACN 1230, MACN 2939 [holotipo de *Sclerocalyptus planus* Rovereto, 1914], MACN 5013, MLP-PV 16-142, MLP-PV 16-144, MLP-PV 16-145 y MLP-PV 16-149 proceden del Valle de Santa María, pero no se conoce su procedencia específica. Históricamente se les otorgó una procedencia estratigráfica y edad “Araucanense” o “Araucaniano”.

Stromaphorus ameghini (Ameghino, 1889)

FMNH-P 14367 fue hallado en el paraje de Loma Rica, entre las localidades de Entre Ríos y Andalhuala. Estratigráficamente procede del nivel XVII de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II). FMNH-P 14396 procede de la localidad de Ampajango. Estratigráficamente procede del nivel XI de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II). Estos niveles fueron correlacionados por Schmidt et al. (2024) con los niveles inferiores de la Fm. Andalhuala y la Fm. Chiquimil, los cuales se emplazan entre los 6,02 Ma-6,88 Ma. y por tanto tienen una edad Messiniense (Mioceno Tardío).

FMNH-P 14470 fue exhumado en la localidad de Entre Ríos. Estratigráficamente proviene de la Formación Las Arcas, concretamente del nivel VII de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II), el cual está incluido en el intervalo comprendido entre las dataciones 6,88 Ma-9,01 Ma; por lo tanto este ejemplar tiene una edad transicional entre el Messiniense y el Tortoniense (Mioceno Tardío).

MLP-PV 16-134, 16-135, 16-136 (holotipo de *Plohophorus philippii* Moreno y Mercerat, 1891) y 16-137, proceden de la “Cresta norte de Loma Rica”, entre las localidades de Entre Ríos y Andalhuala. Históricamente se le otorgó una edad “Araucaniano”; sin embargo, considerando su procedencia geográfica y por comparación con otros ejemplares de procedencia estratigráfica

definida (e.g. FMNH-P 14367), es muy posible que fueran extraídos de los niveles más basales de la Fm. Andalhuala o niveles superiores de la Fm. Chiquimil. Los niveles donde se emplazan cartográficamente tienen ya una edad algo superior a 6,02 Ma, lo cual corresponde con una edad Messiniense (Mioceno Tardío).

MLP-PV 16-138 (holotipo de *Neuryurus compressidens* Moreno y Mercerat, 1891), MLP-PV 16-141, MLP-PV 16-143 y PVL 3239, provienen de la localidad de Andalhuala. “Araucaniano”. En base a todas las edades establecidas por el emplazamiento del resto de ejemplares analizados para este valle y considerando la procedencia geográfica de éstos se estima que estratigráficamente proceden de los niveles medio a inferiores de la Fm. Andalhuala, estimados entre las dataciones de 4,85 Ma-6,88 Ma, transicional entre el Zanclicense y el Messiniense (Plioceno Temprano a Mioceno Tardío).

4.2. Cuenca Villavil Quillay (CVQ)

De manera similar a las investigaciones realizadas en la cuenca del VSM con el levantamiento de los perfiles I y II, Stahlecker realizó un tercer perfil (perfil III) en la CVQ a lo largo de una transecta que se extiende a través del área localizada entre las localidades de PCQ y SF, contando con una potencia total de 1.878 m. Marshall y Patterson (1981) indican que las unidades 32 a 28 fueron tomadas en las colinas al norte de Laconte (= Loconte), las unidades 27 a 18 en las colinas al norte de Puerta de Corral Quemado, las unidades 17 a 14 en las colinas al sur de Puerta de Corral Quemado, y finalmente las unidades 13 a 1 al este de Puerta de Corral Quemado. Esta detallada información ha resultado fundamental para el análisis de la procedencia estratigráfica específica de cada fósil.

Como en el caso de las unidades I a XX de los perfiles I y II, las unidades 1 a 32 del perfil III han sido objeto de múltiples esfuerzos de correlación con las Formaciones del Grupo Santa María, puesto que son las unidades litoestratigráficas de mayor uso en la actualidad (ver Bossi et al., 1987; Bossi y Muruaga 2009; Esteban et al., 2014; Bonini, 2014; Georgieff et al., 2017; Bonini et al., 2021a; Armella et al., 2022; Schmidt et al., 2024; Núñez-Blasco et al., 2024).

Si bien el perfil III de Stahlecker se focaliza en el área de CQ y PCQ, análisis posteriores han demostrado la equivalencia de estas unidades con aquellas unidades aflorantes en SF, confirmando que se depositaron en una misma cuenca sedimentaria (CVQ). Esto lo diferencia de aquellos ejemplares procedentes del VSM que se trata de otra cuenca sedimentaria independiente (ver Muruaga, 1998, 2001 a, b; Muruaga et al., 2005; Georgieff et al., 2017).

En la CVQ, el Grupo Santa María se encuentra conformado, de base a techo, por las Formaciones Las Arcas, Chiquimil, Andalhuala y Corral Quemado; fosilizando la secuencia de manera discordante, en éste sector, se emplaza la unidad informal cuaternaria Punaschotter.

4.2.1. Corral Quemado y Puerta de Corral Quemado

La cronoestratigrafía del área de CQ y PCQ, departamento de Belén, provincia de Catamarca (Argentina), se estableció mediante diversas dataciones radiométricas y estimaciones de tasas de sedimentación locales. Latorre et al. (1997) dataron en 3,66 Ma el límite entre las Fm. Andalhuala y Corral Quemado, tomando muestras de un afloramiento a mitad de camino entre las localidades de CQ y PCQ. Para el análisis de la distribución de especies a lo largo del depósito de la Fm Andalhuala se tomaron como horizontes cronológicos base fundamentalmente 3 tobas, las emplazadas a mitad de camino entre CQ y PCQ, datada por Butler et al. (1984) en 5,30 Ma., otra por Latorre et al. (1997) en 5,64 Ma, y por último la emplazada en la misma localidad de PCQ la toba también de Latorre et al. (1997) de 7,14 Ma, conocida por marcar el límite entre las Fm. Andalhuala y Fm. Chiquimil (ver Georgieff et al., 2017). De manera adicional, con el fin de determinar con mayor precisión las edades intermedias entre estas tobas base, se incorporaron otras edades estimadas mediante la tasa de sedimentación por Esteban et al. (2014), que corresponden a 4,4 Ma, 4,9 Ma, 6,3 Ma y 6,9 Ma. Por último, de manera adicional también se ha tomado la toba datada mediante $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ por Sasso (1997) en $9,14 \pm 0,09$ Ma para el miembro El Aspero de la Fm. Chiquimil; de acuerdo con Muruaga et al. (2003, 2005) este miembro no solo se trata de un buen nivel de correlación litoestratigráfica, sino que en base a sus análisis, la datación de 9,14 Ma es válida tanto para la sección PCQ como para SF.

En base a toda la información expuesta anteriormente, a continuación se indica la distribución estratigráfica y temporal de los ejemplares referidos a las distintas especies de Glyptodontidae identificadas para el área comprendida entorno a las localidades de Corral Quemado (CQ) y Puerta de Corral Quemado (PCQ), emplazadas en el departamento de Belén, provincia de Catamarca, Argentina.

Eleutherocercus solius (Rovereto 1914)

FMNH-P 14446 procede del nivel 32 de Stahlecker (ver Marshall y Patterson 1981, Apéndice II), el cual se encuentra correlacionado con el tramo medio a superior de la Fm. Corral Quemado (ver Esteban et al., 2014). En base a las dataciones absolutas establecidas en esta área se estima que este ejemplar tiene una edad menor a 3,66 Ma. (Piacenziense, Plioceno Tardío).

FMNH-P 14475 procede del nivel 20 de Stahlecker (ver Marshall y Patterson 1981, Apéndice II), correlacionándose con el tramo medio de la Fm. Andalhuala. Dicho tramo se encuentra localizado

entre las dataciones 5,64 Ma-6,3 Ma, y por lo tanto se le asigna una edad Messiniense (Mioceno Tardío).

FMNH-P 14437 procede de los niveles 23 a 28 de Stahlecker, que se correlacionan con el tramo medio a superior de la Fm. Andalhuala, localizándose entre las dataciones 3,66 Ma-5,64 Ma. Se le asigna una edad Zancliense (Plioceno Temprano).

MLP-PV 29-X-10-9 y 29-X-10-21 fueron estudiados por Cabrera (1944), quien registró su procedencia geográfica como "un poco al norte de PCQ" y "PCQ junto al camino a Loconte", respectivamente. En base a la información de su procedencia y análisis cartográfico, se infiere que el espécimen MLP-PV 29-X-10-9 probablemente provenga de los niveles superiores de la Formación Andalhuala o los niveles inferiores de la Formación Corral Quemado, asignándole una edad correspondiente al Plioceno. Por otro lado, el espécimen MLP-PV 29-X-10-21 podría proceder de los niveles transicionales entre las Formaciones Andalhuala y Corral Quemado; sin embargo, la información disponible no permite determinar su horizonte estratigráfico preciso dentro de dicha formación, aunque su edad se correlaciona igualmente con el Plioceno.

Eosclerocalyptus proximus (Moreno y Mercerat, 1891)

FMNH-P 14501 procede del nivel 24 de Stahlecker de PCQ, que se emplaza en el tramo medio-superior de la Fm. Andalhuala, localizándose entre las dataciones de 4,9 Ma-5,3 Ma. Se corresponde con una edad Zancliense (Plioceno Temprano).

FMNH-P 14494, 14520 y 14522, exhumados también en PCQ, proceden del nivel 23 de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II). Este nivel se corresponde con el tramo medio-superior de la Fm. Andalhuala, y comprende los estratos localizados entre las dataciones 5,3 Ma-5,64 Ma. Ambos ejemplares cuentan con una edad transicional entre el Zancliense y Messiniense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano).

FMNH-P 14405 procede del nivel 17 de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II) de la localidad de PCQ. Este nivel fue correlacionado con el tramo inferior de la Fm. Andalhuala y se encuentra emplazado entre las dataciones 6,3 Ma-6,9 Ma, por lo tanto el ejemplar tiene una edad Messiniense (Mioceno Tardío).

Varios ejemplares estudiados por Cabrera proceden del sector NO de la CVQ, pero con una procedencia geográfica y estratigráfica poco detallada. Los MLP-PV 28-X-8-6, 29-X-8-4, 29-X-8-6 y 29-X-10-32, proceden de la localidad de PCQ. Cabrera (1944) los determinó como procedentes del "Araucaniano", pero sin mayores detalles.

MLP-PV 29-X-8-8 según Cabrera (1944) se encontró al oeste del río Corral Quemado cerca de la localidad de PCQ, y procede del "Araucaniano".

MLP-PV 29-X-10-24 procede de las lomas a la derecha del río Hualfín (=río Villa Vil) de la localidad de PCQ, cerca del Eje. Con procedencia estratigráfica y edad “Araucaniano”.

MLP-PV 29-X-8-5 procede del campo de los Calivas, que se encuentra al sur de la localidad de CQ. Por otro lado, MLP-PV 31-XI-12-13 fue hallado en las lomas al este de la localidad de CQ, mientras que MLP-PV 31-XI-12-19 y 31-XI-12-21 proceden de las lomas al sudeste de la localidad de CQ. Según Cabrera (1944) todos estos ejemplares son del “Araucaniano”; sin embargo, en base a su procedencia y la cartografía geológica disponible actualmente (ver Muruaga 1998) se puede establecer que posiblemente proceden de algún nivel de la Fm. Corral Quemado, ya que es la única formación aflorante en el lugar del campo de los Calivas y en la zona en general donde se encuentra la localidad de CQ. Su edad sería inferior a los 3,66 Ma.

Stromaphorus ameghini (Ameghino, 1889)

FMNH-P 14447 encontrado en PCQ procede del nivel 32 de Stahlecker de acuerdo a Marshall y Patterson (1981, Apéndice II); este nivel ha sido correlacionado con los niveles medio a superiores de la Fm. Corral Quemado. Estos estratos se sitúan por encima de la toba de 3,66 Ma, por lo que este ejemplar podría presentar una edad Piacenziense (Plioceno Tardío).

FMNH-P 14439 de PCQ, procede del nivel 26 de Stahlecker en Marshall y Patterson (1981, Apéndice II), correlacionado con el tramo superior de la Fm. Andalhuala datado entre los 4,4 Ma-4,9 Ma. Considerando las dataciones, le corresponde una edad Zanclicense (Plioceno Temprano). FMNH-P 14414 procede el nivel 17 de Stahlecker (ver Marshall y Patterson, 1981, Apéndice II), aflorando en la localidad de PCQ; que se correlaciona con el sector inferior de la Fm. Andalhuala y se encuentra comprendido entre las dataciones de 6,3 Ma-6,9 Ma, por lo que se corresponde con una edad Messiniense (Mioceno Tardío).

FMNH-P 14532, de PCQ, fue designado por Marshall y Patterson (1981) como procedente del intervalo comprendido entre los niveles 15 a 32 de Stahlecker, lo cual se correlaciona con toda la extensión de las formaciones Andalhuala y Corral Quemado, comprendidas entre las dataciones 3,66 Ma-7,14Ma. Por tanto a este ejemplar no se le puede asignar una cronología más precisa que el intervalo Mioceno-Plioceno.

CCPCQ 03-DPA-Pv264, se localizó en PCQ; procede de la Fm. Andalhuala, sin embargo, no se conoce con exactitud el nivel concreto. Considerando que esta Formación en dicha localidad se data entre los 3,6 Ma-7,14 Ma, la edad más aproximada que se puede establecer de momento para este espécimen abarca el intervalo casi completo entre el Messiniense-Zanclicense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano).

MLP-PV 29-X-8-1 procede del Campo del Jarillar, el cual se localiza al sureste de la localidad de PCQ. Históricamente Cabrera (1944) le designó una procedencia estratigráfica y edad “Araucaniano”. En base a la cartografía geológica del área (ver Muruaga 1998) es muy probable que proceda de algún nivel de la Fm. Chiquimil; sin embargo sin contar con más datos la edad no se puede precisar más de Mioceno superior-Plioceno.

Al igual que el holotipo de *Gly. tuberifer*, MLP-PV 29-X-8-2 procede de la Quebrada de la Sepultura, la cual Cabrera (1944) afirma encontrarse próxima a la localidad de PCQ. En esa misma contribución Cabrera (1944, p. 7) le asignó una procedencia estratigráfica y edad “Araucaniano inferior” y postula su posible correlación con la Fm Chiquimil de Stahlecker (ver Riggs y Patterson, 1939; Marshall y Patterson, 1981).

MLP-PV 29-X-8-7, MLP-PV 29-X-10-6, MLP-PV 29-X-10-10 y MLP-PV 29-X-10-54, proceden de la localidad de PCQ. Históricamente se les asignó una procedencia estratigráfica y edad “Araucaniano”.

MLP-PV 29-X-8-9 procede del campo de los Calivas, al norte de la localidad de PCQ camino a la localidad de CQ, mientras que el MLP-PV 31-XI-12-7 ya en territorio de la localidad de CQ. De acuerdo con Cabrera (1944) estos ejemplares proceden estratigráfica y cronológicamente del “Araucaniano”; sin embargo, en base a su procedencia y la cartografía geológica disponible actualmente (ver Muruaga 1998) se puede establecer que posiblemente proceden de algún nivel de la Fm. Corral Quemado, ya que es la única Formación aflorante en el lugar del campo de los Calibas. Su edad sería entonces inferior a los 3,66Ma, tal vez Plioceno Superior

Glyptodontidium tuberifer Cabrera, 1944

El único ejemplar determinado para esta especie hasta la fecha en PCQ corresponde con su Holotipo, el MLP-PV 29-X-8-3. Cabrera 1944 indicó que el espécimen procede del paraje “Quebrada de la Sepultura” y que su procedencia estratigráfica es “Araucaniano”, probablemente inferior. En base a nuestras observaciones en campo interpretamos que posiblemente su procedencia corresponda con los niveles inferiores de la Fm. Andalhuala o tal vez los superiores de la Fm. Chiquimil.

4.2.2. San Fernando (Norte y Sur)

La cronoestratigrafía del área de San Fernando (SF), departamento de Belén, provincia de Catamarca, se estableció mediante diversas dataciones radiométricas y edades magnetoestratigráficas locales. El límite de 3,66 Ma entre las Formaciones Corral Quemado y Andalhuala, definido originalmente en PCQ, también se ha identificado en la zona de San Fernando Norte (SFN), cuyos afloramientos se exponen a ambos lados del río Corral Quemado, en los alrededores de la localidad “La Villa”. La Fm. Andalhuala, en este sector de SFN, se ha

mostrado como la más prolífica en hallazgos de especímenes; por ello, para realizar un análisis más detallado de la distribución de los ejemplares a lo largo de este depósito se consideran las dataciones absolutas de 4,72 Ma y 4,79 Ma de Bonini et al. (2017) para los niveles superiores de esta Formación, mientras que para los niveles inferiores aflorante en SFN se emplea la datación magnetoestratigráfica de 5,24 Ma de Spagnuolo et al. (2023); estos niveles analizados magnetoestratigráficamente coinciden con el tramo medio de la secuencia completa de la Fm. Andalhuala en SF.

En el área de San Fernando Sur (SFS), al este de los ríos Hualfín y San Fernando, se emplaza la toba datada por Bonini et al. (2017) en 5,59 Ma, nivel que representaría también parte del tramo medio del depósito completo de la Fm. Andalhuala. Finalmente, en la zona sureste de SFS, concretamente en el área del FOCP, se encuentran los niveles más antiguos, identificándose el límite entre las Formaciones Andalhuala y Chiquimil; en el campo se observan depósitos de ceniza volcánica entre estas unidades, que en imágenes satelitales parecen tener continuidad con la toba datada en 7,14 Ma en PCQ. Adicionalmente, se considera la intrusión volcánica datada en 9,14 Ma por Sasso (1997) para el miembro El Áspero de la Fm. Chiquimil aflorante en la localidad de Villa Vil correlacionable con los materiales aflorantes en el FOCP, igual que se hizo en el caso de la sección de CQ-PCQ (ver Muruaga et al., 2005; Robledo et al., 2025).

En base a esta información, a continuación se detalla la distribución estratigráfica y temporal de los ejemplares referidos a las distintas especies de Glyptodontidae identificadas para el área comprendida entorno a las localidades de SFN y SFS.

Eleutherocercus solidus (Rovereto 1914)

MCH-P 253 y 327 proceden de la localidad de SFN (“La Villa”), fueron encontrados en la Formación Corral Quemado, con una edad estimada inferior a 3,66 Ma; por tanto a estos ejemplares se le asigna una edad tal vez transicional entre el Zancliense y el Piacenziense (Plioceno Temprano a Superior).

MCH-P 46, 172, 248, 250, 325, 374, 561, 562 y 563 fueron exhumados en la localidad de SFN (la Villa). Estos ejemplares proceden de los niveles de la Fm. Andalhuala datados entre las edades 3,66 Ma-4,72 Ma; por lo tanto estos especímenes tienen una edad Zancliense (Plioceno Temprano).

MCH-P 45, 188, 191 y 252 proceden de SFN (la Villa). Todos ellos se localizan entre las edades 4,72 Ma-4,79 Ma de la Formación Andalhuala, y se les asigna una edad Zancliense (Plioceno Temprano).

MCH-P 387 procede de SFN (la Villa). Estratigráficamente se localizó entre las edades 4,79 Ma-5,24 Ma de la Formación Andalhuala, y se le asigna una edad Zancliense (Plioceno Temprano).

MCH-P 385, 386, 564 se localizaron en torno a la localidad de SFN (La Villa), concretamente de los niveles emplazados entre las dataciones de 5,24 Ma-5,59 Ma, de la Formación Andalhuala. Estos ejemplares corresponden con la edad transicional Messiniense a Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano).

Eosclerocalyptus proximus (Moreno y Mercerat, 1891)

MCH-P 173 procedente de SFN (la Villa) y los MCH-P 395 y 384 de SFS; fueron localizados en los niveles situados entre las edades 3,66 Ma-4,72 Ma de la Fm. Andalhuala. A estos ejemplares se les asigna una edad Zancliense (Plioceno Temprano).

MCH-P 254, 391, 393, 396, 398, 399, 400 localizados en SFN (la Villa), proceden de los niveles de la Fm. Andalhuala datados entre 4,79 Ma-5,24 Ma. Se les asigna una edad transicional Messiniense a Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano).

MCH-P 388, 389, 390, 557, 394, 558, 559, 560 localizados en SFN (la Villa), proceden de los niveles de la Fm. Andalhuala datados entre 5,24 Ma-5,59 Ma. Se les asigna una edad transicional Messiniense a Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano).

MCH-P 28, 29, 243, 246, 392, 397 procedentes del área de SFS; y de los niveles comprendidos entre las dataciones 5,59 Ma-7,14 Ma de la Fm. Andalhuala. Cuentan con una edad Messiniense (Mioceno Tardío).

MCH-P 666 procede del FOCP en SFS, concretamente de la base del miembro el Jarillal de la Formación Chiquimil. Estos niveles se emplazan entre las dataciones de 7,14 Ma-9,14 Ma; por lo tanto este ejemplar tiene una edad transicional entre el Messiniense y el Tortoniense (Mioceno Tardío).

Stromaphorus ameghini (Ameghino, 1889)

MCH-P 39, 174, 176, 177, 326, 328, 401, 566 y 569, fueron exhumados en SFN, en las cercanías del centro urbano denominado “La Villa”; a su vez, los ejemplares MCH-P 365 y 568 fueron localizados en el sector de SFS. Todos los ejemplares proceden de niveles estratigráficos de la Fm Andalhuala datados entre los niveles de 3,66 Ma-4,72 Ma; por tanto corresponden con una edad Zancliense (Plioceno Temprano).

MCH-P 244, 245, 247 y 567, proceden de SFN (la Villa), de los niveles de la Fm Andalhuala emplazados entre las dataciones de 4,72 Ma-4,79 Ma; de la misma forma que el conjunto anterior cuentan con una edad Zancliense (Plioceno Temprano).

MCH-P 649 y 665 se localizaron en SFN. Ambos proceden de los niveles de la Fm. Andalhuala situados entre las tobas de 4,79 Ma-5,24 Ma, y por tanto estos ejemplares corresponden a la edad Zancliense (Plioceno Temprano).

MCH-P 377, 565, 650 y 651 NE de SFN; mientras que los ejemplares MCH-P 323, 403 y 652 fueron localizados al sur del núcleo urbano de la localidad de SFS. Todos ellos proceden de los niveles de la Fm Andalhuala emplazados entre las dataciones 5,24 Ma-5,59 Ma; estos ejemplares son transicionales entre las edades Messiniense y Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano).

MCH-P 324, 364 y 667 proceden del FOCP en SFS, concretamente de la base del miembro el Jarillal (facies lacustres) de la Formación Chiquimil. Estos niveles se emplazan entre las dataciones de 7,14 Ma- 9,14 Ma; por lo tanto este ejemplar tiene una edad transicional entre el Messiniense y el Tortoniense (Mioceno Tardío).

MCH-P 402, procedente de SFS; pertenece a la Formacion Chiquimil, miembro el Áspero; éste miembro se encuentra datado en 9,14 Ma; por lo que a éste ejemplar se le asigna una edad Tortoniense (Mioceno Tardío).

MLP-PV 29-X-10-1, 29-X-10-2 y 29-X-10-3 provienen del paraje Loma de la Greda (cuyas menciones antiguas lo sitúan al Sur-oeste de la localidad de San Fernando, pero que actualmente no se conoce con precisión). Históricamente se les asignó una procedencia estratigráfica y edad “Araucaniano”.

MLP-PV 29-X-10-5a, 29-X-10-8, 29-X-10-40, 29-X-10-40a, 29-X-10-47, 29-X-10-51 y 29-X-19-47 provienen de la localidad de San Fernando. Históricamente se les asignó una procedencia estratigráfica y edad “Araucaniano”.

Glyptodontidium tuberifer Cabrera, 1944

MCH-P 251, procede del FOCP de SFS, específicamente de los niveles superiores de la Formación Andalhuala, datados entre 3,66 Ma-4,72 Ma. Este ejemplar se corresponde con una edad Zancliense (Plioceno Temprano).

MCH-P 321 y MCH-P 552, proceden de SFN (La Villa), de los niveles de la Fm. Andalhuala emplazados entre las dataciones de 4,72 Ma-4,79 Ma. Estos ejemplares tienen una edad Zancliense (Plioceno Temprano).

El tubérculo encontrado entre el material siglado como MLP-PV 29-X-10-81, procede de la localidad de San Fernando de acuerdo a una nota manuscrita encontrada en el interior de esa caja.

Originalmente este material fue calificado como “Araucaniano”, sin embargo por cartografía se deduce que proviene de la Fm. Andalhuala.

Glyptodontidae indeterminados

MCH-P 664, encontrado en SFN, procede de niveles estratigráficos de la Fm Andalhuala datados entre los niveles de 3,66 Ma-4,72 Ma; por tanto corresponde con una edad Zancliense (Plioceno Temprano).

MCH-P 249 procede de SFN (la Villa), de los niveles de la Fm Andalhuala emplazados entre las dataciones de 4,72 Ma-4,79 Ma; de la misma forma que el espécimen anterior cuenta con una edad Zancliense (Plioceno Temprano).

MCH-P 570 y 653 proceden de SFN, mientras que el MCH-P 654 fue localizado al sureste del núcleo urbano de la localidad de SFS. Todos son de los niveles de la Fm Andalhuala emplazados entre las dataciones 4,79 Ma-5,24 Ma. Corresponden a la edad Zancliense (Plioceno Temprano).

MCH-P 655, 656, 657, 658, 659 proceden de SFN; mientras que los ejemplares MCH-P 660, MCH-P 661 y 662 fueron localizados al sureste del núcleo urbano de la localidad de SFS. Todos ellos proceden de los niveles de la Fm Andalhuala emplazados entre las dataciones 5,24 Ma-5,59 Ma. Estos ejemplares son transicionales entre las edades Messiniense y Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano).

MCH-P 663, procedentes del área de SFS; y de los niveles comprendidos entre las dataciones 5,59 Ma-7,14 Ma de la Fm. Andalhuala. Cuentan con una edad Messiniense (Mioceno Tardío).

4.3. Ejemplares de otras localidades

El espectro de distribución geográfica de las especies analizadas en la presente tesis excede los límites de la CVQ y el VSM, extendiéndose fundamentalmente hacia el sur del territorio argentino. Este hecho podría conllevar implicaciones paleobiogeográficas de considerable relevancia. Seguidamente, se presenta la información de la procedencia geográfica, estratigráfica y la edad de los especímenes adicionales referidos a las mismas especies exhumados en otras localidades. Se encuentran ordenados desde localizaciones más próximas a las cuencas de estudio a provincias más lejanas.

Eleutherocercus solidus (Rovereto 1914)

MACN 2893 (holotipo de *Eleutherocercus tucumanus* Castellanos, 1927) y MLP-PV 39-IV-25-16, paraje de Tío Punco, departamento de Tafí del Valle, provincia de Tucumán, Argentina; “Araucaniano”.

IANIGLA-PV 702, 705 y 842, proceden del paraje de Huayquerías, provincia de Mendoza, Argentina. Proceden de la Fm. Huayquerías. Con una edad estimada Mioceno Tardío-Plioceno Temprano (ver Romano, 2024).

Eosclerocalyptus proximus (Moreno y Mercerat, 1891)

CC-MUFCA 640 y 703 proceden del Valle de Santa María; el primero de ellos específicamente de entre Yasyamayo y Tiopunco. MLP-PV 39-IV-25-I, 39-IV-25-7, 39-IV-25-11 y 39-IV-25-14 provienen de la localidad de Tiopunco. Todos estos ejemplares fueron hallados en la provincia de Tucumán, Argentina. Su Procedencia estratigráfica y edad fue determinada históricamente como “Araucanense”.

Stromaphorus ameghini (Ameghino, 1889)

PVL 3230 y 3252 proceden del NE de El Molle, emplazado en el Valle de El Cajón, en el departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina; históricamente se les asignó una procedencia estratigráfica y edad “Araucanense”. Por otro lado, el ejemplar PVL 3269 se localizó en el SE de El Molle. Estratigráficamente procede de la "aloformación" Playa del Zorro (Chiquimil). Corresponden a la época Mioceno Tardío.

PVL 3226 y 3267 proceden del NE de Nucapa, de Tio Punco (el segundo de ellos a 13 km al norte de Amaicha del Valle); mientras que el CC-MUFCA 637 de la localidad de Los Nacimientos entre el Noroeste de Tio Punco y Yasyamayo, Valle de Santa Maria, departamento de Tafí, provincia de Tucumán, Argentina. Estratigráficamente se exhumaron en la Formación Andalhuala y se corresponden con la época Plioceno.

FMNH-P 15771, MLP-PV 39-IV-25-8, 39-IV-25-2, 39-IV-25-9, 39-IV-25-17 proceden del paraje de Tío Punco, departamento de Tafí del Valle, provincia de Tucumán, Argentina; “Araucaniano”.

MACN 610 (611) procede de la provincia de Tucumán, Argentina; de nivel estratigráfico desconocido y edad desconocida.

MPAT 002 proviene de los Yacimientos del Río Dulce, próximo a las localidades de Cañada de la Costa y Sotelo, departamento de Río Hondo, provincia de Santiago del Estero, Argentina. Estratigráficamente de la Formación Las Cañas. Se corresponde con una edad Zancliense (Plioceno inferior).

CRILAR-Pv 113 y 114 proceden de la localidad El Degolladito, departamento de Arauco, provincia de La Rioja, Argentina. Estratigráficamente provienen de la Formación Sálidas, con una edad Mioceno Tardío (ver Brandoni y Gonzalez-Ruiz, 2020).

MUFyCA 1017, se extrajo del Arroyo Los Chiflones, en la localidad de Villa Cura Brochero, departamento de San Alberto, provincia de Córdoba, Argentina. Estratigráficamente procede del nivel 1 (Cruz 2011) de la Fm. Brochero; con una edad estimada del Mioceno al Plioceno (ver Cruz 2011 y Cruz et al., 2018).

Glyptodontidium tuberifer (Cabrera, 1944)

MLP-PV 39-IV-25-10 y 39-IV-25-12 proceden de la localidad de Tiopunco, emplazada en la provincia de Tucumán.

5. TAFONOMÍA Y ONTOGENIA

5.1. Tafonomía

El término “Tafonomía” fue definido por el paleontólogo ruso Ivan A. Efremov en 1940 para designar la ciencia que estudia la transición de restos biológicos desde la biósfera hacia la litósfera (Efremov, 1940). Actualmente se define como la disciplina científica que investiga los procesos de fosilización y la génesis de los yacimientos fosilíferos. Constituye un subsistema conceptual dentro de la Paleontología, cuyo objetivo primordial es dilucidar la producción y las modificaciones sufridas por el registro fósil (Fernández-López, 1986).

El concepto científico de Tafonomía ha experimentado una evolución constante desde su acuñación. El modelo conceptual tradicional, que se encuentra basado en las perspectivas individualista, globalista y transformista, postula que la acción de los procesos tafonómicos implican fundamentalmente una pérdida de información inherente al proceso de fosilización, lo que establece límites conceptuales estrictos entre Paleontología, Tafonomía y el propio concepto de fósil, limitando en consecuencia la propia disciplina y por tanto los análisis realizados desde estas perspectivas (Gifford-González, 1981; Sánchez et al., 2000; Fernández-López, 2001; Espinosa y Argaez, 2009).

Sin embargo, corrientes de pensamiento actuales proponen un paradigma alternativo, entendido desde una perspectiva sistemista y evolucionista, en el que se concibe la Tafonomía como un proceso de transformación continua que se inicia en el momento de la producción biogénica y culmina con el análisis del fósil. En este marco conceptual, diversos autores sostienen que los procesos tafonómicos, lejos de ser meramente destructivos, representan procesos dinámicos que son directamente responsables de la fosilización. Estos procesos tienen la capacidad de registrar nueva información y generar nuevas entidades fósiles (Meléndez-Hevia, 1944a y b, 1995, 1996, 1997; Fernández-López, 1981, 1984, 1986, 1991, 2000, 2001, 2005; Gifford-González, 1981; Behrensmeyer y Kidwell, 1985; Speyer y Brett, 1986; Morales, 1988; De Renzi, 1997; Domínguez-Rodrigo et al., 2011; Fernandez-Jalvo et al., 2011, 2016; Pesquero et al., 2013; Marín-Monfort, 2015; entre otros).

La comprensión y aplicación rigurosa de esta concepción moderna de la Tafonomía exige el reconocimiento de que los fósiles constituyen entidades distintas a sus precursores biológicos, es decir las entidades denominadas fósiles no corresponden a entidades biológicas (ni paleobiológicas *sensu stricto*). El proceso de fosilización induce una transformación sustancial, resultando en nuevas entidades con propiedades emergentes, caracterizadas por una transición de un estado biológico a uno mineral. Si bien esta transformación implica que los fósiles ya no son entidades biológicas, y en ciertos marcos analíticos incluso han llegado a ser tratados como tipos de rocas (Folk, 1959, 1962; Dunham, 1962; Embry y Klován, 1971; Wright, 1992; Ridind, 2002;

Lokier y Al Junaibi, 2016; entre otros), es crucial destacar su naturaleza singular. Los fósiles representan rocas especiales que conservan la capacidad de aportar información paleobiológica. Esta información, derivada directa o indirectamente de organismos pretéritos, persiste a pesar de no ser inherente a la naturaleza mineralógica de su nuevo estado. De la misma forma los fósiles son capaces de incorporar nueva información de carácter inorgánico, por ejemplo diagenética, sedimentológica, ambiental, etc., situación que no era posible en su anterior estado como entidades biológicas (ver Fernández-López, 1981; 1986; 1991; 2000).

Asimismo, la muerte de un organismo no constituye una condición *sine qua non* para la existencia de cualquier vestigio o señal de una entidad biológica antigua. Ciertos fósiles y entidades registradas son generados por la actividad de organismos del pasado que persistieron tras la producción de un resto o señal específica (ver Fernández-López, 1981; 1986; 1991; 2000).

Dentro de este segundo marco conceptual de la concepción moderna de la Tafonomía se han llegado a establecer analogías entre las transformaciones que acontecen durante los procesos tafonómicos y las generadas durante los procesos evolutivos, presentando paralelismos con la evolución biológica (véase Fernández-López, 1981; 1984; 2005; Morales, 1988). Fernández-López (1981) argumenta que, mientras los organismos evolucionan y se adaptan al ambiente, generando variabilidad bajo el control de la selección natural, un resto biogénico se fosiliza adaptándose a las nuevas condiciones, transformándose para alcanzar un equilibrio químico y físico con el medio circundante. Las alteraciones tafonómicas inducen variabilidad entre las entidades producidas, bajo la influencia de una “selección natural” ejercida por el entorno, lo que condiciona, en última instancia, el grado de preservación del resto fósil. Aquellos elementos que no logran adaptarse a las nuevas circunstancias desaparecen y, por consiguiente, no se incorporan al registro fósil.

El sistema conceptual de la Tafonomía como disciplina científica, se articula en dos subsistemas principales: la Bioestratinomía y la Fosildiagénesis (Müller, 1963; Seilacher, 1973; Lawrence, 1979 a y b; Behrensmeyer y Kidwell, 1985; Lyman, 1994; Fernandez-López 2000; Fernandez-López y Fernandez-Jalvo, 2002). Desde una perspectiva operativa, el proceso que transcurre desde la generación del resto susceptible de fosilización hasta el análisis del fósil puede dividirse en diversas fases, tradicionalmente agrupadas en dos subsistemas, la fase pre-enterramiento (Bioestratinomía) y la post-enterramiento (Fosildiagénesis).

La Bioestratinomía constituye el subsistema conceptual de la Tafonomía que se dedica al estudio de los procesos que experimentan las entidades tafonómicas desde el momento de su producción biogénica hasta la fase inicial de enterramiento. Esta fase abarca una multiplicidad de procesos de naturaleza diversa y significativa, tales como la depredación *sensu lato* de la entidad paleobiología por otros seres, lo cual puede incluso aportar información etológica que nunca se

hubiera registrado si no se hubiera producido la alteración; necrocinesis (que incluye la reorientación, desarticulación, dispersión, reagrupamiento, remoción); y la descomposición (mediante abrasión, corrosión química, acción bacteriana y fúngica), entre otros.

Por otra parte, la Fosildiagénesis es el subsistema conceptual de la Tafonomía que analiza los procesos y las modificaciones que experimentan las entidades tafonómicas desde la fase primaria de enterramiento hasta el hallazgo del fósil. Es importante destacar que ciertas entidades, como organismos infaunales, pueden fosilizar directamente en esta fase sin transitar la fase bioestratinómica. Asimismo, otros elementos pueden encontrarse reelaborados, es decir, han pasado por un proceso de desenterramiento y posterior enterramiento en una segunda etapa, un aspecto fundamental a considerar en dataciones relativas, correlaciones bioestratigráficas o para enfrentar un estudio paleoestratigráfico.

Por último, hay autores que reconocen una tercera fase de modificación, antrópica, de los fósiles donde actúan los procesos sulégicos y tréficos, que se refieren a todo proceso de alteración del fósil durante el proceso de excavación en los yacimientos y durante la preparación en los laboratorios respectivamente (ver Clark y Kietzke, 1967; O'Connor y O'Connor 2000; Fernández-López, 2001; Marín-Monfort et al., 2018, 2021; Valtierra et al., 2020, entre otros).

Dentro de este marco es importante comprender que las técnicas de preparación y preservación de los elementos fósiles también han evolucionado con el tiempo. No se debe juzgar las prácticas del pasado con los estándares actuales, ya que los conocimientos, materiales y herramientas disponibles son diferentes. El producto final fruto del proceso técnico no solo depende de la habilidad del preparador, sino que se ven involucrados otros factores sumamente relevantes como el proceso de maduración de los productos industriales empleados, así como la naturaleza mineral del fósil y, por supuesto, la interacción entre ellos; éstos aspectos constituyen actualmente una importante línea de investigación de los profesionales en la preparación de restos arqueológicos y paleontológicos (Clark y Kietzke, 1967; Bastarreche y Peraile, 1997; Corbacho y Hammond, 2017; Marín-Monfort et al., 2018; Marcos-Fernandez y Ortega, 2020; Devincenzi, 2021; Valtierra et al., 2024). Por otro lado y con el fin de evaluar esta evolución, si bien se pueden replicar en el laboratorio variables como temperatura, humedad, presión, pH o incluso afecciones por plagas; el factor tiempo, que es crucial para determinar la efectividad de los productos industriales en la preservación de los restos, es muy difícil de replicar artificialmente; esta incertidumbre dificulta la predicción de cómo evolucionará un nuevo compuesto sintético en su interacción con un fósil a largo plazo (Sanchíz y Rodriguez, 1994; Newman, 1998; Collins et al., 2008; López-Polin, 2012; Herráez Ferreiro, 2013; Marcos-Fernandez y Ortega, 2016; Devincenzi, 2021).

En este sentido, también se ha modificado la comprensión y consideración de los elementos y procesos tafonómicos que afectan los fósiles. La tendencia en el pasado era a ocultarlos

(“arreglarlos”), reintegrar las partes faltantes y rotas imitando el original, a fin de mostrar un fósil lo más completo posible, aun a riesgo de falsear sus rasgos anatómicos naturales e incluso perder información adicional realmente trascendental, como marcas de depredación, marcas de corte de humanos primitivos, alteraciones con información paleoclimática, etc. Casos de una antigua reintegración de volumen demasiado realista que fue conflictiva históricamente, han sido revelados durante la realización de esta tesis. Uno de ellos fue el ejemplar MLP-PV 29-X-10-1 cuyo análisis se presenta más adelante. Actualmente los criterios de restauración son otros, siendo la tendencia diametralmente opuesta; cuando se realiza la reintegración de un volumen faltante para asegurar la estabilidad estructural de una pieza, se emplean materiales claramente diferentes al original, a fin de mostrar que zona es natural y cuál ha sido recreada artificialmente (ver Baeza-Chico et al., 2009).

En base a todo lo expuesto es evidente que la Tafonomía es una disciplina independiente y comprehensiva, cuyos análisis a menudo presentan una elevada complejidad y requieren la recopilación de una vasta cantidad de datos bajo un sistema y tratamiento específico, así como el conocimiento especializado de un tafónomo profesional. Por este motivo, el objetivo de este capítulo no es llevar a cabo un análisis tafonómico del yacimiento, ni de ningún proceso en particular, sino proporcionar un marco de referencia para una caracterización taxonómica más acertada de los ejemplares estudiados en esta tesis. Esto permitirá discernir entre rasgos anatómicos inherentes a las especies estudiadas y rasgos tafonómicos resultantes de alteraciones post-producción del resto biogénico. En consecuencia, en esta sección se enumeran los ejemplares con las alteraciones tafonómicas más significativas y/o susceptibles de ser confundidas con caracteres taxonómicos de relevancia.

Eleutherocercus solidus

CC-MUFCA 781, mitad posterior de una coraza dorsal con meteorización estadio 1-2, sin evidencia de abrasión significativa, aunque si se observa que dicha porción de coraza se encuentra fracturada en múltiples fragmentos, que posteriormente se volvieron a reintegrar con un adhesivo tipo masilla de color crema; esta fracturación se presenta con superficie recta a escalonada, por lo que es muy probable que se haya producido con el elemento ya fosilizado.

FMNH-P 14437, todos los elementos de este espécimen presentan meteorización estadio 2 a 3 e impregnación mineral aislada en tonalidades pardo rojizas y gris. El cráneo está completo a excepción de un fragmento del arco orbital izquierdo, presentando una fractura de borde recto, cierta corrosión química superficial y marcas de raíces de plantas de grado medio. El fragmento de coraza dorsal de la región postero dorsal presenta los bordes de fractura redondeados con un grado 2 de abrasión. Ambos fémures presentan deformación por carga vertical en el plano antero-

posterior de tipo frágil habiendo generado fracturación secundaria especialmente en la diáfisis. El fémur izquierdo en vista posterior presenta un surco de ca. 30 mm de diámetro transversal, que cruza desde el tercer trocánter (de hecho está ausente), hasta la base de la cabeza femoral y el trocánter menor. En el interior del surco se observan marcas de corrosión química. Cabe destacar que en la región de la base del trocánter mayor y la base de la epífisis distal, emplazados a ambos laterales del surco principal, se aprecian unos canales menores de morfología sinuosa y coloración más oscura (ver lámina VI, figura D). Es posible que el agente alterativo sea la raíz de una planta; el canal principal corresponde al cuerpo principal de la raíz, mientras que los canales menores sinuosos corresponden con raíces secundarias. El tubo caudal se encuentra completo pero muy alterado, presenta impregnación y encostramiento mineral generalizado, dificultando la evaluación de la superficie del hueso en la mayoría de los sectores; estos minerales presentan una coloración amarilla intensa a pardo rojiza, se observa además corrosión química asociada a la impregnación mineral; también muestra deformación por compactación de tipo frágil en sentido dorso-ventral, que ha generado fracturación primaria en sentido longitudinal con el colapso parcial de la región central de la superficie dorsal y fracturas secundarias asociadas a las primarias en sentido transversal, siendo especialmente frecuentes en ambos laterales del tubo.

FMNH-P 14446, cráneo incompleto con un elevado grado de deformación vertical dúctil en sentido dorso-ventral; considerando que no se rellenó de sedimento, se evidencia que su enterramiento se produjo de manera rápida, pero la deformación se produjo de forma lenta. Hemimandíbula izquierda incompleta que, a diferencia del cráneo, presenta meteorización estadio 2 y su superficie se encuentra bastante fragmentada; el proceso coronoides y el cóndilo mandibular se encuentran reconstruidos parcialmente. Fragmentos de coraza dorsal (procedente de la región anterior y media) y media sección proximal de tubo caudal, la cual se encuentra muy alterada; presentan un alto grado de meteorización estadio 4 y corrosión química profunda; como la mandíbula, el tubo caudal presenta deformación por compactación de tipo frágil en sentido dorso-ventral.

FMNH-P 14475, cráneo muy completo, aunque el nasal está reconstruido; presenta meteorización estadio 1 y marcas de raíces de plantas de grado bajo. Cabe destacar en este ejemplar la presencia de un surco deprimido de ca. 20 mm de diámetro orientado en sentido sagital en la región fronto-parietal, prolongándose mientras reduce su diámetro hacia la zona de la cresta sagital, que se encuentra parcialmente ausente. Un fragmento de costilla que presenta meteorización estadio 2, además de corrosión química superficial y marcas de raíces de plantas de grado bajo, uno de los extremos de la costilla se encuentra fracturado con una superficie de fractura lisa. La epífisis proximal del fémur derecho presenta un mayor grado de meteorización (estadio 3), con una textura fibrosa homogénea en prácticamente toda su superficie; la fractura que delimita este elemento es de tipo astillado columnar y presenta el borde liso, mientras que el límite superior del

trocánter mayor se encuentra fracturado mostrando parte del tejido esponjoso; también es observable un elevado grado de marcas de raíces de plantas concentradas en la región fracturada de la región distal, aunque también se identifican marcas de raíces aisladas en la cabeza femoral; en vista lateral el fragmento del fémur muestra haber sufrido cierta deformado por compresión vertical dúctil en sentido antero-posterior. Los osteodermos aislados de coraza dorsal muestran una intensa abrasión situándose entre los grados 2 a 3, habiendo perdido no solo la morfología anatómica de los bordes interdigitados propios de ésta especie sino también las superficies de fractura, ya que muchos de ellos presentan sus bordes totalmente redondeados.

MACN 2893, tercio medio-distal de un tubo caudal que presenta la superficie muy alterada, habiendo perdido el patrón ornamental en roseta original, con grado de corrosión química profunda. El área más proximal y algunos sectores laterales se encuentran reintegrados artificialmente.

Los osteodermos aislados presentan distintos grados de alteración. Los MCH-P 45, 46, 188, 253, 386, 562, 563, 564, presentan meteorización estadio 1-2 y abrasión grado 1-2. Mientras que los osteodermos del MCH-P 172 presentan meteorización estadio 4 y abrasión grado 1-2. El MCH-P 191, que son 3 osteodermos articulados y uno aislado con meteorización estadio 1, los 3 osteodermos presentan abrasión grado 1, mientras el aislado muestra grado 2-3.

MCH-P 250, osteoderma aislado con meteorización estadio 2 y abrasión grado 2-3; presenta impregnación mineral dispersa de mineral gris oscuro a negro.

MCH-P 327, cráneo muy incompleto del que solo se preserva la región occipital y basicráneo, presentando meteorización estadio 3 y fracturación transversal de borde irregular y aserrada. Se encuentran asociados ocho osteodermos aislados del escudete cefálico con meteorización estadio 1 y carentes de abrasión.

MCH-P 385, es un osteoderma aislado con meteorización estadio 1-2 y grado 3 de abrasión; en la cara ventral presenta impregnación mineral pardo-rojiza en el sector central del osteoderma.

MCH-P 387, un osteoderma aislado con meteorización estadio 3 y grado 2 de abrasión.

MLP-PV 29-X-10-9, cráneo incompleto carente de los arcos zigomáticos y procesos descendentes del zigomático, cabe destacar que presenta hiperdoncia Mf1-Mf9 con la duplicación del Mf8 (ver lámina III). La superficie del cráneo presenta textura fibrosa por meteorización estadio 3; las fracturas son transversales y rectas, con bordes irregulares y columnares, pero también redondeados, presentando en general un grado 2 de abrasión, también presenta corrosión química superficial especialmente en la zona oclusal, además de deformación en cizalla dúctil tanto afectando al paladar como a la región dorsal de los parietales. La superficie oclusal de los

molariformes no se aprecia claramente por estar aún cubierta por el sedimento original. Cabe destacar que presenta cierta deformación dúctil en cizalla, especialmente patente en la región dorsal del cráneo y en el paladar.

MLP-PV 29-X-10-21, mitad proximal de tubo caudal con distinta preservación en la región proximal y media, en tanto que su mitad distal se encuentra ausente. La porción media del tubo presenta muy baja meteorización (estadio 0-1) mostrando su ornamentación en roseta original, mientras que la región más proximal no ha preservado la ornamentación y muestra anillos de forámenes como aquellos que se observan en el ejemplar MACN 2893, claramente agrandados; se desconoce si ésta alteración es fruto de corrosión química o erosión; además se aprecian dos fracturas superficiales en sentido transversal.

Eosclerocalyptus proximus

FMNH-P 14345, porción distal de tubo caudal con una meteorización baja próxima a un estadio de 0 a 1; el tipo de fracturación es transversal con la superficie de fractura irregular, cabe destacar que dicha fractura está cortando parte del sedimento que rellena el tubo; se observa presencia de corrosión química superficial en el ápice, especialmente observable en ambas figuras T, cuya superficie presenta una textura punteada irregular, a diferencia del resto de figuras del tubo cuya superficie es lisa.

FMNH-P 14405, fémur derecho con meteorización baja (estadio 1) y carente de indicios de abrasión; el extremo distal del trocánter mayor se encuentra ausente con una fractura transversal de borde irregular, el tercer trocánter se encuentra también ausente, pero su superficie de fractura se encuentra cubierta por una masilla blanca artificial; presenta deformación por carga frágil en sentido anteroposterior con génesis de fracturación por compactación en sentido longitudinal con agrietamiento secundario transversal, cabe destacar que en vista anterior se aprecian los cóndilos medial y lateral extremadamente cercanos uno al otro. El gran fragmento de coraza dorsal se encuentra totalmente fragmentado y reconstruido posteriormente uniendo las porciones con masilla blanca como si de un “puzzle” se tratara; presenta también corrosión química superficial localizada particularmente próxima a los bordes de la coraza e impregnación mineral dispersa de una masa de mineral negro a gris oscuro y en otros casos marron-rojizo; los otros fragmentos más pequeños de coraza dorsal y anillos caudales presentan también cierto grado de corrosión química superficial (aunque no todos), y la misma impregnación mineral que la coraza dorsal pero en muchos casos generalizada; además de fracturación en su superficie, seguramente por compresión. Los tres anillos caudales articulados con el tubo caudal completo tampoco presentan indicios de meteorización y abrasión; el anillo más alejado del tubo caudal presentaba su área dorso-lateral izquierda fracturada y posteriormente sus fragmentos se volvieron a unir con masilla artificial; cabe destacar que presenta impregnación mineral disperso asociado a corrosión química

superficial, también se aprecia compactación por carga vertical en sentido dorso-ventral, dicha compactación es de tipo frágil como indican las fracturas longitudinales que se observan a lo largo del tubo y afectando también a los anillos caudales (especialmente al primero y segundo más próximos al tubo).

FMNH-P 14501, presenta meteorización estadio 3 con textura fibrosa en la superficie del cráneo, el húmero, el fémur y el fragmento de cadera. El cráneo está casi completo pero presenta cierta deformación en cizalla dúctil a *ca.* 45° del plano sagital. Esta deformación se observa en vista frontal afectando la simetría bilateral del ejemplar, y se encuentra también deformado la parte más distal del proceso descendente del lateral izquierdo el cual se encuentra forzado a curvarse hacia la región posterior; se observan también marcas de raíces de plantas de grado bajo. La porción de coraza dorsal conservada presenta impregnación mineral pardo rojiza dispersa, asociada a corrosión química, siendo especialmente observable en el centro de algunas figuras centrales; el fragmento de coraza se encuentra deformado por deformación dúctil doblando casi a 90° uno de sus laterales, este plegamiento se encuentra afectando también a fracturas que se aprecian en superficie, por lo tanto es posible que se hayan dado en este ejemplar dos episodios diferentes de compresión, uno inicial de menor grado que generó un comportamiento frágil y un segundo episodio de deformación dúctil que afectó las estructuras anteriores. El húmero izquierdo presenta fractura superficial en sentido transversal y con algunas fracturas secundarias en el eje longitudinal, además de deformación vertical dúctil en sentido antero-posterior. El fémur izquierdo no preservó la cabeza femoral y el trocánter menor y se observa una superficie de fractura de irregular a aserrada; al igual que el húmero presenta fracturación generalizada en sentido transversal, además se observa impregnación mineral dispersa gris oscuro a negro y aislada marrón pardo, como sucede en el ejemplar FMNH-P 14405 en vista anterior se aprecian los cóndilos medial y lateral extrañamente cercanos entre si. El tubo caudal junto con los fragmentos de anillos caudales presenta impregnación mineral pardo rojiza dispersa asociada a corrosión química al igual que la coraza dorsal.

FMNH-P 14522, tubo caudal que presenta cuatro fracturas transversales dividiéndolo en cinco fragmentos que han sido unidos de nuevo en el laboratorio. El borde de fractura es recto así que es posible que se hayan producido con el elemento ya fosilizado. Cabe destacar que presenta corrosión química de diversos grados, en su cara ventral se observa corrosión química de superficial a media, distribuida en varios sectores, con especial abundancia en el área central del tubo, su extremo proximal presenta corrosión química profunda, habiendo eliminado por completo la ornamentación en dicha área.

MACN 2939, fragmento de la región escapular derecha de una coraza dorsal con bajo grado de meteorización, estadio 0 a 1, y abrasión grado 1; los bordes de fractura que delimitan esta porción

son mayoritariamente rectos y escalonados, por lo que posiblemente estas fracturas se produjeron con la coraza ya fosilizada.

MACN 4853, el cráneo está bastante completo, presenta meteorización estadio 3 y abrasión grado 2, especialmente observable en los bordes de fractura redondeados de los procesos descendentes de los arcos cigomáticos que se encuentran ausentes; en vista lateral izquierda se aprecia fractura en la base de los procesos descendentes de superficie recta y escalonada indicando que se produjo con el cráneo ya fosilizado; se observa cierto enconstramiento mineral disperso de tono gris oscuro a negro y presenta marcas de raíces de plantas de grado bajo. La coraza dorsal incompleta con la región anterodorsal y medio dorsal ausente, además se encuentra totalmente fracturada y reconstruida, presenta también cierto grado de deformación dúctil en sentido dorso-ventral con cierta inclinación hacia el lateral izquierdo. El tubo caudal presenta dos fracturas transversales que dividen el tubo en tres grandes fragmentos que posteriormente fueron unidos de nuevo. El borde de la fractura es tipo recto a irregular dependiendo del sector; se aprecia impregnación mineral generalizada de tono gris asociada a corrosión química superficial.

MACN 16516, tubo caudal completo fracturado en cinco secciones transversales, que posteriormente fueron unidas de nuevo, junto con fracturación secundaria longitudinal; presenta una mineralización dispersa de un mineral negro de hábito dendrítico, seguramente pirolusita (oxihidróxido de hierro), además de corrosión química superficial sectorizada; este tubo se destaca por presentar en el lateral derecho en la segunda hilera de figuras centrales partiendo desde el extremo proximal dos cavidades indeterminadas que atraviesan el tubo parcialmente cuyas dimensiones son 4,84 por 3,65 mm y 3,66 por 3,22 mm.

MCH-P 28, coraza bastante completa; la superficie de los osteodermos presenta corrosión química superficial. Los fragmentos de tubo caudal presentan abrasión grado 2 con los bordes de fractura claramente redondeados.

Algunos osteodermos aislados, como es el caso de MCH-P 390, presentan agrietamiento en mosaico en superficie, siendo éste característico de las etapas tempranas de meteorización (estadio 1). Otros osteodermos aislados presentan un grado medio de meteorización con estadios de 2 a 3, y abrasión también elevada con grado 2 a 3, éste es el caso de los ejemplares MCH-P 29, 173, 243, 254, 389, 391, 392, 393, 384, 395, 397, 398 y 399. Finalmente algunos osteodermos aislados presentan un grado alto de meteorización (estadio 4), éste es el caso de MCH-P 394 o una elevada abrasión de grado 3 como en el MCH-P 400.

MLP-PV 29-X-8-4, mitad proximal de tubo caudal con meteorización estadio 1, fracturación transversal de superficie irregular, los bordes de fractura se encuentran levemente redondeados por lo tanto se le asigna un grado 2 de abrasión; además presenta impregnación mineral dispersa

de un mineral gris oscuro a negro y corrosión química superficial en la cara ventral; presenta deformación dorsoventral de comportamiento frágil.

MLP-PV 29-X-8-6, mitad derecha de coraza dorsal con meteorización estadio 2-3 y abrasión grado 1; la gran fractura que lo delimita se encuentra situada en el plano sagital de la coraza dorsal con una superficie de aserrada a lisa; otras fracturas secundarias que fragmentan la coraza en más secciones han sido restituidas con dos productos artificiales empleados en su restauración, uno de color marrón pardo y otro blanco a gris claro.

MLP-PV 29-X-10-24, en general este ejemplar presenta meteorización estadio 3. Los osteodermos que componen el escudo cefálico se encuentran individualizados ya bien sea por desarticulación o fractura con cierto grado de abrasión suave afectando algunos bordes (grado 1-2), las fracturas no afectadas por abrasión presentan en general superficie irregular; en la cara ventral se aprecia impregnación mineral de generalizada a dispersa de un mineral gris oscuro a negro con patrón dendrítico, posiblemente pirolusita. El cráneo no preservó ambos arcos cigomáticos junto con sus procesos descendentes y parte de los nasales, con abrasión muy suave afectando a algunos bordes de fractura (grado 1-2); presenta impregnación dispersa de pirolusita y de otro mineral pardo rojizo; también se observa alteración de raíces de plantas de grado bajo. Los fragmentos de coraza dorsal presentan abrasión grado 2; los bordes fracturados presentan en general superficies rectas y aserradas; las figuras centrales presentan una concavidad muy suave. Las vértebras cervicales presentan una meteorización algo más suave (estadio 2) y no se observan indicios de abrasión; al igual que el escudo cefálico presentan impregnación mineral generalizada de pirolusita.

MLP-PV 31-XI-12-19, presenta meteorización estadio 2-3. El cráneo se encuentra parcialmente completo, carente de ambos arcos cigomáticos con sus respectivos procesos descendentes y gran parte del hueso nasal; la superficie de fracturación es de superficie irregular y cabe destacar que las superficies de fractura se encuentran cubiertas aún por parte de la matriz; el maxilar y el occipital presentan fracturación en sentido dorsoventral, además presenta deformación dúctil recta en sentido dorso ventral afectando especialmente el área occipital; este evento de deformación podría estar relacionado con la fracturación en ese mismo sentido del maxilar y del occipital; además presenta impregnación mineral dispersa de un mineral pardo-rojizo y encostramiento en la región frontoparietal. Los fragmentos de la mitad anterior y posterior de la coraza dorsal presentan los bordes fracturados con un ligero redondeamiento muy suave, algunos fragmentos se encuentran aún cubiertos por la matriz arenosa original.

MLP-PV 31-XI-12-21, fragmentos de coraza dorsal con meteorización estadio 1 en algunas ocasiones y 2-3 en otras, pero carentes de abrasión, presentan fracturación de superficie recta y morfología escalonada; aún se encuentran cubiertos parcialmente por la matriz arenosa original.

MLP-PV 16-129, cráneo bastante incompleto carente de ambos arcos cigomáticos, parte del nasal, con la porción interna de los molariformes expuesta, prácticamente todo el lateral derecho y la región occipital completa; presenta meteorización estadio 1; el cráneo se encuentra muy fracturado, especialmente en su lateral derecho exponiendo el relleno del cráneo que consiste en una arenisca grisácea, en general el tipo de fracturación es de superficie irregular; la cavidad interna de los molariformes presenta impregnación mineral de dispersa a generalizada de un mineral pardo-rojizo. La hemimandíbula izquierda casi completa, a excepción de la parte superior de la rama ascendente y de la sínfisis mandibular; presenta meteorización estadio 1-2 y abrasión grado 2 especialmente en las zonas de fractura que se encuentran redondeadas, además se observan unos finos surcos próximos a la fractura de la rama ascendente y bajo estos otra región que se extiende en el resto de la rama ascendente preservada con una extraña corrosión química profunda que llega a exponer parte del tejido esponjoso; varias zonas de esta mandíbula se encuentran reparadas con un material sintético de tono marrón oscuro.

PVL 375, a grandes rasgos los distintos elementos de este ejemplar presentan meteorización bastante baja, con un estadio 0-1 y ausencia aparente de abrasión (grado 1). El cráneo casi completo, a excepción de los procesos descendentes de los arcos cigomáticos, parte del maxilar exponiendo los molariformes y la región más anterior del hueso nasal. El mismo presenta deformación en cizalla dúctil a 45° del plano sagital al tiempo que presenta fracturación en sentido perpendicular al eje mayor de esfuerzo de cizalla, afectando a los huesos parietales y ambos arcos cigomáticos mediante 3 fracturas, que parecen ser una única que se continúa desde la parte anterior del arco zigomático derecho, atravesando los parietales y terminando en la región posterior del arco zigomático izquierdo; asimismo parecen ser fracturación secundaria producto de la liberación de la tensión generada al producir la deformación en cizalla. La coraza dorsal presenta dimensiones reducidas, destacando también que presenta una marcada deformación frágil vertical en sentido lateral, con una gran fractura en la región dorsal siguiendo el plano sagital, generada seguramente por este mismo evento compresivo. El fémur izquierdo parcial, faltando la epífisis distal, el tercer trocánter y con el trocánter mayor y la cabeza femoral incompletos y ausencia del trocánter menor, presenta algo más de meteorización (con un estadio 2) que el resto de elementos; se encuentra fracturado en 4 secciones, pegadas de nuevo en el laboratorio con un adhesivo de tono grisáceo; estas secciones presentan fractura transversal y de superficie bastante recta, y aparentemente se han producido con el elemento ya litificado, a excepción de la fractura más distal la cual presenta un margen parcialmente redondeado. Las tres vértebras preservadas se encuentran una bastante completa y las otras 2 incompletas preservando casi exclusivamente el cuerpo vertebral; la fractura es de tipo transversal con superficie recta, muy posiblemente fracturadas tras la fosilización. El tubo caudal casi completo, pero también se

encuentra fragmentado transversalmente en 4 porciones pegadas posteriormente con una adhesivo de tono marrón oscuro.

PVL 3252, hemimandíbula izquierda incompleta, carente de la rama ascendente y de la sínfisis mandibular; presenta meteorización leve (estadio 1); la fractura con la rama ascendente es transversal con superficie aserrada pero algo redondeada, mientras que la de la sínfisis mandibular es curvada y de superficie irregular; se aprecia fracturación superficial afectando también la rama horizontal e impregnación mineral aislada de pirolusita en la cara lingual.

Stromaphorus ameghini

FMNH-P 14396, cráneo incompleto carente de gran parte de los procesos descendentes de los arcos zigomáticos. Presenta deformación en cizalla dúctil en el plano sagital, alteración que se vuelve especialmente patente en vista frontal; el arco zigomático izquierdo se encuentra parcialmente reconstruido, y se aprecian varias depresiones circulares en los nasales y frontales en vista dorsal que permiten ver el sedimento de relleno.

FMNH-P 14414, cráneo muy incompleto y deformado por deformación en cizalla tanto frágil como dúctil; además, presenta un elevado grado de impregnación mineral en la región dorsal con una masa mineral masiva de tonalidad pardo-rojiza. El fragmento de coraza dorsal presenta abrasión grado 2 mostrando un punteado fino en la superficie de los osteodermos. La porción distal del tubo caudal también presenta deformación en cizalla tanto frágil como dúctil con un componente direccional de deformación principal en sentido dorsoventral. En vista ventral el extremo apical presenta encontramiento mineral como aquel del cráneo y corrosión química profunda.

FMNH-P 14439, coraza dorsal completa con meteorización estadio 0-1 y carencia de abrasión; en detalle se aprecia que algunas regiones han sido reconstruidas artificialmente puesto que se aprecian morfologías extrañas en la ornamentación de pequeños sectores aislados, por ejemplo figuritas de márgenes muy rectos y forma triangular; otros sectores muestran claramente parches lisos de masilla blanca. Los diez osteodermos de anillos caudales desarticulados, algunos de ellos han sido pegados con un producto artificial blanco, presentan un estadio de meteorización estadio 2-3 y carentes de abrasión.

FMNH-P 14447, gran porción lateral de coraza dorsal fragmentada y reconstruida.

FMNH-P 14470, hemimandíbula derecha y fragmento de coraza dorsal con meteorización estadio 3-4 y abrasión grado 2; la mandíbula presenta en prácticamente toda su superficie y el proceso coronoides reconstruidos; la base posterior de la rama horizontal con tres deformidades en forma de surcos transversales de unos 20-15 mm de diámetro transversal.

FMNH-P 14532, porción proximal de tubo caudal con fracturación transversal irregular, además presenta deformación vertical dúctil y frágil en el plano dorsoventral.

Los ejemplares MCH-P 176 y MLP-PV 29-X-10-40 presenta un grado de alteración bajo, con estadio 1-2 de meteorización y abrasión grado 1. Los ejemplares MCH-P 174, 177, 247, 326, 328, 364, 365, 665, 402, 403, 566, 567, 568, MLP-PV 16-134, 16-135, 29-X-8-2, 29-X-8-29a, 29-X-8-32, 29-X-10-5a, 29-X-10-6 y 29-X-10-51, son osteodermos aislados o pequeños fragmentos de coraza dorsal; presentan meteorización estadio 2-3, patente por la presencia de un punteado variable en superficie que en ocasiones se muestra como un punteado más o menos marcado y otras el punteado se modifica en perforaciones más alargadas; también muestran grado 2 de abrasión que ha dado lugar a los bordes de fractura redondeados. El MLP-PV 29-X-10-43a presenta meteorización estadio 3 y grado 2 de abrasión. MCH-P 565, corresponde a un osteodermo aislado con fragmentos de hueso indeterminados con meteorización estadio 4 y grado 1-2 de abrasión. El ejemplar MCH-P 39 presenta un elevado grado de redondeamiento, situándose en un grado 3 de abrasión. El MCH-P 323 muestra una meteorización avanzada, con un estadio 4.

MLP-PV 16-138, rama horizontal de mandíbula izquierda con corrosión química superficial, especialmente en el lado lingual. La fracturación es transversal a la rama vertical con una superficie entre irregular a columnar, posiblemente acaecida una vez fosilizado el ejemplar.

MLP-PV 29-X-8-1, cráneo incompleto con ausencia del arco cigomático izquierdo y con dientes rotos a nivel alveolar; presenta meteorización estadio 1-2; y no se observan indicios de abrasión (grado 1); el cráneo presenta deformación en cizalla frágil a 45° respecto al plano sagital, desplazando toda la región del nasal y frontal en diagonal con respecto al área parietal y occipital y haciendo que este ejemplar parezca más estrecho de lo que era originalmente; esta deformación es más evidente en vista dorsal, donde se muestra una gran zona de fractura que lo atraviesa en diagonal desde la zona de la escotadura orbital derecha hasta la zona donde estaría la base posterior del arco zigomático izquierdo; también se aprecia en vista oclusal al comprobar que el paladar y el hueso occipital no se encuentran alineados; además cabe destacar que en el lateral izquierdo del cráneo, el hueso parietal en la zona interna de la arcada cigomática se encuentra hundido en un área localizada que describe una morfología circular, habiendo conservado incrustados los fragmentos de hueso rotos en la matriz que había rellenado el cráneo; asimismo en el lado derecho se observa que el único arco cigomático preservado está también deformado por un esfuerzo compresivo, roto y desplazado hacia el interior del cráneo con lo cual su morfología no refleja su anatomía real. Las hemimandíbulas izquierda y derecha incompletas, presentan meteorización estadio 2; y agrietamiento superficial con las de mayor tamaño en sentido

vertical; la superficies de fractura son mayoritariamente rectas y columnares, indicando que posiblemente ésta fracturación se produjo tras la fosilización del resto.

MLP-PV 29-X-8-9, tubo caudal completo con el primer anillo caudal; presenta meteorización estadio 2 y carece de evidencias de abrasión (grado 1); presenta una fractura transversal que secciona el ápice del tubo desde el margen proximal de las figuras T, ambos fragmentos fueron recompuestos de nuevo posteriormente en el laboratorio; se aprecia corrosión química superficial particularmente en la región proximal del tubo en las vistas dorsales y ambas laterales y se extiende hasta la zona distal en la vista ventral, también se aprecia impregnación mineral dispersa de un mineral pardo-anaranjado.

MLP 29-X-10-1, cráneo carente de gran parte de la región nasal, la mitad posterior de ambos arcos cigomáticos, sus respectivos procesos descendentes y la región posterior del paladar; presenta meteorización estadio 2 y los bordes de fractura se encuentran redondeados (abrasión grado 2); presenta deformación por carga vertical dúctil en el plano dorso-ventral. Cabe destacar que esta deformación afecta hasta tal punto la región occipital del cráneo, que el foramen *magnum* y los cóndilos occipitales que normalmente se aprecian completamente frontales en vista occipital, se observan completos en vista oclusal. Actualmente el envejecimiento del material empleado para la reintegración de los componentes faltantes de éste cráneo, ha ayudado a identificar las partes artificiales de la anatomía de este fósil, las cuales son prácticamente toda la región frontal y parietal.

MLP-PV 29-X-10-2, coraza dorsal casi completa, pero carece de los márgenes periféricos, muestra meteorización estadio 3; se encuentra deformada por compactación homogénea tanto en sentido dorsoventral como lateral generando varias regiones deprimidas de manera localizada en distintos sectores de la coraza; también hay pequeños fragmentos ausentes en distintas zonas cuyo volumen ha sido reintegrado con un material artificial de color amarillo. Las porciones de la pelvis que se conservan, junto con parte del primer anillo caudal y también pequeños fragmentos de tubo caudal muestran grados muy bajos tanto de meteorización como de abrasión, y siguen muy cubiertos del sedimento original.

MLP-PV 29-X-10-10, cráneo muy incompleto el cual solo conserva la porción posterior con los Mf5 y Mf6 rotos y los Mf7 y Mf8 completos en ambos lados; todos los bordes de fractura se observan redondeados con abrasión grado 2.

Glyptodontidium tuberifer

Cabe destacar que con respecto a esta especie es muy difícil estimar los distintos grados de meteorización, ya que se conocen pocos especímenes. Si bien en la descripción original realizada

por Cabrera (1944, p. 71) se menciona como carácter propio de *Gly. tuberifer* presentar la superficie de los osteodermos “toscamente punteada”, en esa época aún no se prestaba la debida atención a los aspectos tafonómicos a la hora de describir los especímenes. Por este motivo en las próximas descripciones no se evaluarán los estadios de meteorización.

MCH-P 251, osteoderma aislado procedente de un borde lateral anterior de la coraza dorsal con abrasión grado 2.

MCH-P 321, varios osteodermos aislados del área anterolateral y de la región posterior de la coraza dorsal (incluyendo tubérculos de la escotadura caudal), la mayoría de los osteodermos especialmente los más cercanos a los márgenes de la coraza se encuentran desarticulados, mientras el resto de la coraza conservada se encuentra repartida en fragmentos que presentan los bordes de fractura todos redondeados mostrando abrasión grado 2.

MLP-PV 29-X-8-3, fragmento posterior de coraza dorsal y varios fragmentos; no se aprecian grandes indicios de abrasión clasificándola como nula (grado 1); el tipo de fracturación no sigue ningún patrón específico, sin embargo las superficies de fractura varían entre rectas (mayoritariamente) e irregulares, muy seguramente se han producido con la coraza ya fosilizada, algunas grietas han sido reparadas por un material artificial de color marrón oscuro; presenta impregnación mineral generalizada de dos minerales uno pardo-rojizo y otro negro; algunos fragmentos aislados presentan corrosión química superficial asociada a la impregnación mineral.

MLP-PV 29-X-10-81 (parte), 1 tubérculo aislado desarticulado sin marcas de abrasión (grado 1), presenta impregnación mineral aislada asociada a la marca de una raíz de una planta cerca de la cúspide del tubérculo.

Glyptodontidae indet.

MCH-P 568D, costilla indeterminada, meteorización estadio 0-1 y abrasión ausente; los bordes los presenta parcialmente fracturados con margen aserrado longitudinalmente de superficie de fractura recto y, a su vez, se encuentra fracturada en 4 fragmentos en sección transversal, estas segundas fracturas también presentan borde de fractura recto indicando que se han producido con el elemento ya fosilizado. Cabe destacar que este ejemplar presenta varias marcas singulares, una situada en la cara interna del fragmento más proximal que consiste en 3 surcos de ca. 2 cm de longitud y 1 mm de anchura, paralelos entre sí, cruzándose ligeramente dos de ellos; y otro surco de características similares en el extremo opuesto de la costilla pero en la misma cara interna. Se observan también marcas de raíces de plantas de grado bajo.

5.2. Ontogenia

Durante la realización de esta tesis y en base al material analizado se ha determinado la presencia de cuatro especies de Glyptodontidae correspondientes a entidades paleobiológicas reales en la cuenca Villavil-Quillay. Entre ellas, se identificaron algunos restos asignables a individuos juveniles de estas especies, habiendo sido particularmente abundantes para *Eosclerocalyptus proximus* y *Stromaphorus ameghini*.

Algunos autores indican que la textura superficial de los restos óseos de los individuos juveniles presentan una textura punteada o más rugosa (fibrosa), diferente a la de los adultos que se aprecia más compacta (Zurita et al., 2011a; Luna y Kapovickas, 2011; Luna et al., 2018). Por este motivo no se considera prudente implementar las categorías de meteorización (Behrensmeyer, 1978) aplicadas en las descripciones tafonómicas de los adultos. Asimismo, se ha preferido incorporar la descripción de los rasgos tafonómicos observados en los juveniles, junto con la descripción de sus rasgos ontogenéticos. Para la determinación del estadio ontogenético se aplica la metodología propuesta por Zurita et al. (2011a).

Eosclerocalyptus proximus

El ejemplar CC-MUFCA 609 (Lámina XXV:E, F, I, J, K y L) está representado por un fémur derecho parcialmente incompleto, tibia-fíbula, huesos tarsales y osteodermos fragmentados. La ornamentación observada en los fragmentos de osteodermos preservados permiten su asignación a *Eo. proximus*. Los rasgos que lo diferencian de los individuos completamente adultos son: (1) en los osteodermos, si bien las figuras periféricas se encuentran totalmente desarrolladas, las figuras centrales presentan una superficie ligeramente cóncava; (2) el fémur presenta dimensiones ligeramente menores con respecto al FMNH-P 14501 y al FMNH-P 14405, presentando medidas más próximas con el fémur CC-MUFCA 676 (ver tabla 13, capítulo 10); (3) el trocánter mayor del fémur presenta un grado de desarrollo intermedio entre el ejemplar CC-MUFCA 609 y los de los individuos FMNH-P 14405 y 14501; ubicándose además en una posición más próxima a la epífisis distal que el del CC-MUFCA 676. Estos rasgos permiten relacionarlo con un estado ontogenético juvenil tardío o bien un subadulto.

Respecto a los aspectos tafonómicos del material CC-MUFCA 609, cabe remarcar que el fémur derecho carece de la cabeza femoral y el trocánter menor en la epífisis proximal, además del epicóndilo lateral y los cóndilos lateral y medial. El fémur también cuenta con presencia de impregnación mineral generalizada de tonos pardo a rojizo y corrosión química superficial. Se observa además alteración por raíces de plantas de grado medio en la región de la epífisis distal, especialmente en el lado posterior del fémur. El fémur se encuentra ántero-posteriormente aplanado por deformación por carga, presentando fracturación en sentido principal longitudinal con fracturas secundarias en sentido transversal, asociada al proceso de compactación, con borde

de fractura irregular. Esta fracturación se encuentra especialmente evidente en la zona de la epífisis distal que es la más afectada, encontrándose incluso ausentes las estructuras articulares como ya se ha mencionado previamente. La tibio-fíbula está alterada, presentando la mayor parte de su superficie muy fracturada en sentido transversal y algunas áreas reconstruidas; las fracturas presentan una superficie de irregular a lisa. De la misma manera que el fémur, presenta impregnación mineral generalizada de tonos pardo a rojizo y corrosión química, especialmente en la zona de la epífisis proximal.

El ejemplar CC-MUFCA 676 (Lámina XXII:D; XXIII:C; XXIV:E, F, G y H; XXV:G y H) constituye el Holotipo de *Eosclerophorus paulacoutoi* Castellanos 1948c, y está representado por cuatro osteodermos aislados e incompletos del escudete cefálico, un gran fragmento de coraza, fragmentos de la cintura escapular, fémur derecho completo y mitad distal de fémur izquierdo, húmero derecho parcialmente completo e izquierdo incompleto, falanges, vértebras, dos calcáneos incompletos, parte distal del tubo caudal y otros restos indeterminados. Los caracteres que permiten su asignación a *Eo. proximus* son: (1) coraza compuesta por osteodermos con ornamentación en roseta simple, compuesta por una figura central de morfología circular rodeada de figuras periféricas de morfología poligonal que varían en número de 9 a 10. Los rasgos que lo diferencian del adulto son: (1) figuras centrales y periféricas cóncavas; (2) se observan tamaños de osteodermos más homogéneos conformando el fragmento de coraza dorsal de este individuo, sin embargo en los ejemplares adultos [MACN 4853 y MLP-PV 29-X-8-6] se aprecia una mayor discrepancia de tamaños entre los osteodermos que componen la porción anterior y posterior de la coraza dorsal; (3) el fémur presenta las epífisis proximal y distal con las suturas marcadas, mientras que en los adultos éstas suturas aparecen totalmente soldadas; (4) el tercer trocánter se encuentra menos extendido lateralmente y en una posición medial en la diáfisis, mientras en el adulto es más robusto y se encuentra emplazado en una posición más próxima a la epífisis distal; (5) ambos húmeros presentan dimensiones ligeramente menores a las del FMNH-P 14501 (ver tabla 12, capítulo 10); (6) el húmero CC-MUFCA 676 presenta una tuberosidad deltoidea con menor expansión lateral que el en el adulto [FMNH-P 14501] viendo reducida de esta manera la superficie de inserción del músculo deltoides, lo cual podría traducirse a un músculo deltoides menos voluminoso que el del adulto; (7) el tubo caudal únicamente ha preservado el extremo más distal, los osteodermos que lo componen se presentan pobremente suturados con mucha separación entre ellos; (8) la cara dorsal del tubo caudal presenta los osteodermos ornamentados con una figura central bien desarrollada y rodeada de figuras periféricas estrechas pero ya formadas, mientras los osteodermos que componen la cara ventral, los más próximos al ápice se presentan lisos y con un marcado punteado y los más proximales presentan figuras periféricas pero muy poco desarrolladas. Los rasgos descritos para los osteodermos que componen la coraza

dorsal y que lo diferencian de los individuos adultos permiten relacionarlo con el estado juvenil tardío.

El ejemplar MACN 5013 está representado por la porción anterolateral derecha de una coraza dorsal. Los caracteres que permiten su asignación a *Eo. proximus* son todos relativos a su ornamentación, la cual coincide inequívocamente con aquella descrita para esta especie. Por otro lado, los rasgos que lo diferencian del adulto son: (1) figuras centrales y periféricas cóncavas; (2) figuras centrales sobreelevadas con respecto a las periféricas; (3) dimensiones reducidas en comparación con la región homóloga de las corazas de los adultos. Estos rasgos permiten relacionarlo con el estado ontogenético juvenil tardío.

Con respecto a los atributos tafonómicos de MACN 5013, cabe destacar que ciertos osteodermos del espécimen exhiben una textura superficial fibrosa con intensidad variable regionalmente. En algunas áreas, se observan surcos de disposición radial tanto en las figuras centrales como periféricas, rasgo morfológico que guarda similitud con los osteodermos del espécimen MACN-Pv 8331. Si bien el agente causante de esta alteración superficial no puede ser inequívocamente determinado (e.g., meteorización, corrosión química, abrasión, etc.) debido a la falta de estudios comparativos en tejidos óseos de individuos juveniles, la distribución zonada de esta textura fibrosa en la coraza de este individuo sugiere su origen tafonómico. Por otro lado, esta porción de coraza presenta dos tipos de fracturación, el borde de fractura del lado posterior presenta una superficie irregular y cubierta de sedimento, indicando que tal vez se fracturó en una etapa previa a su enterramiento; por otro lado se aprecia otro subconjunto de fracturas, ésta vez de superficie lisa y trayectoria recta en sentido dorsoventral, atravesando incluso osteodermos, estas tienen el aspecto de haberse generado con el elemento ya litificado.

El ejemplar MACN 16531 consiste en una porción anterolateral de coraza dorsal cuya ornamentación permite su asignación a *Eosclerocalyptus proximus*. Una característica distintiva respecto a los adultos radica en la superficie cóncava de las figuras centrales, sugiriendo un estado ontogenético juvenil tardío. Cabe destacar que esta porción de coraza dorsal exhibe osteodermos con figuras periféricas de tamaño considerable en ciertas áreas, sugiriendo que el espécimen se encontraba en una etapa ontogenética juvenil pero avanzada con desarrollo de estas estructuras. No obstante, en la mayoría de los osteodermos, la definición de las figuras periféricas es deficiente, observándose incluso casos de desdibujamiento parcial con distribución zonal. En analogía con lo inferido para el espécimen MACN 5013, se postula que este fenómeno es atribuible a factores tafonómicos de naturaleza aún desconocida. Es relevante señalar que la textura superficial observada en este ejemplar difiere de la del MACN 5013, lo que implica la acción de procesos alterativos distintos en cada caso.

El ejemplar MCH-P 388 (Lámina XXVI:D) está representado por un fragmento occipital de cráneo, 25 fragmentos de coraza dorsal, 78 osteodermos aislados de coraza dorsal, 3 vértebras, 33 osteodermos de anillo caudal, 19 fragmentos de tubo caudal, además de varios fragmentos indeterminados, con caracteres que permiten su asignación a *Eo. proximus*. Los rasgos que lo diferencian del adulto son: (1) dimensiones mucho más reducidas que los adultos, en su caso alrededor a un 20% menos que el adulto de referencia, MACN 4853 (ver tabla 11 del capítulo 10); (2) figuras centrales cóncavas; (3) figura central sobreelevada respecto a las periféricas; (4) los osteodermos articulados se presentan pobremente suturados; (5) en la intersección entre los bordes de la figura central y las periféricas se aprecian forámenes de gran tamaño en relación con la superficie total del osteodermo; (6) todos los elementos óseos presentan una sutil textura fibrosa superficial diferente a la superficie de los de los adultos que presentan un tejido óseo de aspecto más compacto; (7) el fragmento occipital del cráneo muestra los contactos entre los huesos pobremente suturados; (8) la figura central de los osteodermos de los anillos caudales muestra unos “surcos” que no se observan en los adultos. Aplicando la clasificación de Zurita et al. (2011a), este ejemplar se clasifica en el estadio juvenil tardío.

Respecto a sus rasgos tafonómicos, el fragmento occipital del cráneo presenta marcas de raíces de plantas de grado bajo. Algunos fragmentos de coraza dorsal y osteodermos aislados presentan una textura fibrosa muy similar a la de MACN-Pv 8331 y MACN 5013, en la zona circundante a la figura central, mientras que en otros casos se aprecian de manera nítida figuras periféricas; por su semejanza al caso inequívoco del MACN 5013, es posible que esta textura fibrosa tan marcada se haya visto acentuada a causa de un proceso tafonómico desconocido. Las 3 vértebras se encuentran fracturadas habiendo conservado únicamente el cuerpo vertebral, las fracturas son transversales a las estructuras faltantes situándose en la base de las mismas y presentan una superficie de fractura de aserrado a recto.

MCH-P 396, está representado por numerosos osteodermos del anillo caudal y 2 vértebras caudales. Los rasgos que lo diferencian del adulto son: (1) pequeñas dimensiones que coinciden con las medidas en otros individuos juveniles referidos a esta misma especie; (2) las figuras centrales de los osteodermos de estos anillos caudales presentan los mismos “surcos” que los observados en el ejemplar MCH-P 388, no observable en los adultos; (3) presencia de grandes forámenes en las intersecciones entre los bordes de la figura central y las periféricas. Considerando que coincide en ambos aspectos con el MCH-P 388, es posible relacionarlo con un estadio ontogenético juvenil tardío.

MCH-P 399, consta de varios osteodermos con ornamentación que permite referir a *Eo. proximus*. Los rasgos que lo diferencian del adulto son: (1) dimensiones reducidas; (2) superficie expuesta

punteada; (3) figura central cóncava. Estos rasgos permiten relacionarlo con un estadio juvenil tardío.

El ejemplar MACN-Pv 8331 es el holotipo de *Lomaphorus corallinus* Rovereto, 1914; está representado por dos pequeños fragmentos de coraza, compuesto por osteodermos con una ornamentación en roseta particular. Constan de una figura central con el centro cóncavo, rodeada de un área con textura fibrosa radial. Si bien es evidente que la superficie de los osteodermos del ejemplar tipo de la especie *Lo. corallinus* está bastante alterada tafonómicamente, es importante señalar que en el osteodermo del holotipo donde se encuentra rotulado con letras rojas la sigla y la palabra “tipo” se aprecian claramente figuras periféricas, pudiendo contabilizar un total de 10, además éstas figuras presentan morfología poligonal; por su aspecto y su número corresponden con la definición de *Eo. proximus*. Las figuras centrales muestran un centro cóncavo de la misma manera y con el mismo grado de concavidad que los demás juveniles referidos a *Eo. proximus*, ya descritos en éste capítulo. Por otro lado, respecto a sus dimensiones, se han comparado con otros individuos tanto adultos como juveniles de *Eo. proximus* y coinciden estrechamente con las de la región anterior del espécimen juvenil MCH-P 388 y con los osteodermos de la región antero-inferior del adulto MACN 4853 (ver tabla 11 del capítulo 10). Estos rasgos permiten relacionarlo con el estadio juvenil tardío.

Cabe destacar que los siguientes materiales, referidos a *Lo. corallinus*, presentan las mismas características mencionadas para el holotipo; CC-MUFCA 440, 496, 649, 585, 625, 652; MLP-PV 29-X-10-11; 29-X-10-36; 29-X-10-42; 39-IV-25-6 y 39-IV-25-13.

Stromaphorus ameghini (Ameghino, 1889)

El ejemplar CCPCQ 03-DPA-Pv264 está representado por una coraza casi completa (a excepción de parte de la región dorsal y anterior) y el último anillo caudal asociado a la porción más proximal del tubo caudal. Este ejemplar muestra caracteres que permiten su asignación a la especie *S. ameghini*, incluyendo: (1) ornamentación en roseta simple con una gran figura central redondeada, rodeada de figuras periféricas también redondeadas de pequeñas dimensiones en comparación con la central; en el sector anterior las figuras periféricas son aún más pequeñas, rodeando la central hasta un total de 13, mientras en las porciones media y posterior aumentan de número y tamaño contándose en la porción media entre 15 a 17 y en la porción posterior hasta 20; (2) en la porción posterior las grandes figuras centrales son abultadas; (3) los osteodermos que componen la porción posterior cercana a la escotadura caudal se encuentran organizados en hileras igual que en el MLP-PV 29-X-10-2. Sin embargo, también muestra ciertos rasgos que lo diferencian de los adultos, algunas de las más relevantes son: (1) presenta dimensiones reducidas, aproximadamente un 16% menos que los adultos de referencia (ver tablas 19 y 20 del capítulo 10); (2) la presencia de depresiones en las figuras centrales de toda la coraza; (3) en la mitad

posterior las figuras centrales se encuentran separadas entre sí en sentido lateral por 2 filas de periféricas que rodean completamente cada una de las figuras centrales vecinas de la misma manera que en los adultos, mientras que en sentido anteroposterior presenta únicamente 1 o 2 filas incompletas adicionales, mientras que los adultos [MLP-PV 29-X-10-2 y FMNH-P 14439] pueden llegar a presentar bien definidas hasta 4.

Por último, para el análisis de anillos caudales se ha comparado con los individuos adultos FMNH-P 14414, 14439 y PVL 3267, mostrando varias características comunes: (1) cada anillo se encuentra compuesto por 2 hileras de osteodermos, la más distal presenta osteodermos de morfología más cuadrada, mientras los de la proximal son osteodermos rectangulares con el margen proximal carente de ornamentación y en forma de tecla para la articulación con el anillo previo; (2) las figuras centrales de los anillos caudales presentan una morfología redondeada, mientras que las figuras centrales de la porción más proximal del tubo caudal son ovaladas con el eje mayor en sentido anteroposterior; la comparación de este ejemplar con el tubo caudal del ejemplar adulto MLP-PV 29-X-8-1 muestra que en ese aspecto son idénticos; (3) las figuras periféricas en torno a las centrales son pequeñas, redondeadas y numerosas como en los adultos, contándose en número de 10 a 14.

Por otro lado presenta otras características diferentes respecto a los adultos: (1) los ejemplares adultos presentan de 3 a 4 filas de figuras periféricas entre la figura central de la hilera de osteodermos proximal y el borde de articulación con el anillo contiguo, mientras que el CCPCQ 03-DPA-Pv264 presenta únicamente 1 o 2, variando en función de la zona; (2) entre las figuras centrales en sentido lateral, median 2 filas de periféricas en los adultos, mientras que en este ejemplar se observa solamente 1 fila compartida, a excepción del lateral izquierdo donde entre 3 figuras centrales se habían empezado a desarrollar una segunda fila; (3) las figuras periféricas muestran una longitud anteroposterior proporcional a aquellas de los adultos, pero transversalmente son mucho más estrechas; (4) en vista ventral y lateral derecho de CCPCQ 03-DPA-Pv264, tanto en el caso del fragmento de tubo, como en los anillos, varias figuras centrales se encuentran en contacto unas con otras, apenas mediando entre ellas alguna figura accesorio muy estrecha; esto lo diferencia de los adultos donde en éstos sectores las figuras centrales se encuentran totalmente rodeadas por una fila completa de figuras periféricas. Estos rasgos permiten relacionarlo con el estadio juvenil tardío.

Respecto a sus atributos tafonómicos, esta coraza muestra una significativa deformación vertical dúctil en sentido dorsoventral habiéndose colapsado el área central dorsal; sin embargo, es importante señalar que preserva íntegro el relleno del interior de la coraza en las zonas incompletas, e incluso con las impresiones de la cara interna de los osteodermos de la región dorsal faltante, lo cual implica que la ruptura y posterior pérdida de las partes faltantes se

produjeron posteriormente al relleno de la coraza por sedimento y, al menos, la cementación del mismo; es decir post-enterramiento e incluso posiblemente ya durante la fase suléfica. Los dos anillos caudales presentan la superficie de los osteodermos bastante lisa y compacta en comparación con aquellos de la coraza; no se observan indicios de abrasión (grado 1); tampoco se observa fracturación ni deformación; se observan marcas de raíces de plantas de grado bajo en la cara ventral.

CC-MUFCA 673, se trata del holotipo de *Peiranoa bullifera* Castellanos 1946, el cual consta de tres fragmentos grandes de coraza de la región posterior, y otros fragmentos de coraza y porción proximal de tubo caudal y fragmentos del mismo tubo. Los osteodermos que componen los fragmentos de coraza preservados muestran una gran figura central abultada, rodeada de un espacio circundante que Castellanos (1946) denomina “orla”, donde en ocasiones se muestra una gruesa textura fibrosa en disposición radial y otras veces muestra un aspecto más liso, como habiéndose borrado cualquier vestigio de ornamentación previa; esta “orla” se emplaza precisamente en el lugar donde se sitúan las figuras periféricas en las especies con ornamentación en roseta. Para el análisis de este ejemplar se han comparado las mediciones que aporta Castellanos (1946 págs. 8 a 9, con mediciones de osteodermos del área posterior y media (por considerarlas homólogas) de los ejemplares CCPCQ 03-DPA-Pv264, FMNH-P 14439 y MLP-PV 29-X-10-2 (ver tabla 20 del capítulo 10); demostrando una similitud de sus medidas muy próximas al CCPCQ 03-DPA-Pv264. Por otro lado, las porciones preservadas del tubo caudal se muestran conformadas por osteodermos compuestos casi exclusivamente por una gran figura central con algo de espacio circundante pero muy reducido, de apenas unos pocos milímetros de anchura; estas figuras centrales muestran una morfología ovalada con el eje mayor dispuesto en sentido anteroposterior. El aspecto de la ornamentación de este ejemplar se trata del descrito en el carácter “b” del estadio juvenil tardío en la clasificación de Zurita et al. (2011a), permitiendo relacionarlo con esta etapa ontogenética.

Respecto a los caracteres tafonómicos de CC-MUFCA 673, los osteodermos de la coraza dorsal presentan en su superficie expuesta una marcada textura fibrosa, especialmente evidente en el área circundante a la figura central que podrían corresponder con alteración por meteorización; no se aprecian indicios de abrasión (grado 1); la fracturación de la coraza, observable en los bordes de los fragmentos preservados, se muestran con una superficie de fractura lisa, en la mayoría de los casos siguiendo el límite natural de los osteodermos, indicando que la fracturación se produjo con el resto ya fosilizado. Respecto a las porciones de tubo caudal, de la misma manera que los anillos caudales del CCPCQ 03-DPA-Pv264, se presenta compuesto por osteodermos con una superficie generalmente lisa y compacta; de la misma manera que aquellas de la figura caudal, las figuras centrales se encuentran rodeadas de un pequeño espacio circundante de textura rugosa radial, aunque cabe destacar que en algunos casos parece apreciarse entre las rugosidades

vestigios de pequeñas figuras periféricas alargadas en sentido anteroposterior, una vez más similares a las observadas en el CCPCQ 03-DPA-Pv264.

FMNH-P 14367 consiste en una coraza dorsal incompleta, que carece de los márgenes laterales y la región anterior se encuentra fragmentada en dos porciones. Esta coraza muestra varios caracteres que permiten su asignación a *S. ameghini*: (1) los osteodermos de la mitad posterior presentan una gran figura central, rodeada de más de 12 pequeñas figuras periféricas de morfología también redondeada; (2) las figuras centrales se encuentran separadas entre sí en sentido lateral por 2 filas de periféricas. Sin embargo, también muestra ciertos rasgos que lo diferencian de los adultos, como por ejemplo: (1) dimensiones reducidas en comparación con el adulto, en este caso entorno a un 40% más pequeño que las corazas FMNH-P 14439 y MLP-PV 29-X-10-2 (ver tabla 19 del capítulo 10); (2) la presencia de una concavidad en la parte central de las figuras centrales de los osteodermos, especialmente en aquellos de la mitad posterior de la coraza, cuyas figuras son más grandes; (3) las grandes figuras centrales no se presentan abultadas como en el caso del CCPCQ 03-DPA-Pv264 y de todos los ejemplares adultos analizados, a excepción de las figuras centrales de las últimas 3 o 4 hileras más próximas a la escotadura caudal que sí parecen presentar cierto grado de desarrollo vertical; (4) la fila completa en torno a la figura central se encuentra conformada por 13 a 16 figuras periféricas, a diferencia de los adultos y subadultos que suelen presentar de 17 a 20, los adultos incluso más, llegando en casos aislados a 22; (5) los osteodermos que componen el tercio posterior de la coraza poseen una fila completa de figuras periféricas, similar a los adultos; sin embargo, solo muestra 1 o 2 filas incompletas adicionales en sentido anteroposterior, mientras que los adultos pueden tener de 3 a 4 filas incompletas; (6) en la porción media de la coraza los adultos a veces presentan una fila incompleta adicional de periféricas (además de la primera fila completa) en sentido anteroposterior, este ejemplar apenas muestra figuras accesorias acompañando la primera fila completa; (7) los adultos presentan en la región postero-medial dorsal de la coraza una segunda fila de figuras periféricas completa entorno a la primera fila completa de figuras periféricas, ésta segunda fila completa puede llegar a estar conformada por hasta 27 periféricas; mientras que en éste ejemplar juvenil no se observa ninguna segunda fila de figuras periféricas completas en ningún sector de la coraza. Algunos de los rasgos observados permiten su clasificación en un estadio ontogenético juvenil tardío.

Respecto a los aspectos tafonómicos de FMNH-P 14367, la región posterior se encuentra bastante completa, sin embargo la región anterior se encuentra dividida en varios fragmentos. En general los osteodermos que componen la coraza dorsal presentan una textura superficial marcadamente punteada, en otros sectores parciales de la coraza dorsal algunos de los pequeños forámenes de este punteado se encuentran unidos entre sí, conformando una textura fibrosa; estos parches fibrosos tal vez hayan sido generados fruto de meteorización o por algún tipo de corrosión

química. No se aprecian indicios de abrasión (grado 1). La fracturación es de superficie recta y aserrada; presenta mineralización dispersa de un mineral pardo-rojizo; esta coraza ha sido reparada con dos productos artificiales, uno blanco y el otro marrón.

MCH-P 569, 6 fragmentos pequeños de coraza atribuibles a *S. ameghini*. Presentan algunos rasgos compatibles con un estadio ontogenético juvenil: (1) dimensiones reducidas; (2) superficie de los osteodermos marcadamente punteada; (3) suturas abiertas entre los osteodermos especialmente en la parte central del contacto entre ambos; (4) superficie ventral marcadamente cóncava. Respecto a los atributos tafonómicos, algunos osteodermos presentan impregnación mineral generalizada de un mineral de tonalidad muy oscura (posiblemente oxi-hidróxidos de manganeso) y otro mineral pardo oscuro a rojizo, (posiblemente óxidos de hierro) asociados a corrosión química de superficial a profunda.

El ejemplar PVL 3239, consistente en el extremo distal de un tubo caudal, presenta caracteres que permiten su asignación a *S. ameghini*, siendo los más relevantes: (1) ornamentación en roseta compuesta de grandes figuras centrales redondeadas y superficie lisa rodeadas de una única hilera completa de pequeñas figuras periféricas muy numerosas; (2) entre las dos grandes figuras terminales (T) que componen el extremo apical del tubo, en la cara dorsal y el borde apical presenta una hilera simple de figuras periféricas, mientras que en la cara ventral se observa un margen de contacto recto entre ambas figuras, de forma idéntica al ejemplar adulto [MLP-Pv 29-X-8-9]. Por otro lado los rasgos que lo diferencian del adulto son: (1) dimensiones menores que el tubo más estrecho de los adultos [MLP-Pv 29-X-8-9], con un DDVa de 47,80 mm, representando un ca. 37% menos que el adulto; (2) textura generalizada fibrosa y con numerosas pequeñas perforaciones, mucho menos compacta que la observada en los adultos; (3) en vista ventral en el extremo más apical y previo al margen de contacto recto entre dos grandes figuras terminales (T), presenta un único par de figuras de singular morfología, que no se han observado en ninguno de los adultos.

Ejemplares juveniles indeterminados

CC-MUFCA 727, tubo caudal incompleto, holotipo de *Urotherium simile* Castellanos (1948a). Los rasgos que lo diferencian del adulto son: (1) los osteodermos que componen el tubo caudal presentan morfología en montículos redondeados, en lugar de ser planos como en los adultos; (2) la superficie expuesta carece de ornamentación, pero presenta un marcado punteado; (3) se observa una gran separación entre los osteodermos con las superficies laterales lisas y por tanto careciendo totalmente de suturas entre ellos. Las características observadas en este ejemplar coinciden estrechamente con todas aquellas de la clasificación de Zurita et al. (2011a) propias de la etapa juvenil temprana.

CC-MUFCA 593, material referido a *U. simile* fragmento de rama horizontal mandibular derecha, osteodermos de escudete cefálico, varios fragmentos de coraza dorsal y gran cantidad de osteodermos aislados. Los rasgos que lo diferencian del adulto son: (1) los osteodermos que componen los fragmentos de coraza dorsal, de manera similar a aquellos que componen el fragmento de tubo caudal del holotipo de *U. simile*, presentan morfología en montículos redondeados, en lugar de ser planos como en las corazas de los individuos adultos; (2) la superficie expuesta de los osteodermos de la coraza dorsal carece de ornamentación, presentando un marcado punteado e incluso en algunos osteodermos textura rugosa (fibrosa) en disposición radial, siendo más frecuente en las zonas próximas a los bordes de los osteodermos; (3) de una manera muy similar a los osteodermos del CC-MUFCA 727, se presentan muy distantes unos de otros. Nuevamente las características observadas en éste ejemplar coinciden con aquellas de la etapa juvenil temprana de la clasificación de Zurita et al. (2011a).

6. FILOGENIA

6.1. Morfometría geométrica 2D

Se realizó un análisis de morfometría geométrica a partir de coordenadas de 29 landmarks y semilandmarks, extraídos de la vista lateral de mandíbulas de 16 especies de Glyptodontidae, un representante actual de Chlamyphoridae y de un Pampatheriidae. El análisis de componentes principales (ACP) reveló un total de 17 componentes, de cuales los dos primeros presentan valores propios y varianza estadísticamente significativos de acuerdo al modelo de análisis de bastón roto (“Broken stick”), ya que ambos componentes fueron los únicos en encontrarse por encima de la línea de “Broken stick” (Figura 16A y B), mostrando también mayor representatividad en la variedad de formas del conjunto analizado. El PC1 presenta un valor propio de 0,00924006, capturando el 60,385% de la varianza, y por tanto explica la mayor variabilidad morfológica de la muestra; mientras que el PC2 tiene un valor propio de 0,00245269 representando el 16,029% de la varianza. Se observan también otros componentes de menor rango, entre los que destacan el PC3 con un valor propio de 0,000876673, representando el 5,7292% de varianza; y el PC4 con valor propio de 0,000829185 y 5,4189% de varianza. Agrupados estos cuatro componentes explican un 87,5619% de la varianza total de la muestra.

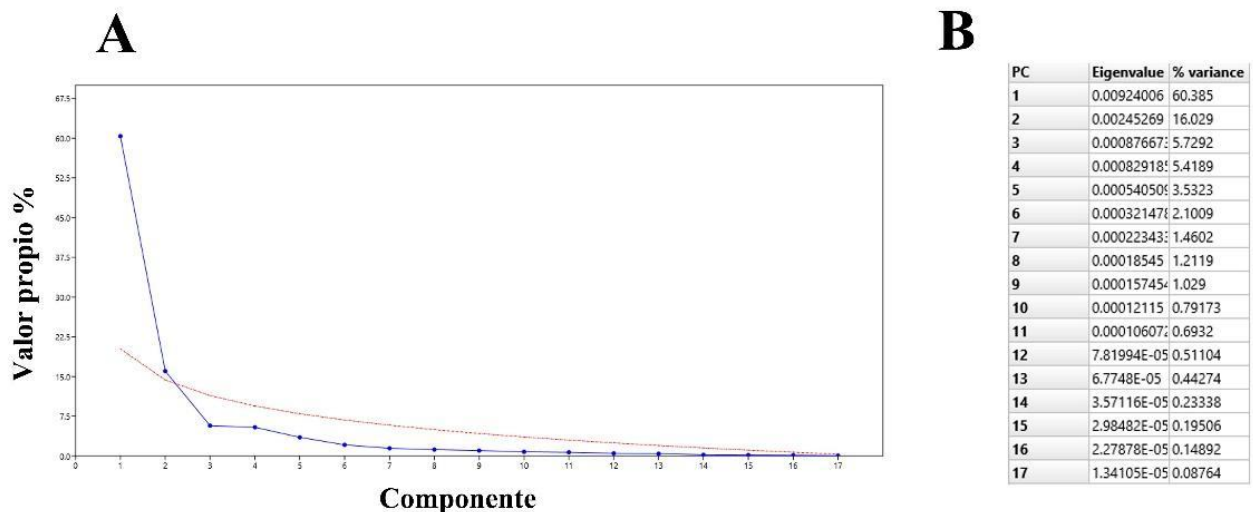


Figura 16. Análisis PCA. **A)** Resumen de valores de valor propio y porcentaje total de varianza de la muestra en base a cada componente principal (CP); **B)** gráfica del porcentaje del valor propio de cada CP, la línea roja expresa el “Broken stick” de los valores.

6.1.1. Análisis de los CP-/+ : mallas de deformación

La comprensión de la información reunida por cada componente principal requiere el análisis de las mallas de deformación obtenidas a lo largo del estudio de esta muestra, con el objeto de interpretar visualmente su significado (Figura 17). A través de su análisis comprobamos que el CP1 representa la variabilidad en la apertura en el ángulo conformado entre la rama ascendente y la rama horizontal de la mandíbula; los valores negativos (CP-) de este componente representan morfotipos de ángulos más cerrados ($<70^\circ$), mientras que los valores positivos (CP+) representan morfotipos de ángulos más abiertos ($>70^\circ$). El CP2 reúne información sobre la relación entre la longitud de la rama horizontal de la mandíbula con la variabilidad en el desarrollo dorso-ventral de la rama ascendente de la mandíbula; los valores negativos de este componente representa morfotipos con una reducción en la altura de la rama ascendente y un aumento en la longitud de la rama horizontal, y los valores positivos representan morfotipos con aumento de la altura de la rama ascendente y disminución de la longitud de la rama horizontal. El CP3 se relaciona con la variabilidad del cóndilo mandibular; los valores negativos de este componente representan morfotipos con acortamiento del cóndilo mandibular y una sínfisis mandibular más robusta, mientras que los valores positivos representan morfotipos con mayor altura del cóndilo mandibular y una sínfisis mandibular más grácil. Finalmente, el CP4 codifica la variabilidad morfológica de la escotadura mandibular; los valores negativos de este componente representan morfotipos con una escotadura mandibular de mayor tamaño y más abierta, junto con el aumento en el diámetro transversal del proceso coronoides, mientras que los valores positivos representan morfotipos con una escotadura mandibular de menor tamaño y la disminución en el diámetro transversal del proceso coronoides.

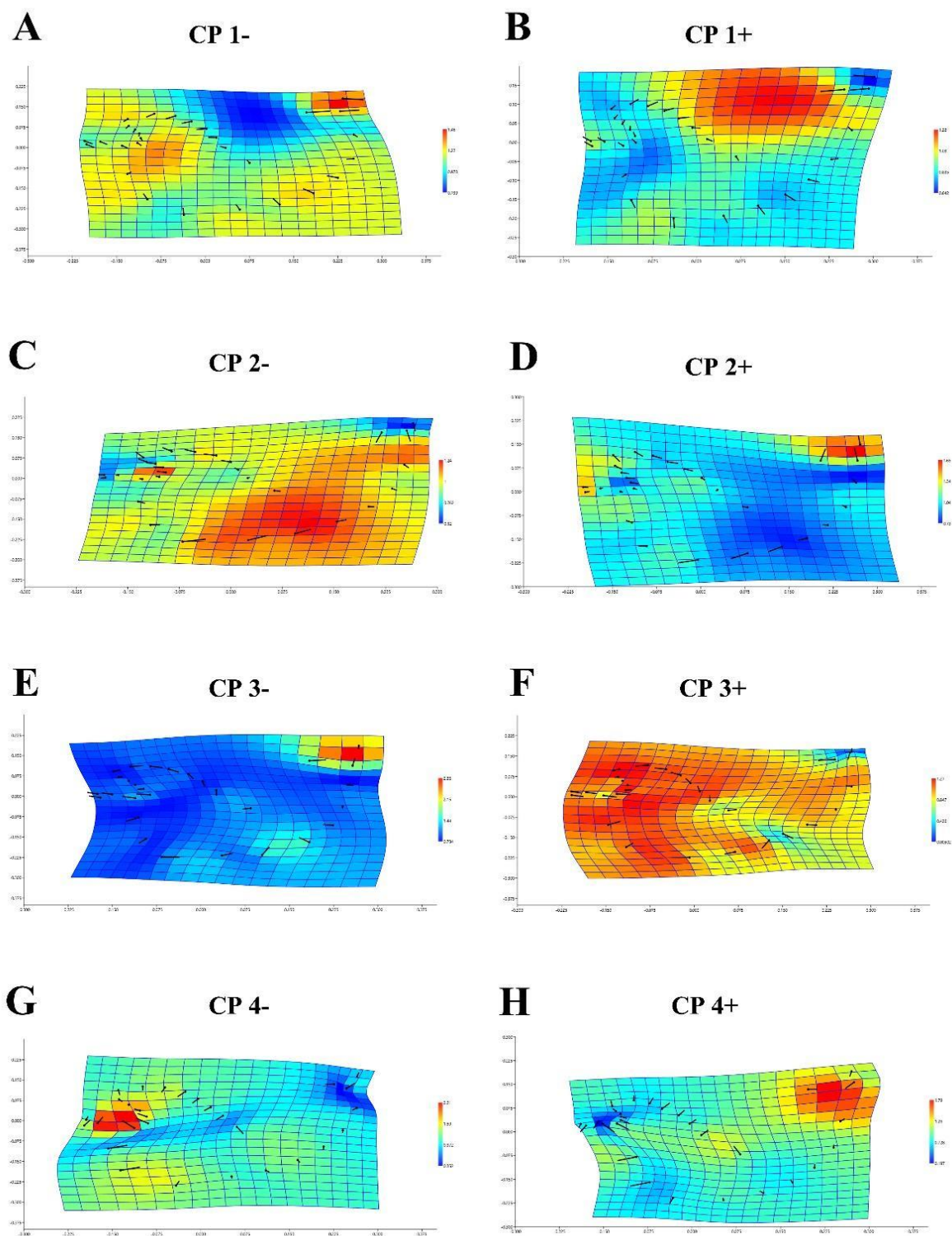


Figura 17. Mallas de deformación. **A)** deformación PC1-; **B)** deformación PC1+; **C)** deformación PC2-; **D)** deformación PC2+; **E)** deformación PC3-; **F)** deformación PC3+; **G)** deformación PC4-; **H)** deformación PC4+.

6.1.2. Análisis de los CPs: diagrama CP1/CP2

En un diagrama de dispersión en el que se enfrentan los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2) se observa una distribución significativa de taxones basada en la morfología mandibular (ver figura 18). En el eje CP1 (eje X del gráfico) se observa una clara segregación: Glyptodontidae se agrupa en valores negativos (por debajo de 0,10), mientras que Chlamyphoridae y Pampatheriidae se proyectan en valores positivos (por encima de 0,20). Esta distribución de los taxones se explica por la telescopización craneal, que influye directamente en el ángulo de cierre mandibular; un ángulo más agudo desplaza a los taxones hacia valores negativos del CP1, siendo más pronunciado en gliptodontes derivados. *Par. septentrionalis* Croft, Flynn y Wyss, 2007 actúa como un taxón intermedio entre Chlamyphoridae y Pampatheriidae, y la restante diversidad de los Glyptodontinae, posicionándose más cercano a estos últimos; se encuentra seguido cercanamente por *Eu. petesatus*, *Pro. australis* y *B. acostae*. En el eje CP2 (eje Y del gráfico), los Glyptodontinae ocupan valores negativos, caracterizados por mandíbulas bajas y ramas horizontales con gran diámetro antero-posterior. Los Hoplophorinae del Mioceno Tardío, con excepción de *E. solidus*, se encuentran en valores positivos, mostrando mandíbulas altas y ramas horizontales con menor diámetro antero-posterior. El Pampatheriidae *Pa. humboldtii* también se sitúa en valores positivos, mientras que el Chlamyphoridae *Eup. sexcintus* se encuentra en valores negativos, reflejando la variabilidad capturada por el CP2.

En consecuencia estos patrones definen cuatro morfoespacios: (1) ángulo de cierre mandibular menor a 70° y rama ascendente alta con rama horizontal corta (arriba a la izquierda), aglutina a los Hoplophorinae del Mioceno Tardío; (2) ángulo de cierre mandibular menor a 70° y rama ascendente baja con rama horizontal alargada (abajo a la izquierda), aglutina a los Glyptodontini; (3) ángulo mayor a 70° y rama ascendente alta con rama horizontal corta (arriba a la derecha), engloba en este análisis exclusivamente a *Pa. humboldtii* y *Par. septentrionalis*; y por último (4) ángulo mayor a 70° y rama ascendente baja con rama horizontal alargada (abajo a la derecha) contiene a las especies *Eup. sexcintus* y *B. acostae*, pero sin mostrar relación entre ellos. Los componentes principales 2, 3 y 4 posiblemente reflejan variaciones morfofuncionales con relevancia biomecánica en el contexto de la alimentación de estos taxones. No obstante, se requiere la implementación de análisis complementarios para validar y cuantificar las implicaciones de estas variables en la mecánica alimentaria.

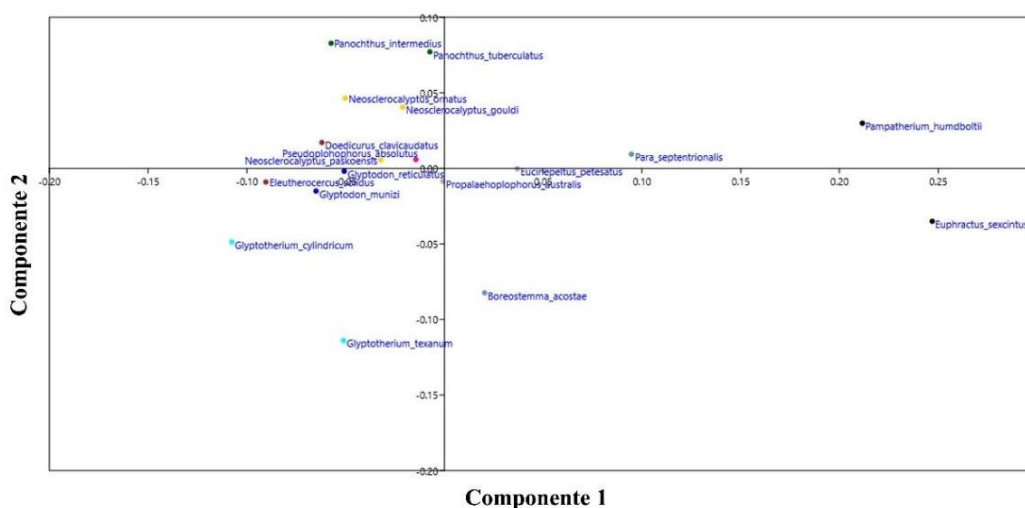


Figura 18. Diagrama de dispersión del CP1/CP2. Azul= Glyptodontinae; rojo= Doedicurini; amarillo= Neosclerocalyptus; verde= Panochthus; gris= Burdigaliense; turquesa = Paraplopalahe septentrionalis; negro= otras Familias.

6.2. Análisis filogenético

El presente análisis tiene como objetivo la reconstrucción de las relaciones filogenéticas de las especies *Eleutherocercus solidus*; *Eosclerocalyptus proximus*; *Stromaphorus ameghini* y *Glyptodontidium tuberifer*. Considerando tanto los excelentes resultados del análisis de morfometría geométrica anterior (especialmente el ACP) y los resultados que ya se vislumbraron en las contribuciones Núñez-Blasco et al. (2021b y 2024a), se incorporaron los datos de la morfometría geométrica de las mandíbulas en vista lateral en el análisis filogenético como un carácter adicional (carácter 0) a la matriz, transformándola a una matriz de datos mixta.

Para la realización de este estudio se han tomado dos taxones como grupo externo (*Eu. sexcintus* y *Pa. humboldtii*), con el empleo del Chlamyphoridae *Eu. sexcintus* para el enraizamiento de los árboles obtenidos. En filogenia se entiende por grupo externo (outgroup) a un taxón o grupo de taxones que están filogenéticamente fuera del grupo de organismos en sean el foco principal del estudio (grupo interno o ingroup) y que se emplean en el análisis para definir inequívocamente la monofilia del grupo interno, además de para enraizar el árbol e inferir la “dirección” del cambio evolutivo en los caracteres del grupo interno. Si bien el uso de un único taxón como grupo externo es la práctica más extendida en análisis cladísticos simples, la inclusión de dos o más taxones es completamente viable y, en ciertas circunstancias, necesario. Esta estrategia se vuelve particularmente relevante cuando se persigue un incremento en la polarización de los caracteres, buscando un análisis más detallado de las plesiomorfias del grupo externo y una definición nítida de la monofilia del grupo interno a través de la identificación de sus autapomorfías (Maddison et al., 1984; Willey et al., 1991; Nixon y Carpenter, 1993).

Dentro del grupo en estudio, los Doedicurini incluyen ciertos taxones que no han sido considerados en este análisis debido a la naturaleza fragmentaria de los restos que las representan. Algunas de las especies incluidas en esta tribu que no han sido consideradas en la filogenia son *Castellanosia establei* Kraglievich, 1932; *Ca. excavata* Castellanos, 1940; *Comaphorus concisus* Ameghino 1886; *Daedicuroides egui* (Ameghino, 1891); *Eleutherocercus setifer* Koken, 1888; *E. vilardeboi* Kraglievich, 1932; *Palaeodaedicurus antiquus* Castellanos 1927; *Pal. catalanoi* Castellanos, 1940; *Pal. pasottii* Castellanos, 1940; *Plaxhaplus canaliculatus* Ameghino, 1884; *Prodaedicurus devincenzii* Castellanos, 1927; *Pro. wylerae* Castellanos 1951; *Xiphuroides uquiensis* Castellanos, 1927. En futuros análisis sería interesante incluirlas, si se llegara a recuperar más material referible a los taxones mencionados, para caracterizar de forma más detallada esta tribu.

6.2.1. Resultados del análisis filogenético de la matriz mixta

El análisis realizado ha resultado en dos árboles más parsimoniosos (MPT, en inglés “most parsimonious tree”) que solo difieren en la ubicación de los “Palaeohoplophorini”. Ambos árboles presentan una longitud (L) de 184,019 pasos, un CI de 0,821 y un RI de 9,21. El consenso estricto muestra un tercer árbol con una longitud de 184,020 pasos, con un CI de 0,821 y un RI de 0,921 (ver Figura 19). Debido a la baja disparidad observada en la topología de los árboles obtenidos, se ha decidido emplear el árbol de consenso como base para la descripción que se presenta a continuación (ver Figura 21).

Los Glyptodontidae se agrupan en base de las sinapomorfías 25:1, 26:0, 30:0, 34:1 y 52:1, relacionadas con la presencia de la superficie oclusal plana en todos los Mf, ausencia de dentición premaxilar, morfología de la dentición en vista oclusal bilobada y trilobada, trilobulación de los Mf4 a Mf8 y ausencia de bandas móviles en la coraza dorsal. Este clado presenta un soporte Jackknife de 88, Bremer absoluto de 1,16 y relativo de 66.



Figura 19. Todos los árboles del análisis filogenético. **A)** árbol 0; **B)** árbol 1; **C)** árbol de consenso estricto, L: longitud del árbol en pasos, CI: índice de consistencia, CR: índice de retención.

La especie *Par. septentrionalis* Croft et al., 2007 se sitúa como el taxón hermano del resto de la diversidad de Glyptodontidae; esta posición está sustentada por las sinapomorfías 30:0 relacionado con la trilobulación de los Mf4-8; 34:1 que se refiere a la morfología de la dentición en vista oclusal bilobada y trilobada y el carácter 52: 1 que codifica la ausencia de bandas móviles en la coraza dorsal. Por otro lado, la posición plesiomórfica (una de las más basales en el cladograma) viene determinada por otros caracteres cuyos estados comparte con *Eu. sexcintus* y *Pa. humboldtii*, este es el caso de los caracteres 31 cuyo estado 1 implica un ángulo eje mayor de la rama horizontal mandibular y el eje mayor de la rama ascendente mayor o igual a 90°, a diferencia del resto de los Glyptodontidae codificados con el estado 0 (ángulo menor a 90°); el carácter 32 estado 1, que se refiere a la relación menor al 10% entre la porción anterior edentada de la mandíbula y la longitud total, y por el análisis de morfometría geométrica; éstas características basales y su posición en el árbol coincide con la propuesta de Croft et al. (2007), los cuales ya habían señalado los caracteres plesiomórficos que muestra esta especie, especialmente en lo referente a su ornamentación.

La restante diversidad de Glyptodontidae se agrupa en dos grandes subfamilias: Glyptodontinae y Hoplophorinae.

La subfamilia Glyptodontinae (nodo A), se encuentra soportada por 5 sinapomorfías; el eje labiolingual del Mf1 es menor que el 75% del eje anteroposterior [28:0]; el tercer trocánter se extiende lateralmente más allá del punto externo del trocánter mayor [47:0]; los osteodermos marginales de la escotadura caudal presentan una serie de figuras periféricas en la región proximal [69:1]; los anillos caudales presentan una serie distal de osteodermos de morfología tubercular [74:2] y la armadura caudal compuesta por anillos y un tubérculo terminal [76:1]. Dentro de esta subfamilia, Cuadrelli (2020) identificó las tribus Boreostemmini y Glyptodontini (subdividiendo ésta última en dos subtribus Glyptotheriina y Glyptodontina). Cabe destacar que en este análisis, *Glyptodontidium tuberifer* se sitúa como taxón hermano de Glyptodontini, con las sinapomorfías 56:1, osteodermos del margen del caparazón dorsal modificados en un tubérculo y 71:2, porcentaje ocupado por la figura central en relación al total de la superficie del osteoderma próximo a la escotadura caudal mayor al 80%. Por otro lado *Gly. tuberifer* se encuentra caracterizado por presentar la superficie expuesta de los osteodermos de la región posterior de la coraza dorsal cóncava, diferente de la del género *Stromaphorus* que es más acusada (ampollada) [autapomorfía 65:1], diferenciándolo de la mencionada tribu. Desconocemos hasta la fecha cómo es el húmero de *Gly. tuberifer*, y considerando que el género *Boreostemma* presenta foramen entepicondilar, la ausencia de éste foramen se considera una sinapomorfía de Glyptodontini [44:0].

A su vez, dentro de la subfamilia Hoplophorinae se han identificado cinco tribus: Propalaehoplophorini (= Propalaehoplophorinae *sensu* Ameghino 1891c); Plohophorini Castellanos, 1932, Doedicurini Trouessart, 1897, Neosclerocalyptini (Paula Couto, 1957) y Hoplophorini (Huxley, 1864). La monofilia de los Hoplophorinae está sustentada en las sinapomorfías: escudete cefálico no constituido exclusivamente por pequeños osteodermos [35:0]; figuras periféricas en la superficie expuesta de la serie distal de los osteodermos que componen los anillos caudales [75:1] y ausencia de una armadura caudal compuesta por anillos y un tubérculo terminal [76:0].

La tribu Propalaehoplophorini (nodo B) se encuentra soportada por 2 sinapomorfías, relacionadas con el número de molariformes que exhiben trilobulación [27:3] y la porción de anillos caudales representando alrededor del 90% de longitud total de la armadura caudal [78:1]. En este clado, *Eu. petesatus* se posiciona como el taxón hermano del grupo conformado por *Pro. australis* + *C. muricatus*, apoyado por las sinapomorfías ambiguas relacionadas con el escudo cefálico, por ejemplo la adquisición de figuras periféricas [36:1] y la presencia de una única fila de figuras periféricas rodeando la figura central [38:1]. Esta tribu presenta un soporte Jackknife de 37, Bremer absoluto de 1 y relativo de 50.

En los dos árboles obtenidos en primera instancia, las especies *Palaehoplophorus meridionalis* y *Palaehoplophoroides rothi* se posicionan entre la tribu Propalaehoplophorini y la especie *Kelenkura castroi*, pero sin una resolución clara sobre cuál de las dos especies retiene los rasgos más plesiomórficos. Esta incertidumbre resulta en una politomía en el árbol de consenso. A pesar de su relevancia para la organización basal de la subfamilia Hoplophorinae, ambas especies están pobremente caracterizadas, con materiales fragmentarios que dificultan una mejor resolución de la politomía. Se espera que el descubrimiento de nuevos y más completos restos fósiles permita esclarecer con el tiempo su posición filogenética precisa.

K. castroi se encuentra como el taxón hermano del resto de gliptodontes del Neógeno Tardío y el Cuaternario, en concordancia con la propuesta de Barasoain et al. (2022a); esta relación está respaldada por tres sinapomorfías relacionadas con el tubo caudal: presencia de figuras centrales y un patrón de roseta en la región dorsal [83:1, 87:1], cuatro o menos figuras laterales lisas en los laterales del tubo caudal [89: 1].

La tribu Plohophorini (nodo C) se encuentra sustentada por una sinapomorfía craneana ambigua 42:0 que codifica a un escudete cefálico con presencia de un osteodermo principal A constituido por 4 osteodermos pretéritos, rasgo que comparte con *Eu. petesatus* y *Eo. proximus*; y las sinapomorfías de la coraza 59:1, ornamentation en roseta de los osteodermos que componen la región dorsal de la coraza dorsal con hasta 2 filas por osteodermo, siendo la segunda fila incompleta; y 63:1, figuras periféricas con morfología circular. Plohophorini incluye al género

Pseudoplohophorus como grupo hermano de *Stromaphorus* + *Plohophorus*. Dentro de esta tribu el género *Stromaphorus* se posiciona como grupo hermano del género *Plohophorus* (compuesto por *Pl. figuratus* + *Pl. avellaneda*), a través de las sinapomorfías [15:2], proyección del plano del foramen infraorbitario con respecto a la hilera de molariformes coincidente con el Mf3 y [66:2] patrón de roseta con más de una fila, la segunda fila en adelante incompleta. *Stromaphorus* a su vez presenta las autapomorfías [55:0], ausencia de figuras periféricas en la primera fila de osteodermos que constituyen la muesca cefálica; [65:2], superficie expuesta de los osteodermos de la región posterior de la coraza dorsal ampollada; [67:4], más de 15 figuras periféricas en la primera fila de la región posterior del caparazón dorsal y 69:2], osteodermos marginales de la escotadura caudal con dos a cuatro series de figuras periféricas; que definen la unión entre *S. ameghini* y *S. trouessarti*. Esta tribu presenta un soporte Jackknife de 96, Bremer absoluto de 3 y relativo de 66, mientras que el género *Stromaphorus* presenta un soporte Jackknife de 95, Bremer absoluto de 2 y relativo de 66.

Por otro lado, la tribu Doedicurini (nodo D) aparece como el grupo hermano del conjunto conformado por *Eosclerocalyptus* + (Neosclerocalyptini + Hoplophorini). Doedicurini es una de las más sólidas del análisis, en tanto se encuentra sostenida por varias sinapomorfías; tres relacionadas con el cráneo, el ángulo entre el margen posterior de la escotadura orbitaria y el plano palatal es próximo a 90° [20:1]; el paladar presenta un aumento en el diámetro transversal en ambos extremos [24:2]; el diámetro anteroposterior del Mf1 es menor que el 50% del diámetro anteroposterior del Mf2 [29:1]. Por otro lado, ocho se encuentran relacionadas con la coraza; en concreto con la ausencia de ornamentación en los osteodermos que componen la coraza dorsal [55:3, 57:0, 65:3, 66:0, 67:0, 69:4, 71:3], osteodermos de la coraza dorsal sin surcos y con el margen del osteodermo interdigitado [60:2]. Finalmente, cinco se refieren a la armadura caudal, la sección transversal del tercio distal del tubo caudal es dorsoventralmente aplanado.[80:1], de forma ambigua con Hoploporini; estructuras de inserción cóncavas en los laterales y región apical del tubo caudal [89:3, 91:2, 92:1, 94:1]. Doedicurini presenta un soporte Jackknife de 100, Bremer absoluto de 4 y relativo de 100. La especie pleistocena *Doedicurus clavicaudatus* se sitúa como taxón hermano del género *Eleutherocercus*. Dentro de este género, las especies *Eleutherocercus solidus* y *E. antiquus* se encuentran agrupadas por cuatro sinapomorfías craneales; la morfología de la región frontoparietal con una superficie convexa [1:1]; un perfil dorsal del cráneo en vista lateral con el hueso nasal tangente al frontoparietal [16:0] sinapomorfía ambigua que comparte con el género *Panochthus*; en vista lateral no se aprecia un ángulo definido entre la región nasofrontal y la región parietal, a nivel de la escotadura orbitaria [17:0]; en vista dorsal, la barra postorbital forma un ángulo cercano a 90° respecto al plano sagital [33:1]. Tres sinapomorfías relacionadas con la coraza dorsal, la región posterior de la coraza dorsal presenta una característica estructura glandular hipertrofiada en forma de domo [61:1], presencia de unos

pequeños forámenes con distribución homogénea a lo largo de la superficie expuesta de los osteodermos de la coraza dorsal, a diferencia de *Doedicurus* que solo presenta forámenes de gran tamaño [62:1] y la ornamentación de la coraza dorsal en comparación con la ornamentación de la armadura caudal es diferente [73:0]. Por último respecto al tubo caudal se observa la ausencia de figuras accesorias entre las filas dos y tres de los osteodermos en la región próximo-ventral del tubo caudal [98:2].

Las especies *Eosclerocalyptus proximus* y *Eo. tapinocephalus* se encuentran agrupadas por las sinapomorfías 22:2, la morfología del área dorsal localizada por delante de los orbitales es sub rectangular; 41:1, el margen rugoso de cada osteodermo del escudete cefálico muestra dos hileras de forámenes y 43:0, en el osteodermo A del escudete cefálico, el eje anteroposterior es mayor que el eje lateral; y la sinapomorfía ambigua 86:1, relacionada con los osteodermos de la porción distal del tubo caudal con patrón en roseta con la hilera de figuras periféricas alrededor de la central poco desarrollada, no rodeando completamente las figuras centrales, que comparte con *Kelenkura castroi*. Si bien el género *Eosclerocalyptus* no se posicionó dentro de ninguna de las tribus definidas en este análisis, aparece en la topología del árbol como taxón hermano del grupo constituido por las tribus Neosclerocalyptini + Hoplophorini, con las sinapomorfías 64:2, más de 9 figuras periféricas de los osteodermos de la coraza dorsal con morfología poligonal y 90: 2 y 4, presencia de figuras periféricas rodeando los márgenes dorsal y ventral de las figuras laterales principales del tubo caudal.

Cabe destacar que existe una relación de grupos hermanos entre las tribus Neosclerocalyptini y Hoplophorini, fundamentada principalmente por sinapomorfías craneales, tales como adquisición de neummatización del área rostral del cráneo [4:1]; el diámetro anteroposterior del Mf1 es mayor que el 50% del diámetro anteroposterior del Mf2 [29:2], ambiguo con Glyptodontinae y Propalaehoplophorini. Respecto al escudete cefálico se aprecian características importantes como la adquisición de figuras periféricas en el escudo cefálico [36: 1], estado que también se observa en *Pa. humboldtii*, *B. acostae*, *Pro. australis* y *C. muricatus* pero siendo más numerosas y pequeñas en el caso de Neosclerocalyptini y Hoplophorini. Por último y siendo la característica más relevante de esta agrupación, la adquisición de más de una fila de figuras periféricas en el escudo cefálico [38:1], éste rasgo únicamente se presenta en éstas dos tribus, alcanzando su máxima expresión en el caso del género *Panochthus* en los que se aprecian de 3 filas o más.

La tribu Neosclerocalyptini (nodo E) está respaldada por cinco sinapomorfías craneales correspondientes a la adquisición de cartílagos nasales osificados [5:1, 8:1 y 2], la presencia de un surco en “V” que separa el área nasal modificada del resto del cráneo [9:1], el borde ventral de la escotadura orbitaria que coincide con el 50% del diámetro dorsoventral de los cartílagos nasales osificados [12:1], la distancia entre el foramen infraorbital y el margen labial del Mf3

igual o mayor que el diámetro anteroposterior del Mf1-Mf2 [14:1], y la presencia de un escudo cefálico con contorno sub-rectangular [37:1]. A esto se suman tres sinapomorfías de la coraza dorsal, relacionadas con su morfología en vista lateral [50:0 y 51:3], y la adquisición de una expansión anterolateral en la región de la escotadura cefálica [53:1]. Este grupo presenta un soporte Jackknife de 100, Bremer absoluto de 4? y relativo de 100. Por último, la tribu Hoplophorini (nodo F) agrupa los géneros *Hoplophorus* + (*Nopachtus* + (*Propanochthus* + *Panochthus*)) y se encuentra soportada por cinco sinapomorfías. La primera se refiere a la adquisición de un contorno sigmoideo en el borde anterolateral de las aberturas nasales [21:1]; las otras cuatro se encuentran directamente relacionadas con la armadura caudal; presentan un contorno transversal del tercio distal del tubo caudal dorsoventralmente aplanado [80:1] de forma ambigua con Doedicurini, la adquisición de estructuras de inserción convexas en las figuras laterales del tubo caudal [89:2], un número creciente de filas de figuras periféricas alrededor de las figuras laterales principales [90:4], y la adquisición de depresiones con área central convexa en la región distal del tubo caudal [93:1]. Esta tribu presenta un soporte Jackknife de 81, Bremer absoluto de 4 y relativo de 80.

6.2.2. Análisis del carácter 0

Adicionalmente al análisis de la matriz mixta, se llevó a cabo un análisis de morfometría filogenética univariante del carácter 0 utilizando el software TNT, con el fin de mapear con mayor detalle su comportamiento. El análisis de este carácter de manera individual resultó en un único árbol, cuya topología mostró similitudes generales con el árbol derivado de la matriz combinada, pero también discrepancias en ciertas relaciones específicas (ver Figura 20). A continuación se detallan las agrupaciones taxonómicas más significativas en el árbol, generadas a partir del análisis morfométrico independiente.

Par. septentrionalis, que se ubicó en la posición más basal de todos los Glyptodontidae considerados en el análisis, como el taxón hermano del grupo conformado por las dos subespecies Glyptodontinae + Hoplophorinae. Esto se atribuye principalmente al ángulo de 90° formado por las ramas mandibulares horizontal y ascendente en *Par. septentrionalis*. Esta morfología representa una condición claramente plesiomórfica, intermedia entre la de Dasypodidae o Pamphathiidae (los cuales presentan un ángulo superior a 90°) y el resto de la diversidad de Glyptodontidae; con un soporte Jackknife de 100 medido independientemente de los caracteres convencionales. Este resultado, junto con caracteres convencionales mencionados anteriormente han afianzado sólidamente a este taxón en dicha posición.

Propalaehoplophorini. Fueron agrupados por su afinidad morfológica; no fué posible incluir material de *C. muricatus*, así que éste grupo únicamente contó con la representación de *Eu. petesatus* y *Pro. australis* en este análisis. Si bien ambas especies corresponden a la misma edad (Burdigaliense; Mioceno Temprano), la morfometría geométrica ha jugado un rol importante configurando las relaciones entre estas dos especies, situando a *Eu. petesatus* como la especie hermana de la restante diversidad, tanto en éste análisis como dentro del clado de Propalaehoplophorini en el análisis de la matriz mixta. En este análisis independiente, *Eu. petesatus* situado entre *Par. septentrionalis* y *Pro. australis*, presenta el ángulo de apertura mandibular mayor a 90°, mostrando un valor Jackknife de 100, mientras que la mandíbula de *Pro. australis*, situada entre *Eu. petesatus* y el grupo formado por los demás Glyptodontidae, además de presentar el ángulo de apertura mandibular mayor a 90°, le suma una rama ascendente más robusta que las formas más pleomórficas, este nodo se encuentra soportado por un valor Jackknife de 93.

Glyptotherium + Boreostemma. A diferencia de la otra especie de *Glyptotherium*, *Gl. texanum* aparece junto con *B. acostae*. Las características principales que comparten son la modificación de la morfología de la sínfisis mandibular y la apertura de la escotadura mandibular. Esta agrupación presenta un soporte Jackknife de 21, medido independientemente de los caracteres convencionales.

Ps. absolutus. Representa a los Plohophorini en este análisis; se recuperó como el taxón hermano del grupo conformado por [(*Neosclerocalyptus* + *Panochthus*) + (Glyptodontini + Doedicurini)]. Su mandíbula presenta una morfología intermedia entre la diversidad morfológica de los Glyptodontidae burdigalienses con rasgos más plesiomórficos y los Glyptodontidae pliocenos-cuaternarios, con rasgos apomórficos. Este nodo presenta un soporte Jackknife de 29, medido independientemente de los caracteres convencionales.

Neosclerocalyptus + Panochthus. Las especies del género *Neosclerocalyptus* incluidas en este análisis se ordenan de manera inversa a su distribución cronoestratigráfica. La especie más reciente, *N. paskoensis* (0,128-0,0085 Ma), se posiciona en la base del clado, mientras que la especie más antigua, *N. ornatus* (1,8-0,4 Ma), se agrupa junto al clado de *Panochthus*. La afinidad morfológica entre *N. ornatus* y el grupo de los *Panochthus*, relación evidenciada también en el análisis de la matriz mixta, sugiere una proximidad morfológica al ancestro común de ambos clados. Las características compartidas más relevantes se centran en la elongación de la rama ascendente de la mandíbula, especialmente en las regiones del proceso coronoides y cóndilo mandibular. Toda esta agrupación se encuentra soportada por un valor Jackknife de 60.

Glyptodontini + Doedicurini. Este análisis independiente de morfometría filogenética sitúa al género *Glyptodon* como grupo hermano de la tribu Doedicurini, basándose en el mayor grado de

hipsodoncia observado en estas entidades paleobiológicas, a diferencia del resto de los Glyptodontidae analizados. Esta agrupación presenta un soporte Jackknife de 6 medido independientemente de los caracteres convencionales. Si bien análisis previos (Fernicola 2008; Fernicola y Porpino 2012; Fernicola et al., 2018) han propuesto una agrupación similar, esta congruencia podría ser engañosa, ya que esta relación parece manifestarse, fundamentalmente, cuando se utilizan datos craneales de forma exclusiva o se les otorga mayor ponderación en el análisis. Por otro lado, esta agrupación difiere de las topologías de los árboles obtenidos a partir de la matriz mixta completa. Por tanto, en este caso particular, la similitud observada en las mandíbulas podría representar un caso de homoplasia, posiblemente relacionada con adaptaciones a dietas similares u otros factores extrínsecos, más que una relación filogenética directa. El hecho de que *Gl. cylindricum* (biocrón 0,24-0,011) se agrupe con especies de edades más próximas, compartiendo una vegetación para la dieta y condiciones climáticas generales similares (Stromberg y McInerney, 2011; Westerhold et al., 2020), en lugar de agruparse con *Gl. texanum* (biocrón 4,9-0,24 Ma), que habitó en condiciones ambientales diferentes por ser más antiguo, refuerza la hipótesis de homoplasia. El bajo soporte obtenido en éste nodo (<10%) refuerza la hipótesis de homoplasia.

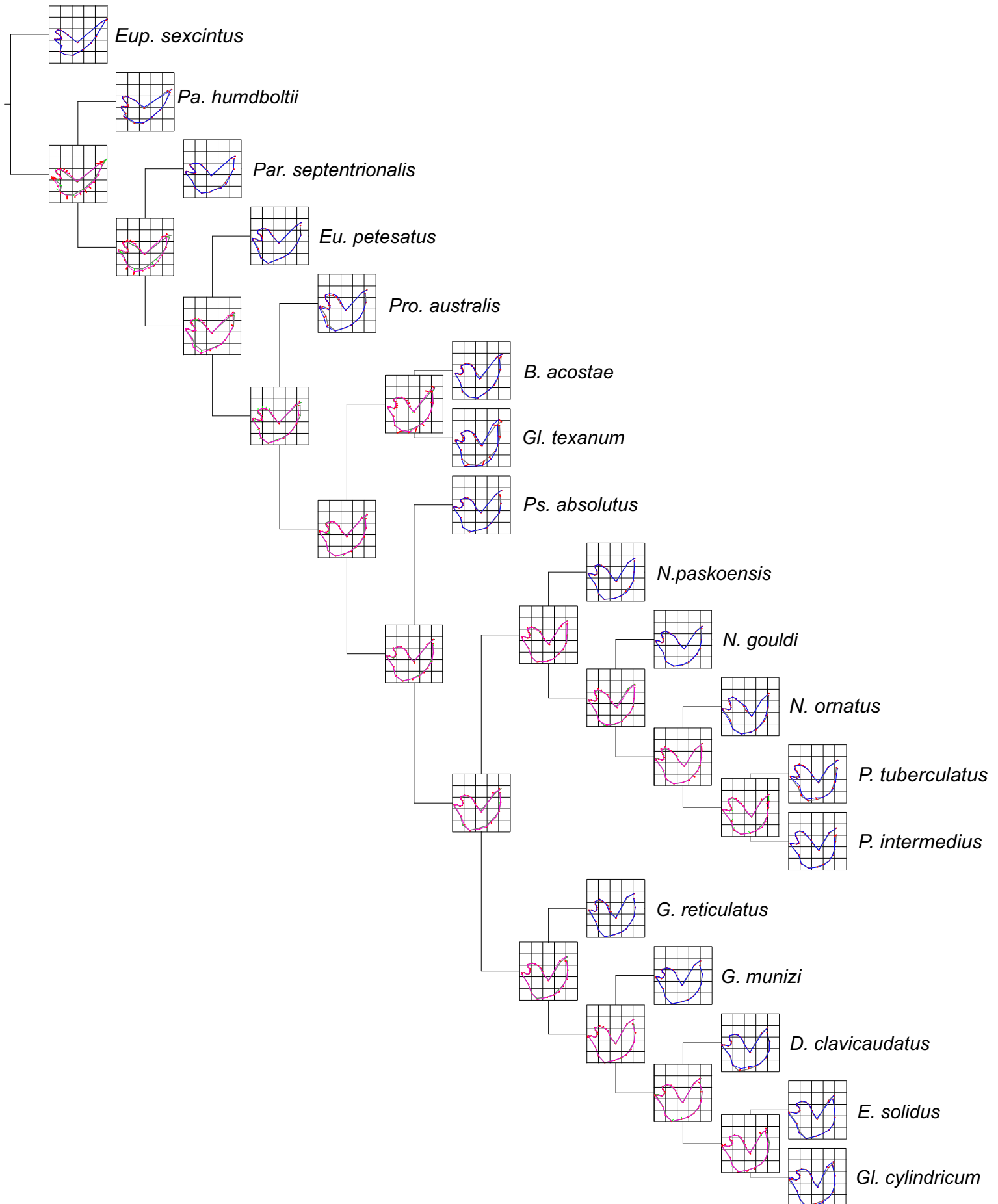


Figura 20. Análisis filogenético individualizado del carácter 0. Azul representan dibujos de las mandíbulas reales empleadas en el análisis. Gris representa la mandíbula del individuo inmediatamente más plesiomórfico. Rosa representa las reconstrucciones de los ancestros hipotéticos en cada nodo. Los vectores rojos indican las discrepancias con la mandíbula de su ancestro (=apomorfías). Los vectores en verde indican las discrepancias con la mandíbula de su descendiente.

6.2.3. Respecto a la calibración del árbol con R

El árbol de consenso estricto derivado de los dos árboles más parsimoniosos (MPT) fue sometido a calibración temporal en función de la Carta Cronoestratigráfica Internacional (Cohen et al., 2020) utilizando la información disponible del registro fósil, es decir, los biocrones estimados para cada taxón. El propósito es estimar los tiempos de divergencia en los diferentes clados reconocidos y la estimación de posibles rangos fantasma (ver Figura 21 y Anexo 3).

La edad estimada de la raíz del árbol es de 20 Ma, durante el Burdigaliense (Mioceno Temprano), mientras que el origen de todo el linaje de los Glyptodontidae se establece en este análisis a la edad de 19,9 Ma. El nodo basal de la subfamilia Glyptodontinae se encuentra situado en una antigüedad de ca. 17,8 Ma, correspondiente también al Burdigaliense. La tribu Boreostemmini presenta la estimación de su divergencia a los 15,8 Ma. Glyptodontini, por su parte, exhibe una divergencia más reciente, estimada en 6 Ma, durante la edad Zancliense (Plioceno Temprano). La aparición de la subtribu Glyptotheriina se estima poco después, en torno a los 5,1 Ma; mientras que Glyptodontina surge aproximadamente a los 3,8 Ma en el Zancliense (Plioceno Temprano). En este contexto los registros de *Gly. tuberifer*, aunque escasos, permiten estimar actualmente un intervalo de mayor certidumbre de 5,59 a ca 4 Ma para la especie; la calibración del árbol filogenético indica que el linaje que contiene a este taxón probablemente se originó hace aproximadamente 12,5 Ma, durante el Serravalliense (Mioceno Medio). Esta discrepancia sugiere la existencia de un linaje fantasma de aproximadamente 6,91 Ma (12,5 Ma a 5,59 Ma), periodo durante el cual se infiere la presencia del linaje, aunque sin evidencia fósil directa hasta la fecha.

Por otro lado, al nodo que agrupa a la subfamilia Hoplophorinae se le estima una edad de 19,6 Ma, surgiendo también en el Burdigaliense (Mioceno Temprano). Dentro de su diversidad, en primer lugar, habría divergido la tribu Propalaehoplophorini (nodo B), apareciendo posiblemente en torno a 19,4 o 19,3 Ma. Por su parte el origen de la tribu Plohophorini (nodo C) surge mucho más tarde durante el Tortoniense, con una estimación de 9,8 a 9,7 Ma. Dentro de esta tribu el género *Pseudoplohophorus* diverge tempranamente, en torno a los 9,3 Ma, mientras que el linaje que conduce a *Plohophorus* y *Stromaphorus* se separa en 9,5 Ma. *Stromaphorus* aparece en 9,2 Ma mientras que *Plohophorus* aparece en alrededor de los 6,4 Ma, ya en el Messiniense (Mioceno Tardío). La comparación de estas estimaciones con los biocrones de las especies involucradas en este análisis (ver Anexo 3) revela la presencia de rangos fantasma potenciales. Se infiere un linaje fantasma de 1,1 Ma para el género *Plohophorus*, ya que la especie más antigua reportada para el mismo presenta su primer registro a los 5,3 Ma.

La tribu Doedicurini muestra una estimación de edad para el nodo troncal D de 7,95 Ma, basada en las tres especies consideradas. El origen del género *Eleutherocercus* se estima en 7 Ma. Cabe destacar que se revela un intervalo considerable de 2,35 Ma entre la edad estimada de la aparición

de esta tribu (7,94 Ma) y el primer registro de la especie más antigua considerada en este análisis (*E. solidus*, 5,59 Ma). Por otro lado, se observa un hiato temporal de 3,172 Ma (3,3 Ma a 0,128 Ma) entre los últimos registros de *E. solidus* y *E. antiquus* estimados en 3,3 Ma en el Piacenziense (Plioceno Tardío) y la primera aparición de *D. clavicaudatus* en torno a 0,128 Ma, ya en el Pleistoceno Superior. Ambas incertidumbres se atribuyen a la exclusión de taxones adicionales de Doedicurini en el presente análisis, en tanto que su incorporación en futuros estudios podría modificar las estimaciones temporales para esta tribu.

La estimación del origen del género *Eosclerocalyptus* se sitúa en 9 Ma (Tortonense), de la mano de la especie *Eo. tapinocephalus*, mientras que la especie *Eo. proximus* aparece más tarde con un biocrón de 8 Ma a 3 Ma basado en los registros compilados durante la realización de ésta tesis. Filogenéticamente, se establece que el grupo hermano de este género corresponde a la agrupación Hoplophorini + Neosclerocalyptini, cuya divergencia se estima en 8,1 Ma.

La tribu Hoplophorini (nodo F), presenta una estimación de divergencia de 7,5 Ma durante el Tortonense, con *Ho. euphractus* en la base de la tribu. La comparación de esta calibración con el biocrón ha revelado un linaje fantasma para esta especie de aproximadamente 7,37 Ma (ver también Porpino et al., 2014). Por otro lado, la divergencia entre *No. coagmentatus* y el grupo (*Pro. bullifer* + (*Pa. tuberculatus* + *Pa. intermedius*)) se estima en 6,9 Ma, que también implica un linaje fantasma, aunque menor que el caso previo de 1,6 Ma. La separación entre *Propanochthus bullifer* y el clado (*Panochthus tuberculatus*+*Panochthus intermedius*) se estima en 6 Ma; con un linaje fantasma de 0,7 Ma. A su vez, la separación entre *Panochthus tuberculatus* y *Panochthus intermedius* se estima en 3,4 Ma, con linajes fantasma de 3,27 y 1,6 Ma respectivamente.

La tribu Neosclerocalyptini (nodo E), presenta una estimación de divergencia de 5 Ma durante el Zancliense, con *N. pseudornatus* en la base de la tribu como taxón hermano del resto del grupo. La separación entre *N. ornatus* y el clado de (*N. gouldi* + *N. paskoensis*) se estima mucho más tarde, en torno a 1,9 Ma en la edad Gelasiense (a mediados del Pleistoceno Temprano); mientras que la de *N. gouldi* y *N. paskoensis* ocurre hace 1 Ma. Estos datos sugieren una diversificación bastante rápida para este clado, con un lapso de apenas 0,9 Ma. Al comparar las estimaciones de la edad calibrada para cada nodo con los biocrones de las especies, se identifica un linaje fantasma principal de 3,2 Ma (5 Ma a 1,8 Ma) en la base de la tribu, lo que sugiere un periodo sin evidencia fósil directa entre la divergencia estimada para la tribu y los registros fósiles más antiguos.

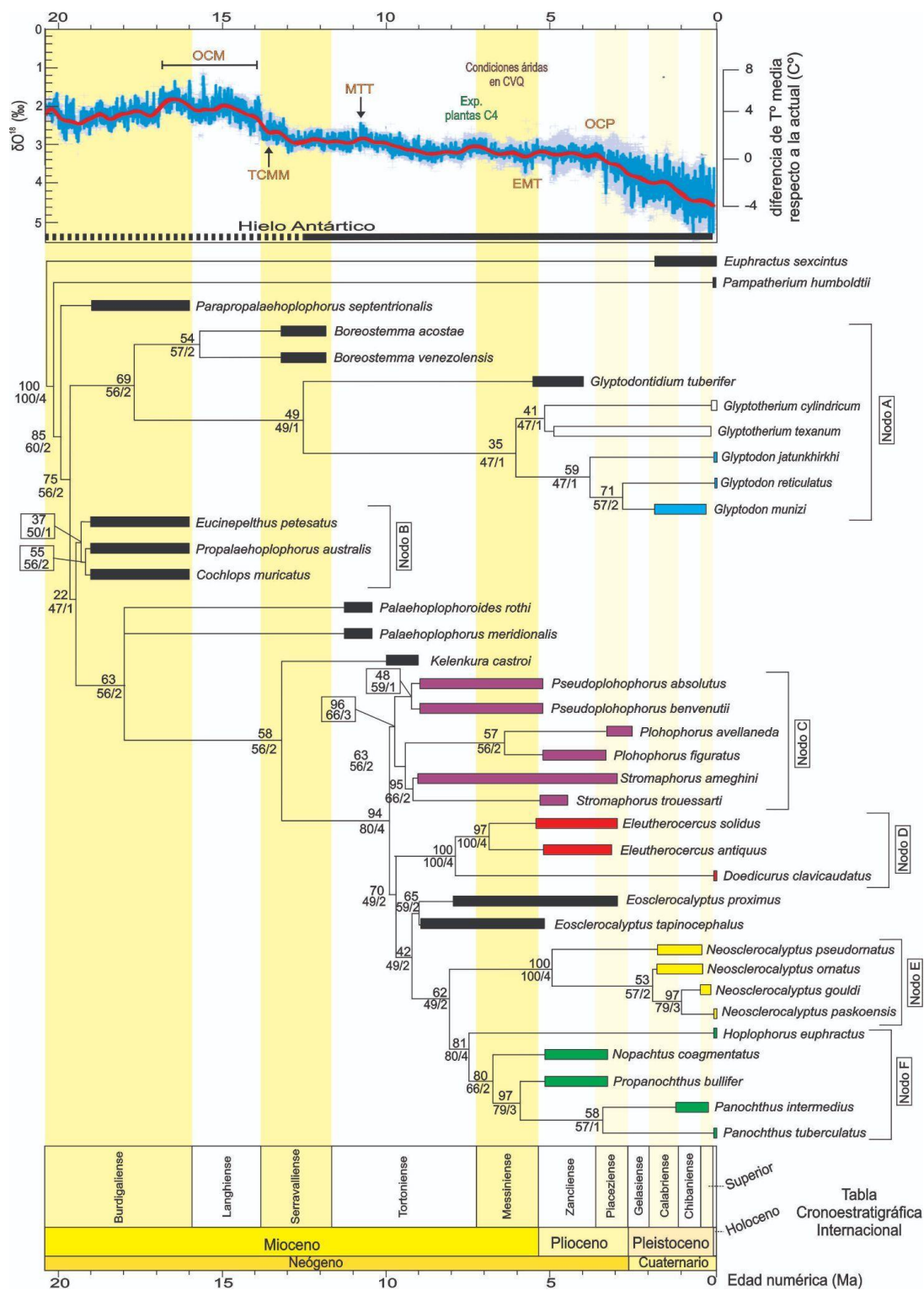


Figura 21. Árbol de consenso estricto calibrado cronológicamente con R. Los números encima de cada nodo representan los valores Jackknife, los números debajo de cada nodo muestran los valores de Bremer relativo (derecha) y Bremer absoluto (izquierda). Nodo A: Glyptodontinae; Nodo B: Propalaeohoplophorini; Nodo C: Plophophorini; Nodo D: Doedicurini; Nodo E: Neosclerocalyptini; Nodo F: Hoplophorini. La calibración cronoestratigráfica de las relaciones filogenéticas, ha sido comparada con los valores paleoclimáticos de Westerhold et al. (2020). **Exp. plantas C4**, expansión de las plantas de metabolismo tipo C4; **EMT**, enfriamiento del Mioceno tardío; **OCM**, óptimo climático del Mioceno Medio; **TMM**, transición climática del Mioceno Medio; **OCP**, óptimo climático del Plioceno; **MTT**, máximo térmico del Tortonense; **CVQ**, cuenca Villavil-Quillay.

7. DISCUSIÓN

7.1. Historia, sistemática y nomenclatura

7.1.1. Contexto histórico de Glyptodontidae y consideraciones sistemáticas

Los Glyptodontidae representan una de las radiaciones más notables de cingulados en América, destacando por su morfología inusual y divergente en comparación con otros grupos dentro de Cingulata (Zurita et al., 2016a; Machado et al., 2021). Sus registros más antiguos proceden del Eoceno tardío (ca. 33 Ma) de la Patagonia Argentina (Ameghino, 1902a; Scillato-Yané, 1977; Zurita et al., 2016b), habiendo experimentado una diversificación inicial a partir del Eoceno tardío-Oligoceno que parece estar relacionada con el surgimiento de biomas abiertos (Zachos et al., 2001, 2008; Carlini et al., 2010; Mitchell et al., 2016). Desde un punto de vista paleobiológico, han sido interpretados como pastadores (Vizcaíno et al., 2011, 2012). Si bien existen otras propuestas sistemáticas basadas en análisis moleculares (ver Delsuc et al., 2016 y Mitchell et al., 2016), la propuesta tradicional basada en la evidencia morfológica (que es la que se ha seguido en esta tesis) distingue dos subfamilias dentro de Glyptodontidae: Glyptodontinae y Hoplophorinae (Núñez-Blasco et al., 2024a).

El registro de fósiles de gliptodontes en el Paleógeno es escaso y fragmentario, representado mayormente por osteodermos aislados (ver Gaudin y Croft, 2015; pero ver Shockey, 2017); sin embargo, a partir del Mioceno Temprano a Medio (ca. 19-17 Ma) se incrementan sustancialmente los registros, representando la primera radiación neógena bien documentada (González-Ruiz, 2010; Barasoain et al., 2022a). Esta radiación incluye a los Propalaehoplophorini y al Glyptodontidae indet. *Parapropalaehoplophoroides septentrionalis* Croft, Flynn y Wyss, 2007 en Sudamérica (Croft et al., 2007; Vizcaíno et al., 2010; Núñez-Blasco et al., 2024a). Este proceso evolutivo ocurrió previamente al Óptimo Climático del Mioceno (OCM) (Zachos et al., 2001; Croft et al., 2016).

Dentro de este contexto, la subfamilia Glyptodontinae habría tenido un origen y dispersión geográfica septentrional (ver Carlini et al., 2008a, b; Zurita et al., 2013; Cuadrelli et al., 2019, 2020). A pesar de que el origen concreto de este linaje continúa siendo un tema controversial, uno de sus representantes más antiguos es el género *Boreostemma* Carlini, Zurita, Scillato-Yané, Sánchez y Aguilera, 2008a, procedente del Mioceno Medio a Tardío de Colombia y Venezuela (Simpson, 1947; Villarroel, 1983; Carlini et al., 1997, 2008a; Carlini y Zurita, 2010; Zurita, et al., 2013). Dentro de este linaje cabe mencionar también a *Andinoglyptodon mollohuancai* Salas-Gismondi, Ochoa, Gamarra, Pujos, Foster y Tejada, 2023, del Plioceno Inferior de Perú, que ha sido datado en 4,75 Ma (Salas-Gismondi et al., 2023), siendo por tanto contemporáneo con parte de la secuencia sedimentaria de la CVQ y el VSM. Glyptodontinae presenta una radiación significativa a partir del Pleistoceno con los géneros *Glyptodon* Owen, 1839 y *Glyptotherium*

Osborn, 1903, habiendo participado este último género en el evento del GIBA (Gran Intercambio Biótico Americano), alcanzando la mayor distribución latitudinal en Glyptodontidae. En América del Norte se registran las especies *Gly. cylindricum* (Brown, 1912) y *Gly. texanum* Osborn, 1903 (Zurita et al., 2018; Cuadrelli et al., 2020).

Por otro lado, los registros más tempranos de Hoplophorinae se encuentran en regiones más australes, posiblemente en la Patagonia argentina durante el Mioceno Temprano (ca. 19-17 Ma), con la primera radiación extra-patagónica registrada a finales del Mioceno (ca. 9 Ma) en las regiones centrales de Argentina (Barasoain et al., 2022a; Núñez-Blasco et al., 2024a). De esta forma durante el Mioceno Tardío-Plioceno Temprano se documentan en el registro tribus como Plohophorini, Doedicurini, Neosclerocalyptini y Hoplophorini (ver Núñez-Blasco et al., 2024a, fig. 8), con una distribución geográfica que abarca desde el cono sur de Argentina hasta, al menos, el nordeste de Brasil (Porpino et al., 2014; Zurita et al., 2016b). A diferencia de los Glyptodontinae, este linaje no participó en el GIBA, estando limitados a América del Sur.

Durante la realización de la presente tesis en la CVQ han sido reconocidas especies pertenecientes a ambas subfamilias. En Hoplophorinae representada por *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914), *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891) y *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889); y por otro lado Glyptodontinae que está representado en esta cuenca exclusivamente por *Glyptodontidium tuberifer* Cabrera 1944. El Glyptodontidae *Urotheroum simile* Castellanos 1948a se considera como una entidad palebiológica dudosa. El resultado final de la estimación de una paleobiodiversidad para Glyptodontidae restringida a un total de cuatro especies para la CVQ, deriva del establecimiento de varias sinonimias taxonómicas y nomenclaturales nuevas propuestas durante la realización de esta tesis y de la revisión de las propuestas sinonímicas previas (Núñez-Blasco et al., 2021a, 2024a).

7.1.2. Nomenclatura y sinonimias establecidas

El Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN) establece en sus artículos 61.3.1, 61.3.2, 61.3.3 y 61.3.4 una distinción fundamental entre dos clases de sinonimia: objetiva y subjetiva. La sinonimia objetiva se define como aquella que no depende del juicio taxonómico, pues se establece de manera inequívoca cuando dos o más nombres se refieren al mismo material tipo. Esta vinculación directa a un único referente físico le confiere un carácter fáctico, inmutable y de aceptación universal por toda la comunidad científica. Por el contrario, la sinonimia subjetiva constituye una proposición científica que emana del análisis y la interpretación de un taxónomo. En este caso, un investigador postula, basándose en evidencia empírica, qué materiales tipo distintos pertenecen en realidad a una misma entidad paleobiológica. Debido a su naturaleza interpretativa, esta propuesta sinonímica está sujeta al escrutinio de la comunidad y puede ser

ratificada o refutada por investigaciones posteriores. Por consiguiente, y dada la naturaleza de la temática de esta tesis, se ha realizado una revisión crítica de las sinonimias subjetivas previamente postuladas en la literatura de los Glyptodontidae de la CVQ y el VSM.

La sinonimia entre *E. solidus* y *E. tucumanus* Castellanos, 1927 fue propuesta por Cabrera (1944, p. 62). El análisis y la comparación de los materiales MLP-PV 29-X-10-21 y MACN 2893 (ver Lámina IX) ha permitido su ratificación a través del análisis de la cantidad y posición de las figuras que ornamentan cada tubo (ver también Núñez-Blasco et al., 2021a).

La sinonimia entre *Hoplophractus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891), *Eosclerocalyptus planus* (Rovereto, 1914), *Eosclerocalyptus lilloi* C. Ameghino, 1919 y *Eosclerophorus paulacoutoi* Castellanos, 1948c fue propuesta por Zurita (2007a, b). Todos los materiales referidos a dicho taxones han sido revisados en esta tesis, considerando aspectos anatómicos, tafonómicos, ontogenéticos, estratigráficos y paleogeográficos, concluyendo como válida la propuesta sinonímica entre los cuatro nombres, con validez y disponibilidad para *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891). La especie tipo del género *Eosclerocalyptus* continúa siendo *Eosclerocalyptus lilloi* C. Ameghino, 1919. Zurita (2007a, b) en base a criterios taxonómicos consideró que la especie *Ho. proximus* originalmente designada como *Neuryurus proximus* Moreno y Mercerat, 1891, debía estar en realidad integrada dentro del género *Eosclerocalyptus*, por presentar caracteres en el cráneo y mandíbula que constituyen el holotipo [MLP-PV 16-129] propios a los descritos para este género de acuerdo al material tipo [MACN 4853]; ver láminas XII y XVI de la presente tesis. De esta manera en el marco de esta revisión se revalida la sinonimia entre estos nombres en base al Principio de Prioridad (artículo 23 del ICZN) el cual obliga a otorgar la validez y disponibilidad al taxón publicado en fecha más antigua, estableciéndose para esta entidad paleobiológica el nombre *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891). Finalmente, a través de la revisión de todos los materiales referidos a las especies de la CVQ y el VSM de esta tesis, se plantea la nueva sinonimia entre *Eo. proximus* y *Lomaphorus corallinus* Rovereto, 1914; con validez y disponibilidad para *Eo. proximus* por principio de prioridad (ver capítulos 3 y 5 de la presente tesis).

La sinonimia entre *Stromaphorus compressidens* y *Phlyctaenopyga ameghini* es compleja. Ameghino (1891b, p.201) mencionó que sospechaba una posible sinonimia entre *Plohophorus ameghini*, *Plohophorus philippii* Moreno y Mercerat, 1891, *Neuryurus proximus* Moreno y Mercerat, 1891 y *Neuryurus compressidens* Moreno y Mercerat, 1891; idea con la que se mostró de acuerdo Lydekker (1895, p.15) y también parcialmente Rovereto (1914, p103), ya que éste último autor mencionó una sinonimia similar pero sin incluir a *N. compressidens*. Castellanos (1925) define el género *Stromaphorus* tomando como tipo las especies *P. philippii* y *P. ameghini*, y por tanto declarándolas especies sinónimas. Este mismo autor se retractó en Castellanos (1939-

1940, p.16) diciendo que en realidad reconocía dos especies: *Stromaphorus philippi* y *S. ameghinoi*; y tomando como tipo de *Stromaphorus* a *S. philippi*.

Cabrera (1944, p. 29) propuso la sinonimia de *S. philippi* y a *S. compressidens*, otorgando validez y disponibilidad a *S. compressidens*. Ambas especies fueron originalmente descritas en la misma publicación con una única página de diferencia (Moreno y Mercerat, 1891; pgs. 224 y 225), lo que les confiere nombres sincrónicos. De acuerdo con el artículo 24.2.2 del ICZN, la prioridad entre nombres publicados en la misma fecha (incluida la misma publicación) es establecida por el criterio personal del Primer Revisor, sin existir prioridad de página. Si bien Cabrera actuó dentro de su potestad como Primer Revisor, su elección a favor de *S. compressidens* resulta, como mínimo, curiosa. En primer lugar, *S. philippi* constituye el tipo del género *Stromaphorus*, por lo que subordinar el nombre del tipo del género a otro sinónimo, de por sí, puede comprometer innecesariamente la claridad taxonómica del grupo. Por otro lado, el holotipo que sustenta la especie *S. philippi* [MLP-PV 16-136], que cuenta con una coraza dorsal bastante completa, presenta un valor diagnóstico considerablemente mayor que el de *S. compressidens* [MLP-PV 16-138], representado por un cráneo y una hemimandíbula pobremente preservados. Considerando que el holotipo de *P. ameghini* [MLP-PV 16-101], la especie históricamente conflictiva con ellas, se trata también de una porción de coraza dorsal; la elección de especímenes que no comparten elementos anatómicos comparables dificulta la resolución clara del conflicto. Una elección que priorizara los especímenes con regiones homólogas, habría permitido fundamentar más abiertamente y de forma más clara y objetiva la distinción entre ambas supuestas entidades paleobiológicas. La elección de Cabrera (1944) si bien válida, no parece optimizar la claridad diagnóstica ni favorecer la estabilidad nomenclatural a largo plazo de estas entidades. Cabe destacar que este caso es muy distinto del de *Eosclerocalyptus*, cuya especie tipo también es un sinónimo junior; pero debido a que el Principio de Prioridad obligó a subordinarla. Por otro lado, Cabrera (1944, p. 42) considera a *P. ameghini* Ameghino 1889 como una entidad independiente y la incluye en el nuevo género que describe en ésta misma contribución, *Phlyctaenopyga* Cabrera, 1944.

El análisis anatómico, tafonómico y ontogenético de nuevos materiales colectados, junto con todos aquellos contenidos en las colecciones históricas, sumado a la información de su procedencia geográfica y estratigráfica, que consisten en las mismas localidades y los mismos niveles estratigráficos, nos indican que en realidad existe una única entidad paleobiológica, a la cual, en base al principio de prioridad, denominamos con la combinación *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889), considerando válida la propuesta sinonímica entre los nombres *Stromaphorus compressidens* (Moreno y Mercerat, 1891) y *Phlyctaenopyga ameghini* (Ameghino, 1889) (ver Núñez-Blasco et al., 2024a). Finalmente, a través de la revisión de todos los materiales referidos a las especies de la CVQ y el VSM de esta tesis, se plantea la nueva sinonimia entre *S. ameghini*

y *Peiranoa bullifera* Castellanos 1946; con validez y disponibilidad para *S. ameghini* por principio de prioridad (ver capítulos 3 y 5 de la presente tesis).

En el marco de la revisión de estas especies, y concretamente en lo que respecta a los géneros *Stromaphorus* y *Phlyctaenopyga*, se estableció también una sinonimia entre ambos géneros. Considerando *Stromaphorus* como válido y disponible sobre *Phlyctaenopyga*, y denominando a partir de ahora a las dos especies incluidas en él como *S. ameghini* y *S. trouessarti* (Moreno, 1888) (ver Núñez-Blasco et al., 2024a).

7.1.3. Consideraciones sobre otros Doedicurini

Palaeodaedicurus antiquus Castellanos 1927. A pesar de que Castellanos menciona como autor de esta especie a Ameghino (ver Castellanos 1927, p. 272 y Castellanos 1940, p. 305); Ameghino 1887 (p. 18) cuando describe por primera vez a la especie *Doedicurus antiquus* (actualmente *Eleutherocercus antiquus*) menciona como holotipo una gran porción de coraza (MLP-PV 16-67) y como material referido posible, un tubo caudal que vio en posesión del Sr. Heusser. Sin embargo, Castellanos menciona como holotipo para *Pal. antiquus* al extremo distal figurado por Lydekker (1895, pl. XXVI), el cual es el ejemplar MLP-PV 16-55. Al ser otro nombre y otro material de referencia, a pesar de no haber indicado explícitamente su intención de definir una nueva especie, Castellanos no está haciendo mención a la misma entidad sino a una nueva y por eso considero como el verdadero autor de *Palaeodaedicurus antiquus* a Castellanos (1927) de acuerdo a lo establecido en los artículos 11. y 12. del ICZN. Esta especie, además, constituye la especie tipo del género *Palaeodaedicurus* Castellanos 1927.

Palaeodaedicurus antiquus dubius Castellanos 1940. Castellanos (1940 p. 130) define esta nueva subespecie en base a un tubo caudal figurado por Ameghino (1889, pl. LXXXVII). El material figurado en esa lámina es el el MACN 7125. Por consiguiente la especie *Palaeodaedicurus antiquus* Castellanos 1927, presenta dos subespecies: *Palaeodaedicurus antiquus antiquus* Castellanos 1927 [holotipo MLP-PV 16-55] y *Palaeodaedicurus antiquus dubius* Castellanos 1940 [holotipo MACN 7125]. (Ver los artículos 5.2; 11.4.2, 28. y 47. del ICZN).

Prodaedicurus wylerae Castellanos 1951: Originalmente esta especie fue publicada por Castellanos (1951) como “*Prodaedicurus wyleri*”; sin embargo, el mismo autor indica (Castellanos 1951, p. 9) que describe la especie con intención original de dedicársela a su esposa Alberta Wyler; por lo tanto corresponde realizar una corrección automática aplicando los artículos 31.1. y 32.5. del ICZN a favor de “*Pro. wylerae*”.

7.2. Consideraciones sobre aspectos anatómicos

7.2.1. *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914)

Los cráneos de los especímenes FMNH-P 14437 y FMNH-P 14475 constituyen los registros más completos referidos a *E. solidus*. Si bien anatómicamente son claramente la misma especie, el cráneo FMNH-P 14475 presenta unas dimensiones significativamente mayores que las de los demás (ver Láminas I; II; III). Las diferencias morfológicas que permiten distinguir entre las dos especies argentinas de *Eleutherocercus* (*E. antiquus* y *E. solidus*) se manifiestan en varios rasgos craneales clave: (1) aberturas nasales con márgenes laterales rectos en *E. solidus* y márgenes laterales curvos en *E. antiquus*; (2) área rostral más elongada y subrectangular en *E. solidus*, y más subtriangular en *E. antiquus*; (3) ensanchamiento del paladar a nivel del Mf1 menos desarrollado en *E. solidus* respecto al de *E. antiquus*. A pesar de estas variaciones interespecíficas, ambos taxones comparten caracteres genéricos distintivos: (1) un ángulo cercano a 140° entre el hueso naso-frontal y el parietal posterior a la muesca orbital; (2) una barra postorbital que forma un ángulo cercano a 90° con el plano sagital; una morfología abovedada de la región fronto-parietal del cráneo, que es particularmente evidente en vista frontal y algo en vista lateral.

Cabe mencionar que el espécimen MLP 29-X-10-9 exhibe la presencia de dientes supernumerarios, totalizando nueve molariformes debido a la duplicación del Mf8. Este ejemplar, descrito previamente por Cabrera (1944), representa el primer registro de hiperdoncia en el género *Eleutherocercus* y el segundo para Glyptodontidae (ver González-Ruiz et al., 2015).

El material FMNH-P 14437 (Figura IV) está representado por una mandíbula completa muy bien conservada, además de otra hemimandíbula (FMNH-P 14446). La morfología general es casi idéntica a la del género *Doedicurus*, sin observarse diferencias significativas, a pesar de que ambos taxones están temporalmente separados por más de 4 Ma. Esto evidencia la conservadora morfología dentaria observada en este linaje, coincidiendo con las observaciones realizadas en otros clados de gliptodontes, como el Neosclerocalyptini *Neosclerocalyptus* (véase Quiñones et al., 2020). En particular, la rama horizontal de la mandíbula exhibe un diámetro transversal superior al observado en otros Glyptodontidae, similar a la de *Doedicurus*. Esta característica podría interpretarse como el resultado de un proceso de hipsodoncia, una adaptación evolutiva que permite la incorporación de vegetación más abrasiva a la dieta, facilitando una mejor adaptación a ambientes áridos. Esta hipótesis concuerda con propuestas anteriores sobre la partición de nichos alimentarios en los gliptodontes (Vizcaíno et al., 2011, 2012) y con la progresiva aridificación y apertura de biomas en el Neógeno tardío, fenómenos que impulsaron un aumento en el consumo de plantas con vía fotosintética C4 por parte de diversos clados de herbívoros (Domingo et al., 2020; Sanz-Pérez et al., 2024).

El conocimiento actual sobre el escudete cefálico de esta especie se limita al espécimen MCH-P 327, compuesto por osteodermos aislados de la armadura cefálica (ver lámina V), junto con otros fragmentos del cráneo. Si bien el hallazgo de estos restos ha supuesto un avance en el conocimiento de esta estructura para *Eleutherocercus*, la naturaleza fragmentaria de este material imposibilita la reconstrucción de la arquitectura general global del escudete. En contraste, la morfología completa del escudete de *D. clavicaudatus* ha sido definida a partir del espécimen MACN 2762. Aunque la afinidad morfológica entre los osteodermos de ambos taxones permite postular una probable organización similar en sus armaduras cefálicas, tal hipótesis requiere validación empírica. Por consiguiente, se considera necesaria la realización de nuevas prospecciones para recuperar otros especímenes diagnósticos más completos que posibiliten una caracterización más precisa del escudete de *E. solidus*.

El holotipo de *E. solidus* (Rovereto, 1914) es el material MACN 8335, representado por 3 osteodermos articulados y un osteoderma aislado de la coraza dorsal. Se caracteriza por presentar una superficie desprovista de ornamentación y perforada por dos conjuntos de forámenes, unos de mayor dimensión que los otros, y dispersos de manera irregular por toda la superficie del osteoderma (ver Lámina VI). La mayoría de materiales de coraza dorsal referidos a esta especie procedentes de la CVQ (FMNH-P 14437, 14475, 14446 y MCH-P 45, 46, 172, 188, 191, 248, 250, 252, 253, 325, 374, 385, 386, 387, 561, 562, 563, 564) constituyen pequeños fragmentos de coraza u osteodermos aislados; es por esta razón que la coraza de *E. solidus* se caracterizó en primera instancia a partir de restos fragmentarios que impedían inferir la morfología general de su coraza dorsal. Sin embargo, estos restos aportaron otro tipo de valiosa información al conocimiento de la especie, ya que su asociación con otros elementos anatómicos permitió una mejor caracterización de su anatomía en lo que respecta al cráneo y al tubo caudal (ver Cabrera 1944; Núñez-Blasco et al., 2021a, 2022).

El estudio de la variabilidad morfológica de los osteodermos del caparazón dorsal en *Eleutherocercus solidus* y *E. antiquus* revela diferencias en la distribución y tamaño de los forámenes superficiales. En ambas especies de *Eleutherocercus*, la región dorsoposterior del caparazón se caracteriza por la presencia de una estructura glandular hipertrofiada en forma de cúpula. Esta particular estructura, posiblemente glandular, ha sido previamente mencionada por otros autores como característica del género *Eleutherocercus* (Moreno, 1888; Lydekker, 1895; Ameghino, 1920) y fue propuesta como una sinapomorfía del género (Núñez-Blasco et al., 2021a). Se sugiere que esta cúpula podría representar parte de un sistema glandular ubicado a nivel de la faja pélvica posterior, coincidiendo con la propuesta de Chimento et al. (2010).

Un aspecto intrigante surge de la comparación entre los osteodermos de *E. solidus* (ejemplares MFCA 781 y FMNH-P 14437), así como la coraza casi completa de *E. antiquus* (MLP16-25,

holotipo de *D. copei* Moreno 1888) y aquellos referidos a *Plaxhaplous* sp. como el material MNHN 1621 descrito por Rinderknecht (1999). Curiosamente, los osteodermos de *Plaxhaplous* sp. y *E. solidus* son muy similares, con forámenes dispersos por toda la superficie. Y aún más llamativa es la presencia del domo pélvico posterior descrito anteriormente en los caparazones dorsales de las tres entidades paleobiológicas. Sin embargo, los biocrones de los géneros *Eleutherocercus* (Mioceno tardío-Plioceno; 4.14-3.3 Ma) y *Plaxhaplous* (Pleistoceno temprano) no coinciden. Diversas hipótesis pueden plantearse para explicar esta aparente inconsistencia: (1) convergencia adaptativa: es posible que estas características morfológicas no sean caracteres taxonómicos exclusivos de un linaje, sino adaptaciones convergentes a condiciones ambientales o presiones selectivas similares; (2) parentesco filogenético cercano: alternativamente, estas similitudes podrían reflejar una relación filogenética estrecha, donde los caracteres en cuestión habrían sido heredados de un ancestro común; (3) problemas taxonómicos: no se descarta la posibilidad de que la determinación y caracterización taxonómica, así como el diagnóstico de estas especies, sean inadecuados, lo que podría generar confusiones en la asignación de caracteres. Sin embargo es necesario realizar más estudios para poder extraer conclusiones más determinantes.

Si bien el tren anterior de *E. solidus* es por el momento aún desconocido, y el tren posterior si se conoce estando representado por los fémures y las tibio-fíbulas de FMNH-P 14437 y 14475. El fémur de *E. solidus* (ver Lámina VII:A, B, C y D) exhibe proporciones generales similares a los de *Neosclerocalyptus*, un género de tamaño intermedio, lo que sugiere una posible convergencia adaptativa en la configuración del tren posterior, muy seguramente derivada de masas corporales próximas. En la epífisis proximal se aprecia una amplia superficie articular de la cabeza femoral y un trocánter menor grande que contrasta con las dimensiones comparativamente reducidas del tercer trocánter. La epífisis distal no se encuentra bien preservada, sin embargo, se aprecia una reducción del epicóndilo medial y el cóndilo lateral en relación con el cóndilo medial, que es de gran tamaño. La tibio-fíbula de *E. solidus* (ver Lámina VIII:A, B, C y D), si bien se encuentra fusionada en las epífisis como en otros gliptodontes adultos, destaca por su gracilidad en comparación con *Glyptodon* y *Panochthus*, presentando una longitud antero-posterior intermedia respecto a estos géneros y *Neosclerocalyptus*. La epífisis distal es de tamaño intermedio, pero su articulación simétrica con los huesos tarsales es un punto de particular interés. Esta simetría la diferencia de *G. munizi*, donde la región lateral está reducida, lo que sugiere en *E. solidus* una distribución de peso más uniforme o un patrón de movimiento del tobillo distinto que las formas de mayor tamaño.

En contraste con la ausencia total de ornamentación de su coraza dorsal, *E. solidus* (ver Lámina IX) presenta un tubo caudal con ornamentación en roseta simple (ver Lámina IX:A y B); aunque en ocasiones, con las figuras delimitadas únicamente por anillos de forámenes (ver Lámina IX:C

y D), discrepancias que se atribuye a factores tafonómicos (Núñez-Blasco et al., 2023). Esta ornamentación en roseta simple, también está presente en *E. antiquus* y en otros Doedicurini como los géneros *Castellanosia*, *Palaeodaedicurus* y *Prodaedicurus* (Núñez-Blasco et al., 2024c). Además de la ornamentación en roseta simple, los Doedicurini se distinguen por presentar otras figuras caracterizadas por una sección cóncava y textura superficial rugosa. Estas figuras pueden presentar distintos tamaños, situándose las mayores por lo general en la porción distal del tubo, y teniendo las más pequeñas, e incluso careciendo de ellas, en la porción proximal. La variación en el número de estas figuras (individualizadas vs. emparejadas) en los dos tercios proximales del tubo de *Eleutherocercus* no se considera especialmente relevante taxonómicamente. Sin embargo, en la región apical, el contacto directo entre la figura terminal del tubo y la primera gran figura lateral (I Lat), o la presencia de figuras intermedias entre ellas, constituyen rasgos diagnósticos fundamentales entre los distintos géneros (Núñez-Blasco et al., 2024c). En estas oquedades rugosas posiblemente se insertaría algún tipo de estructura o elemento córneo, que por su composición no es susceptible a la fosilización. Estas figuras cóncavas contrastan con las "espinas" de géneros como *Panochthus*, *Nopachtus* y *Hoplophorus*; aunque cabe mencionar que también se observa una textura rugosa similar a la de Doedicurini, especialmente en la base de las espinas de *Panochthus* y, de manera más suave en *Nopachtus*, característica que también sugiere la posible presencia de un recubrimiento córneo de la espinas en vida.

Finalmente, cabe destacar que el análisis comparativo del tubo caudal entre diferentes géneros de Doedicurini revela una serie de características morfológicas y ornamentales que invitan a la discusión sobre sus implicaciones funcionales y etológicas. La distinción entre la morfología en "espátula" del tubo caudal de *Eleutherocercus* y el extremo terminal en "maza" de *Doedicurus* es particularmente intrigante. Esta discrepancia morfológica sugiere posibles diferencias fundamentales en su uso, tanto en su rol potencial como elemento defensivo ante depredadores, como en otras interacciones intraespecíficas (Alexander et al., 1999; Blanco et al., 2009; Arbour y Zano, 2020). Una de las observaciones más curiosas, da lugar a una hipótesis etológica fascinante, es la coincidencia temporal entre la pérdida de la estructura en forma de "domo" de la región dorso-pélvica (posiblemente glandular), y la aparición de la morfología en "maza" del extremo apical del tubo caudal. Aunque se requiere de una recopilación mayor de evidencia, este hecho podría sugerir una posible transición en las estrategias de comunicación y comportamiento social de estas comunidades, siendo posible que se haya pasado de una organización social previa basada en señales olfativas y/o hormonales, facilitadas por la estructura glandular, a otra dinámica con mayor énfasis en interacciones intraespecíficas bélicas o a comportamientos de exhibición, donde la "maza" caudal jugaría un papel preponderante. La presencia de marcas interpretadas como heridas en corazas de *D. clavicaudatus* (Alexander et al., 1999; Fariña, 2009), en contraste

con la aparente ausencia de las mismas en *Eleutherocercus*, parece soportar esta hipótesis (Núñez-Blasco et al., 2024c).

7.2.2. *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891)

El análisis de los cráneos referidos a *Eo. proximus* (ver Láminas X a XV) revela varios caracteres a nivel de género y de especie que son de considerable interés taxonómico y filogenético. En vista lateral, en *Eosclerocalyptus* destaca una inusual concavidad en la región parietal posterior del cráneo, próxima al occipital, una característica ausente en otros géneros comparados. Este rasgo se encuentra presente en ambas especies, sin embargo cabe destacar que en *Eo. proximus* se encuentra más marcada que en *Eo. tapinocephalus* que es más suave. Esto sugiere una posible autapomorfía para el género. La inclinación anteroventral de la región naso-frontal es consistente en ambas especies de *Eosclerocalyptus*, y la morfología subelíptica de la escotadura orbitaria de *Eosclerocalyptus* contrasta marcadamente con las formas circulares de *Glyptodon* y *Glyptotherium*. La sutil cresta ósea en el margen ventral de la escotadura orbitaria, aunque presente en otros taxones, es menos desarrollada en *Eo. proximus*, lo que plantea la hipótesis de un estado plesiomórfico o incipiente. En la vista frontal, la abertura nasal acorazonada de *Eosclerocalyptus* se asemeja a aquella de los Plohophorini, mientras que difiere de las formas subrectangulares de *Eleutherocercus* y *Doedicurus*, y de las subtriangulares invertidas de *Glyptodon*, señalando particularidades en el diseño del rostro. La vista dorsal revela una zona rostral parcialmente subrectangular, ni tan marcada como en *Neosclerocalyptus* o *Glyptodon*, ni tan alargada como en *K. castroi*, lo que sugiere una morfología intermedia o única. La ausencia de barra postorbital en *Eo. proximus* es un rasgo compartido con la mayoría de los Hoplophorinae, a excepción de algunos Doedicurini y *Panochthus*, lo que sugiere que podría ser un carácter ancestral. El Mf1 de *Eo. proximus* exhibe una morfología variable (subredondeada a arriñonada), siendo más próxima a los de Plohophorini y contrastando diametralmente con la marcada trilobulación presente desde el Mf1 en *Panochthus* y *Glyptodon*. Esta diferencia, junto con la morfología de los molariformes Mf1 a Mf3 de *Eo. proximus*, con lóbulos centrales menos desarrollados que los extremos, es un carácter intrigante que subraya las complejas divergencias evolutivas dentro de los Hoplophorini. Finalmente, la posición del foramen infraorbitario en el límite entre Mf3 y Mf4 observable en ambas especies de *Eosclerocalyptus*, difiere de los demás taxones, constituyendo un posible carácter diagnóstico significativo para el género.

El estudio de la mandíbula de *Eo. proximus* (ver Láminas XVI; XVII) revela características de interés para la sistemática de gliptodontes. La morfología general exhibe similitudes con *S. ameghini* y *Ps. absolutus*, y en menor medida con *Cr. xibiensis*. Curiosamente, el borde ventral posterior de la rama horizontal de *Eo. proximus* presenta un contorno cóncavo sutil, más marcado que en *S. ameghini*, pero considerablemente menos pronunciado que en géneros como

Eleutherocercus, *Glyptodon*, *Panochthus* y *Neosclerocalyptus*. Un aspecto particularmente intrigante es el ángulo formado entre la rama horizontal y la rama ascendente de la mandíbula. En *Eo. proximus*, *Ps. absolutus* y *S. ameghini*, este ángulo es de aproximadamente 70°, lo cual es más cerrado que los 90° de *Para. septentrionalis*, pero a su vez, es más abierto que los 65° observados en los gliptodontes más derivados como *Panochthus*, *Neosclerocalyptus* y *Doedicurus*. Esta clara disminución del ángulo mandibular en taxones más derivados podría estar relacionado con un posible aumento en la "telescopación" del cráneo, un proceso en el cual los elementos posteriores del cráneo se superponen o se desplazan anteriormente, optimizando la biomecánica masticatoria o la protección craneal (Fariña y Vizcaíno, 2001; Tambusso y Fariña, 2015). En vista oclusal, la morfología del mf1 es subredondeada, similar a *Ps. absolutus*. La trilobulación incipiente del mf2 en *Eo. proximus*, similar a *Ps. absolutus* y *E. solidus*, contrasta con la trilobulación claramente definida en *N. ornatus* y *D. clavicaudatus*. Un detalle notorio es que, si bien el mf3 ya presenta una marcada trilobulación similar a los molariformes posteriores, los mf4 al mf8 poseen un diámetro anteroposterior al menos un 10% mayor que el mf3. Esta disparidad en tamaño, a pesar de la complejidad lobular, es una curiosidad que podría tener implicaciones funcionales o filogenéticas. Estas anotaciones resaltan la necesidad de futuras investigaciones sobre la evolución biomecánica y morfológica del aparato masticatorio en los gliptodontes.

El estudio del escudete cefálico de *Eosclerocalyptus* en general y de *Eo. proximus* en particular (ver Lámina XVIII:A, B, C y D) revela características morfológicas singulares que plantean interrogantes sobre su filogenia. Su contorno general subtriangular difiere notablemente de las morfologías subcirculares observadas en *Panochthus* y *Doedicurus*, así como de las subrectangulares de *Neosclerocalyptus*. Un aspecto particularmente interesante es el contraste entre el aspecto la superficie lisa y sin ornamentación de los osteodermos del escudete cefálico en géneros como *Eosclerocalyptus*, *Pseudoplohophorus*, *Stromaphorus* y *Eucinepeltus*, y la ornamentación en roseta que exhiben las corazas dorsales en todos estos mismos taxones. Esta dicotomía ornamental entre las dos porciones de la armadura es un rasgo notable que invita a la reflexión sobre su significado evolutivo. Todos estos grupos, además de presentar un contorno general de morfología más próxima a la subtriangular que a otras formas, comparten una organización del escudete cefálico que se ha denominado en esta tesis "esquema A, B, C" (ver Láminas XVIII; XXXV). Este esquema se caracteriza por un gran osteoderma principal, denominado osteoderma A, de morfología endecagonal irregular y que se forma por la fusión de cuatro osteodermos pretéritos, como así demuestran las suturas que aún se observan con mayor o menor nitidez en la mayoría de los ejemplares. Este osteoderma A está flanqueado a los lados por los osteodermos B y precedido por osteodermos C, y en algunos grupos, en la parte más anterior por otras hileras de osteodermos D y E, que son por lo general las más variables entre cada Tribu.

Un rasgo distintivo de *Eo. proximus*, observado exclusivamente en esta especie hasta el momento (dado que no se conoce aún el escudete completo de *Eo. tapinocephalus*), es la presencia de osteodermos E en la posición más anterior del escudete cefálico. Esta particularidad en el "esquema A, B, C" de *Eo. proximus* podría tener implicaciones diagnósticas y filogenéticas relevantes.

El estudio de la coraza dorsal de *Eo. proximus* (ver Láminas XIX a XXI) revela características morfológicas singulares relevantes para la sistemática de gliptodontes. Su perfil dorsal es ligeramente convexo en la región central, similar a *Stromaphorus*, *Pseudoplohophorus* y *Nopachtus*, lo cual contrasta con las morfologías observadas en otros géneros como *Neosclerocalyptus* (perfil casi recto), *Panochthus* y *Doedicurus* (mayor convexidad anterior), o *Glyptodon* (mayor convexidad posterior). Esta diversidad morfológica podría sugerir adaptaciones biomecánicas o ecológicas distintas entre los linajes. Esta variabilidad, incluso dentro del patrón de roseta, indica una complejidad evolutiva en la ornamentación del caparazón de los Glyptodontidae. Resulta digno de mención el contraste diametral con las figuras periféricas redondeadas de Plohophorini, o la ausencia total de ornamentación en Doedicurini; *Eo. proximus* posee ornamentación en roseta simple, con las figuras periféricas con morfología poligonal y en número intermedio entre los géneros *Hoplophorus*, *Panochthus*, *Propanochthus*, *Neosclerocalyptus* y *Nopachtus* que tienen más figuras, y *Eucinepeltus*, *Cochlops*, *Propalaehoplophorus*, *Glyptotherium*, *Boreostemma*, *Glyptodon*, *Kelenkura* y *Parapropalaehoplophorus* que también son poligonales pero tienen menos figuras periféricas que *Eosclerocalyptus*. Cabe destacar que en contraste con otros géneros, como *Stromaphorus* o *Nopachtus* en los que existe una considerable variabilidad en la ornamentación entre las regiones anterior, media y posterior del caparazón de un mismo individuo, *Eosclerocalyptus* muestra una ornamentación más homogénea, con menor variación en el número de figuras periféricas dentro de la coraza dorsal. Las figuras centrales de los osteodermos próximos a la escotadura caudal no aumentan excesivamente de tamaño, ocupando menos del 50% de la superficie total del osteodermo.

El tren anterior de *Eo. proximus*, representado fundamentalmente por el húmero FMNH-P 14501 (Lámina XXIV:A, B, C y D), destaca por el desarrollo intermedio de la tuberosidad y cresta deltoidea, que junto con un canal de torsión similar al de *Pseudoplohophorus*, apunta a una posible convergencia en las adaptaciones musculares del brazo; posiblemente en relación con las dimensiones de ambos animales, los cuales serían de una talla próxima. Otro punto llamativo es la disparidad entre un eje sinfisario robusto y una epífisis distal más grácil, que sugiere una especialización en la articulación del codo. Finalmente, la fosa olecraniana se presenta menos marcada en *Eo. proximus* en comparación con otras especies, indicando una posible limitación en

la extensión completa del codo, lo que genera interrogantes sobre la amplitud de movimiento y las fuerzas articulares implicadas en el desplazamiento del tren anterior durante la locomoción.

Por otro lado, respecto al tren posterior: en el fémur de *Eo. proximus* FMNH-P 14501 y 14405 (ver Lámina XXV) la similaridad diafisaria con *Eo. tapinocephalus* (MLP-PV 37-III-7-7), diferenciada sólo por un sutil cambio angular en el tercer trocánter (130° vs. 140°), insinúa una estrecha relación filogenética y, posiblemente, variaciones menores en la eficiencia locomotora. Además, la separación del tercer trocánter y el epicóndilo lateral en *Eo. proximus* difiere de la morfología más cuadrangular observada en otros gliptodontes de mayor tamaño, lo que podría implicar diferencias en la arquitectura muscular de la extremidad posterior, relacionada con una menor masa corporal. Finalmente, la epífisis distal es particularmente reducida en comparación con otros grupos, con cóndilos medial y lateral muy próximos. No obstante, la observación de esta morfología solo en los especímenes adultos FMNH-P 14501 y 14405 (ver Lámina XXV:A, B, C y D), pero no en el juvenil CC-MUFCA 676 (ver Lámina XXV:G y H) plantea dudas sobre si esta característica es genuina o el resultado de una deformación tafonómica. Resolver esta incógnita resultará fundamental para la interpretación precisa de la biomecánica de la rodilla y evitar inferencias paleobiológicas y adaptativas erróneas. Respecto a la tibia-fíbula (ver Lámina XXV:I, J, K y L) su naturaleza juvenil y el estado de preservación subóptimo de este único ejemplar introducen una considerable cautela en la interpretación de sus características morfológicas, planteando interrogantes cruciales sobre la variabilidad ontogenética y la representación fiel de la especie. La descripción de un solo individuo juvenil no permite inferir con certeza las proporciones y robustez de los adultos de *Eo. proximus*, lo que subraya la necesidad imperante de futuros hallazgos de materiales maduros para una comprensión completa de su anatomía.

El estudio de la armadura caudal de *Eo. proximus* (Láminas XXVI a XXX) revela detalles morfológicos clave para los Hoplophorinae. Intriga la presencia de dos filas de figuras periféricas en los anillos caudales (ver Láminas XXVI), a diferencia de las tres de *S. ameghini*, un potencial carácter diagnóstico. La existencia de áreas rugosas y forámenes en la transición de los osteodermos proximales sugiere posibles zonas de amortiguación de tejido conjuntivo, lo que abre interrogantes sobre su biomecánica. El tubo caudal de *Eo. proximus* (ver Láminas XXVII a XXX), de morfología cónica roma, comparte similitudes con *Pseudoplohophorus*, *Pl. figuratus*, *S. ameghini*, *Neosclerocalyptus* y *K. castroi*, y difiere marcadamente de los tubos dorsoventralmente aplanados de Doedicurini y Panochthini. La ornamentación dorsal presenta una figura central con una única fila completa de figuras periféricas, las cuales son relativamente grandes en comparación con las de *Neosclerocalyptus*, *Stromaphorus*, *Plohophorus* y *Pseudoplohophorus*, un detalle que podría ser diagnóstico. El ápice del tubo, coronado por dos grandes figuras terminales lisas que bordean el extremo lateral, se distingue de otros géneros por

la separación de sus márgenes mediales. La presencia ocasional de una o dos filas de figuras periféricas entre estas figuras terminales se achaca a la variabilidad intraespecífica. En vista lateral, se aprecian hasta 4 figuras laterales grandes y lisas como en *S. ameghini*, sin embargo *Eo. proximus* presenta la 4ª figura (figura IV) rodeadas por las figuras dorsales y ventrales 7 a 9; mientras que *S. ameghini* presenta la figura IV rodeada por las figuras dorsales y ventrales 8 a 11. Estos rasgos demuestran que tal vez el género *Eosclerocalyptus* es cercano al linaje de los Plohophorini, pero también presenta particularidades que claramente muestran que no pertenece al mismo.

7.2.3. *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889)

Si bien el cráneo de la otra especie incluida en el género *Stromaphorus* (*S. trouessarti*) no se conoce por el momento, por lo que no se pueden desarrollar aun hipótesis a nivel de género, el cráneo de *S. ameghini* (ver Láminas XXXI a XXXIII), presenta ciertos rasgos que invitan a la reflexión sobre la paleobiología y las relaciones filogenéticas de ésta especie. En vista lateral, el ángulo de 152° de la región naso-frontal, ubicado delante de las escotaduras orbitales, es curiosamente más abierto y anterior que los ca. 140° de *Doedicurus*, *Eleutherocercus* y *Panochthus*, donde se sitúa en una posición más posterior o a nivel de la órbita. Esta particularidad podría sugerir diferencias en la biomecánica masticatoria o el grado de "telescopación" craneal. La ausencia de barra postorbital es común en la mayoría de los Glyptodontidae, pero contrasta con su presencia en *P. tuberculatus*, *E. solidus* y *E. antiquus*. En vista oclusal, los Mf1 y Mf2, preservados solo en FMNH-P 14396, presentan una morfología subtriangular, lo cual es llamativo al contrastar con los Mf1 marcadamente circulares de otros Plohophorini como *Pl. figuratus*. La posición del Mf4, a nivel del foramen infraorbitario, difiere de *Pl. figuratus*, *Ps. absolutus* y *Ps. benvenutii*, donde se encuentra a nivel del Mf3, sugiriendo un potencial carácter diagnóstico. A pesar de las características propias que lo distinguen de las otras especies, *S. ameghini* presenta ciertas características a nivel craneal que lo identifican como un claro miembro de la Tribu Plohophorini; el paladar es recto de manera muy similar al de *Plohophorus* y *Pseudoplohophorus* y por otro lado el foramen *magnum* es subelíptico con su eje mayor transversal, rasgo también compartido con los otros Plohophorini, siendo muy distinto de la morfología circular en *D. clavicaudatus* y *Eo. proximus*, y romboidal de *G. reticulatus* y *G. munizi*.

El estudio de la mandíbula de *S. ameghini* (ver Lámina XXXIV) revela una notable gracilidad en comparación con otros gliptodontes derivados como *Doedicurus*, *Eleutherocercus*, *Neosclerocalyptus* y *Panochthus*. Un rasgo intrigante es el ángulo de 70° de la rama ascendente con respecto a la rama horizontal, un ángulo más abierto que los 65° observados en géneros más derivados. Esto sugiere posibles variaciones en la biomecánica masticatoria o grados de

telescopación craneal distintos. El mf2 presenta una morfología triangular o reniforme, muy peculiar, que difiere del resto de los Glyptodontidae. Esta forma única se repite en los primeros molariformes superiores del cráneo de *S. ameghini*, lo que plantea la hipótesis de una autapomorfía o un carácter filogenético de gran importancia aún no explorado. Finalmente, mientras el mf3 muestra una trilobulación marcada, los mf4-mf8 tienen un diámetro anteroposterior al menos un 10% mayor que el mf3.

El escudete cefálico de *S. ameghini* (Lámina XXXV) se distingue por su morfología subtriangular pero más ovalada, en contraste con las formas subtriangular más marcada de *Eo. proximus*, las subcirculares de *Panochthus* y *Doedicurus*, y las subrectangulares de *Neosclerocalyptus*. Resulta notable la ausencia de los osteodermos E en *S. ameghini*, a diferencia de *Eo. proximus* que posee dos en la región anterior. Otra peculiaridad es que el margen externo global del escudete está conformado por dos hileras de pequeños osteodermos, mientras que *Eo. proximus* tiene solo una. Finalmente, también caracteriza el escudete de *S. ameghini* el margen rugoso de estos osteodermos, con una única hilera de forámenes muy próximos entre sí, a diferencia de las dos hileras de *Eo. proximus*. Como ocurre con los demás grupos que poseen éste esquema A,B,C; resulta particularmente llamativo el contraste del aspecto liso de estos osteodermos cefálicos con la marcada ornamentación en roseta de los osteodermos de su propia coraza dorsal.

La coraza dorsal de *S. ameghini* (ver Láminas XXXVI a XL) presenta un contorno subrectangular y convexo, diferenciándose de los perfiles más rectos de *Neosclerocalyptus*. Un rasgo relevante a mencionar es que la máxima convexidad de la coraza se sitúa en el centro como *Eo. proximus*, a diferencia de la región anterior en *Panochthus* y *Doedicurus*, la posterior en *Glyptodon*. La ornamentación en roseta de la coraza dorsal en *Stromaphorus* y *Nopachtus* presenta cierta similitud que ha llevado a sugerir una estrecha relación evolutiva (Zamorano, 2012; Zamorano y Brandoni, 2013). Sin embargo, un análisis detallado revela diferencias cruciales. *S. ameghini* exhibe la adición de filas incompletas de figuras periféricas redondeadas en sus regiones media y posterior (también *S. trouessarti*), un rasgo distintivo que contrasta con las filas adicionales siempre completas y poligonales de *Nopachtus*, *Panochthus* y *Propanochthus*. En la porción anterior, los osteodermos cercanos a la escotadura cefálica muestran una reducción notable de tamaño y carecen de figuras periféricas en el margen anterolateral. Si bien estos pequeños rasgos distintivos ya distinguen este taxón de los otros en un análisis detallado; la clave para desentrañar esta controversia radica en la morfología del tubo caudal. En *Nopachtus coagmentatus* (holotipo, MLP 16-122), las figuras laterales principales se modifican en grandes espinas, rasgo compartido con *Hoplophorus*, *Panochthus* y *Propanochthus*, pero ausente en *Stromaphorus*. Esta evidencia sugiere que la similitud ornamental en la coraza dorsal entre los géneros *Stromaphorus* y *Nopachtus* es una homoplasia o convergencia evolutiva, y no un indicativo de cercanía filogenética (ver Fernicola y Porpino, 2012; Núñez-Blasco et al., 2024a).

Una rasgo morfológico particularmente intrigante en la coraza dorsal de *Stromaphorus ameghini* reside en la presencia variable de bandas ordenadas o acanaladuras en la región posterior del caparazón. Este rasgo exhibe una acentuación diferencial entre los especímenes de la especie, lo cual es llamativo porque, a primera vista, no parece estar influenciado por factores ontogenéticos. Se observa tanto en individuos adultos como juveniles. Por un lado, especímenes como FMNH-P 14439 (adulto) y 14367 (juvenil) carecen de estas bandas, presentando una superficie más uniforme. En contraste, MLP 29-X-10-2 (adulto) y CCPCQ 03-DPA-Pv264 (juvenil a subadulto) muestran una clara presencia de estas acanaladuras. Esta coexistencia de dos morfotipos en diferentes estadios ontogenéticos dentro de la misma especie sugiere una posible discrepancia no relacionada con este desarrollo. La ausencia de una correlación clara con la ontogenia nos lleva a plantear la hipótesis de un potencial dimorfismo sexual. La variabilidad morfológica no ontogenética observada en la ornamentación de la coraza dorsal de *S. ameghini* representa un fenómeno que amerita una investigación exhaustiva, dado que podría proporcionar información crucial sobre la biología de la especie. No obstante, la confirmación de este tipo de hipótesis en el ámbito de la paleontología suele representar un desafío, debido a la escasez de información de este tipo normalmente preservada en el registro fósil.

El estudio de la armadura caudal de *S. ameghini* (Lámina XLII) revela particularidades morfológicas en sus anillos y tubo caudal. Los anillos caudales, compuestos por dos hileras de osteodermos, presentan una notable diferencia con *Eo. proximus*, ya que *S. ameghini* exhibe tres filas de figuras periféricas en su hilera proximal en contraste con las dos de *Eo. proximus*. El tubo caudal de *S. ameghini* (ver Láminas XLIII; XLIV) presenta una morfología casi semirectangular difiriendo de la morfología cónica de *Pseudoplohophorus* y *Plohophorus*, *Eosclerocalyptus* y *Neosclerocalyptus*, del aplanamiento dorsoventral de *Hoplophorus*, *Propanochthus*, *Panochthus* y *Eleutherocercus*, y del ápice en forma de maza de *D. clavicaudatus*. La ornamentación dorsal en roseta simple presenta figuras centrales lisas rodeadas por una única fila completa de figuras periféricas, que son más pequeñas que las observadas en *Plohophorus* y *Pseudoplohophorus*, a pesar de pertenecer todos a la tribu Plohophorini. El ápice, coronado por dos grandes figuras terminales lisas (T) que contactan en sus márgenes mediales, es más voluminoso que en *Cr. xibiensis*. La presencia de una figura posterior (P) redondeada entre las figuras T, similar a *Plohophorus* y *Pseudoplohophorus* (Castellanos 1940, Tomo I; Toriño y Perea 2018), aunque cabe destacar que otros géneros como *Eosclerocalyptus*, o aún más distantes filogenéticamente como *Eleutherocercus* también muestran una figura P. Un aspecto intrigante a destacar en *S. ameghini* es la variabilidad en el número de figuras laterales principales del tubo caudal, evidenciada por asimetrías incluso dentro de un mismo individuo (e.g., MLP-PV 29-X-10-1 con 4 figuras en un lado y 3 en el otro). Si bien en la mayoría de los casos la ornamentación del tubo

sigue patrones estables, esta asimetría bilateral advierte sobre la cautela en la interpretación de caracteres diagnósticos para este linaje.

7.2.4. *Glyptodontidium tuberifer* Cabrera 1944.

El cráneo y la mandíbula de esta especie no se conocen por el momento. Los únicos restos recuperados fueron 2 fragmentos de un mismo molariforme que forman parte del MCH-P 321. Si bien no se sabe concretamente que molariforme es, o acaso si pertenece al cráneo o a la mandíbula, estos fragmentos corresponden con un molariforme de pequeñas dimensiones.

Los fragmentos y osteodermos recuperados hasta el momento de *Gly. tuberifer*, si bien son algo fragmentarios, permiten conocer el patrón en roseta que presentan, el cual se asemeja más al de *G. munizi* y *G. jatunkhirkhi* que al de *G. reticulatus*. Entre los especímenes colectados durante nuestras campañas de campo, los materiales MCH-P 251 y MCH-P 321 (ver Lámina XLV:D y F) exhiben varios osteodermos aislados con marcadas particularidades. Estos muestran la superficie de la cara ventral cóncava, mientras que la cara dorsal se compone de dos mitades marcadamente diferentes: la mitad anterior presenta una figura central cuadrangular y ligeramente convexa, mientras que la otra mitad posterior carece de ornamentación, mostrando una superficie marcadamente irregular que recuerda el aspecto de los osículos dérmicos. Es plausible que esta área irregular estuviera parcialmente embebida en tejido, y que la región anterior del osteodermo adyacente se superpusiera a ella, coincidiendo con la porción ventral más cóncava. Esta configuración sugiere la capacidad de formar áreas móviles o semimóviles en la coraza rígida de los Glyptodontidae. Los osteodermos descritos muestran cierta similitud con el material figurado por Román-Carrión et al. (2022, fig. 3B). Croft et al. (2007) también afirman observar en la especie *Para. septentrionalis* una región compuesta por osteodermo móviles en la porción anterior de la coraza. Es posible que este tipo de osteodermos móviles sean relativamente frecuentes en taxones de rasgos plesiomórficos.

La porción posterior es la región mejor conocida ya que se encuentra representada por el fragmento recuperado hasta la fecha de mayores dimensiones, el ejemplar MLP-PV 29-X-8-3, que además es parte del holotipo de la especie. En este sector de la coraza se observan las figuras centrales convexas a diferencia de otros osteodermos aislados de esta especie pertenecientes a otras regiones de la coraza que presentan las figuras centrales lisas. La escotadura caudal muestra el borde compuesto por osteodermos modificados a tubérculos cónicos, de la misma forma que en los géneros *Glyptodon* y *Glyptotherium*. Cabe destacar, que en este sentido se diferencia notablemente de *An. mollohuancai* cuya escotadura caudal parece carecer de estos tubérculos, de acuerdo a lo postulado por Salas-Gismondi et al. (2023); por lo tanto *Gly. tuberifer* sería hasta este momento el Glyptodontinae más antiguo con esta característica, la cual es por otro lado, muy

común entre los Glyptodontinae del Cuaternario. Los osteodermos recuperados del ejemplar MCH-P 321 al que también pertenecen los 2 fragmentos de molariforme corresponden sin lugar a dudas con un individuo adulto. En base a las dimensiones del molariforme, sería posible que *Gly. tuberifer* sea un Glyptodontinae de talla media a pequeña, a diferencia de los géneros *Glyptodontidium* y *Glyptodon*. Sin embargo, será necesario hallar nuevos restos más completos para confirmar esta hipótesis.

La armadura caudal de la especie aquí tratada, es actualmente desconocida. Sin embargo, por analogía con otros Glyptodontinae (*Glyptodon*, *Glyptotherium* y *Boreostemma*), cabría esperar que cuando aparezca evidencia de la misma, se encuentre compuesta principalmente por anillos caudales y culmine en un tubérculo terminal de longitud variable. A pesar de que Cabrera (1944, p. 62) sinonimizó a "*Protoglyptodon* sp." (mencionado por Frenguelli, 1937, p. 425) con *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914), es plausible que Frenguelli no se refiriera a un Doedicurini, sino a la entidad paleobiológica posteriormente definida como *Glyptodontidium tuberifer* por Cabrera (1944). Frenguelli (1937, p. 425) alude a un fragmento de coraza y tubo caudal asignados a "*Protoglyptodon* sp.", sin especificar siglas de material ni adjuntar ilustraciones, lo que dificulta la identificación precisa de los especímenes. Sin embargo, en el mismo listado faunístico, Frenguelli (1937) menciona a "*Neuryurus solidus*" de Rovereto, lo que sugiere que podría estar refiriéndose a un gliptodonte diferente del linaje Doedicurini, posiblemente un Glyptodontinae. La denominación "*Protoglyptodon*", que etimológicamente implica un "*Glyptodon*" más antiguo, refuerza esta interpretación. No obstante, resulta peculiar que Frenguelli (1937, p. 425) haga referencia a "un tubo caudal", dado que los Glyptodontinae se caracterizan generalmente por carecer de un tubo caudal verdadero (ver Cuadrelli, 2020).

7.3. Sobre distribución estratigráfica

7.3.1. Valle de Santa Maria (VSM)

Todos los ejemplares referidos a *E. solidus* (CC-MUFCA 781, MACN 8334, 8335, 8336) proceden de las cercanías de la localidad de Andalhuala, en la cual aflora la Formación homónima datada entre los 3,4 Ma a algo más antiguo que 6,02 Ma, edad transicional entre el Messiniense y el Piacenciense (Mioceno Tardío a Plioceno Temprano).

Respecto a *Eo. proximus*, se han analizado fósiles procedentes de diferentes localidades, del sur de la localidad de Andalhuala (entre estos se encuentran los holotipos de *Eosclerophorus paulacoutoi* Castellanos, 1948c y *Neuryurus proximus* Moreno y Mercerat, 1891), de Loma Rica [entre las localidades de Entre Ríos y Andalhuala] y de la localidad de Entre Ríos (=Chiquimil). Muy seguramente todos fueron exhumados de Fm. Andalhuala de los niveles datados entre 3,4

Ma a algo más antiguo que 6,02 Ma, edad transicional entre el Messiniense y el Piacenciense (Mioceno Tardío a Plioceno Temprano).

Los materiales referidos a *S. ameghini* proceden de varias localidades, entre ellas el paraje de Loma Rica, entre las localidades de Entre Ríos y Andalhuala y otro de la localidad de Ampajango; ambos proceden posiblemente de los niveles datados entre 6,02-6,88 Ma de las Fms. Andalhuala y Chiquimil, y contando por tanto con una edad transicional entre el Messiniense y el Tortoniense (Mioceno Tardío). Otro material, exhumado de la localidad de Entre Ríos, proviene de la Formación Las Arcas, entre las dataciones 6,88-9,01 Ma, edad transicional entre el Messiniense y el Tortoniense (Mioceno Tardío). Por su parte el holotipo de *Plohophorus philippii* Moreno y Mercerat, 1891, junto con otros ejemplares proceden de la “Cresta norte de Loma Rica”, entre las localidades de Entre Ríos y Andalhuala; estratigráficamente de los niveles más basales de la Fm. Andalhuala o niveles superiores de la Fm. Chiquimil (6,02 Ma), edad Messiniense (Mioceno Tardío). Finalmente, el holotipo de *Neuryurus compressidens* Moreno y Mercerat, 1891; junto con otros ejemplares proceden de la localidad de Andalhuala, posiblemente de los niveles medio a inferiores de la Fm. Andalhuala, 4,85-6,02 Ma, entre el Messiniense y el Zancliense (Mioceno Tardío a Plioceno Temprano).

7.3.2. Cuenca Villavil-Quillay (CVQ)

7.3.2.1. Puerta de Corral Quemado y Corral Quemado (PCQ y CQ)

En este área se han localizado restos correspondientes a *E. solidus* en el tramo medio a superior de la Fm. Corral Quemado, con una edad menor a 3,66 Ma (Piacenziense, Plioceno Tardío). También se han localizado ejemplares en la Fm Andalhuala, un grupo localizados en el tramo medio a superior entre 3,66-5,64 Ma, edad Zancliense (Plioceno Temprano) y otro ejemplar del tramo medio datado en 5,64-6,3 Ma, edad Messiniense (Mioceno Tardío).

Los ejemplares referidos a *Eo. proximus* procedentes de la Fm. Corral Quemado y pertenecen todos al área de CQ, siendo esta formación la única aflorante en el lugar; son correspondientes a una edad inferior a los 3,66 Ma. Los ejemplares procedentes de la Fm Andalhuala se agrupan en varios intervalos. Los localizados en el tramo medio-superior, datados en 4,9-5,3 Ma, edad Zancliense (Plioceno Temprano); los procedentes del tramo medio de 5,3-5,64 Ma, edad transicional entre el Zancliense y Messiniense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano); y por último del tramo inferior datado como 6,3-6,9 Ma, edad Messiniense (Mioceno Tardío).

Los registros más modernos de *S. ameghini* en PCQ y CQ se corresponden con los niveles medio a superiores de la Fm. Corral Quemado, situados por encima de la toba de 3,66 Ma, y por tanto con una edad al menos Piacenziense (Plioceno Tardío). Por otro lado, aquellos procedentes de la

Fm. Andalhuala se agrupan fundamentalmente en dos intervalos temporales, de 4,4-4,9 Ma, edad Zancliense (Plioceno Temprano); y otro de 6,3-6,9 Ma, edad Messiniense (Mioceno Tardío).

Los restos de *Gly. tuberifer*, los cuales incluyen al holotipo de la especie, proceden del paraje “Quebrada de la Sepultura”. Cabrera (1944, p. 7) indica que el holotipo de esta especie MLP-PV 29-X-8-3) proviene de los niveles más inferiores de la secuencia aflorante en dicha quebrada que podrían corresponder a lo que Riggs y Patterson (1939) denominan en sus esquemas estratigráficos como “Chiquimil”. Sin embargo, basándonos en nuestras observaciones de campo interpretamos que posiblemente su procedencia corresponda con los niveles inferiores de la actual Fm. Andalhuala.

7.3.2.2. San Fernando (SFN y SFS)

Los especímenes de *E. solidus* de la Formación Corral Quemado proceden de los estratos por encima a 3,66 Ma, edad transicional entre el Zancliense y el Piacenziense (Plioceno Temprano a Superior). Los fósiles de la Fm. Andalhuala han sido registrados en los intervalos temporales 3,66-4,72 Ma, edad Zancliense (Plioceno Temprano); 4,72-4,79 Ma, edad Zancliense (Plioceno Temprano); 4,79-5,24 Ma, edad Zancliense (Plioceno Temprano) y 5,24-5,59 Ma, edad transicional Messiniense a Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano).

Los especímenes de *Eo. proximus* fueron localizados en los niveles de la Fm. Andalhuala situados entre las edades 3,66-4,72 Ma, edad Zancliense (Plioceno Temprano); 4,79-5,24 Ma, edad transicional Messiniense a Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano); 5,24-5,59 Ma, edad transicional Messiniense a Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano); 5,59-7,14 Ma, edad Messiniense (Mioceno Tardío). El ejemplar más antiguo de esta especie se corresponde con el MCH-P 666 que procede de la base del miembro el Jarillal de la Formación Chiquimil, entre 7,14-9,14 Ma, edad transicional entre el Messiniense y el Tortoniense (Mioceno Tardío).

Los ejemplares de *S. ameghini* procedentes de la Fm. Andalhuala han sido localizados en los niveles de los intervalos temporales 3,66-4,72 Ma, edad Zancliense (Plioceno Temprano); 4,72-4,79 Ma, edad Zancliense (Plioceno Temprano); 4,79-5,24 Ma, edad Zancliense (Plioceno Temprano) y 5,24-5,59 Ma, edad transicional entre el Messiniense y Zancliense (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano). Otros fósiles se localizaron en la base del miembro el Jarillal (facies lacustres) de la Formación Chiquimil, datados entre 7,14-9,14 Ma, edad transicional entre el Messiniense y el Tortoniense (Mioceno Tardío). El ejemplar más antiguo es el MCH-P 402 y procede del miembro el Áspero (Fm. Chiquimil), datado en 9,14 Ma, edad Tortoniense (Mioceno Tardío). Cabe destacar que no se han encontrado por el momento especímenes de *S. ameghini* en SF para el intervalo temporal definido entre los 5,59-7,14 Ma.

En SF la especie *Gly. tuberifer* únicamente ha sido registrada en la Fm. Andalhuala, en los niveles superiores datados entre 3,66-4,72 Ma y 4,72-4,79 Ma, edad Zanclean (Plioceno Temprano).

7.3.3. Distribución cronoestratigráfica

En base exclusiva a los datos certeros colectados en el análisis de distribución estratigráfica, se puede inferir que *E. solidus* presenta su primer registro en PCQ por debajo de la datación de 5,64 Ma y en SFN en 5,59 Ma, mientras que su último registro se sitúa en los niveles suprayacentes a la toba de 3,66 Ma en CQ. Por lo tanto se le estima un biocrón de ca. 3 Ma-5,59 Ma. *Eo. proximus* se registra por primera vez en entre los 7,14 Ma a 9,14 Ma en SFS, mientras que su último registro se sitúa por encima de la datación de 3,66 Ma en CQ y PCQ. Esto permite estimar un biocrón de 3 Ma-ca.8 Ma. En el caso de *S. ameghini*, su registro más antiguo corresponde con los niveles próximos (e incluso puede que algo más antiguos) a 9,14 Ma de SFS, mientras que su registro más reciente se emplaza en CQ en los niveles superiores a la datación de 3,66 Ma. De manera similar al caso anterior, se le estima un biocrón de 3- ca. 9,14 Ma. Por último, *Gly. tuberifer* es el más escaso en el registro sedimentario, por lo que los datos disponibles de su distribución son los más imprecisos. El registro posiblemente más antiguo de esta especie es el material empleado como holotipo (MLP-PV 29-X-8-3), el cual Cabrera (1944, p. 7) atribuye a aquellos niveles que Riggs y Patterson llamaban “Chiquimil”, sin embargo no existe certeza de una datación específica ni se han localizado por el momento los niveles concretos para corroborar que efectivamente se tratan de la Fm. Chiquimil. Por otro lado, el último registro de *Gly. tuberifer* se localiza por debajo de la datación de 3,66 Ma, con una presencia relativamente abundante respecto al total de la muestra para el intervalo 4,72-4,79 Ma en SFN.

Las estimaciones generales sitúan la duración media de las especies de mamíferos del Cenozoico medio-superior con los biocrones más extensos oscilando entre 2 a 4 Ma (Flynn et al., 1995; Prothero y Heaton, 1996; Vrba, 2000; Vrba y DeGusta, 2004; Croft et al., 2007; González-Ruiz, 2010; Prothero, 2014; Zurita et al., 2014, 2017; Toriño y Perea, 2018; Núñez-Blasco et al., 2022, entre otros). Más precisamente, Prothero (2014) en el marco de una de las revisiones más exhaustiva y completa de biocrones de distintos grupos realizada hasta la actualidad, obtuvo intervalos de especies que promedian para artiodáctilos (e.g. cérvidos, bóvidos, camélidos, etc.) entre 4,10-4,39 Ma; para perisodáctilos (e.g. caballos, rinocerontes, etc) de 3,14 a 3,31 Ma y para mamíferos carnívoros (incluyendo creodontos extintos) medias de 2,63 y 2,95 Ma. Los intervalos obtenidos para *Eo. proximus* y *S. ameghini* son similares a los estimados por Prothero (2014) para aquellos de mayor duración, representados por el grupo de los artiodáctilos. Por otro lado, Prevosti et al. (2025) encontraron un promedio general de 1,85 Ma en los biocrones de las faunas Chasicuenses y Chapadmalenses; sin embargo en este estudio algunos grupos como Cingulata, Perissodactyla, y Notoungulata, y dependiendo del método analítico también Sparassodonta;

mostraron los biocrones de extensión más amplia, en ocasiones próxima a los 5 Ma. En este contexto, los biocrones de los Glyptodontidae de CVQ y VSM presentan diferentes extensiones: en el caso de *E. solidus* cercano a los 2,5 Ma, y en los casos de *Eo. proximus* y *S. ameghini* aproximadamente de unos 5 Ma.

7.4. Paleobiogeografía y paleoambientes

El intervalo que enmarca las faunas en estudio de la presente tesis, se extiende desde el Mioceno Tardío hasta el Plioceno Tardío; caracterizándose por significativas variaciones ambientales a escalas tanto locales del NOA como globales (Latorre, et al., 1997; Zachos et al., 2001; Garralla, et al., 2012; Westerhold et al., 2020; Robledo et al., 2025). Estos cambios, impulsados por la evolución tectónica regional (particularmente la Orogenia Andina) y factores climáticos de índole global, condicionaron drásticamente la evolución tanto de la CVQ como del VSM y demás cuencas sedimentarias aledañas y, consecuentemente, de los ecosistemas instaurados en ellas (Latorre, et al., 1997; Mautino, 2010; Hynek et al., 2012; Georgieff et al., 2017; Anzótegui, et al., 2019; Armella y Bonini 2020; Westerhold et al., 2020; Baez y Crisafulli, 2021; García et al., 2024). Los eventos paleoambientales y tectónicos jugaron un papel fundamental en la historia y evolución de los taxones (Cerling et al., 1998; MacFadden et al., 1999; MacFadden 2005; Robledo, et al., 2023; Bonini et al., 2025), incluidos los gliptodontes, objeto de estudio de éste análisis.

En el sur de Sudamérica (aproximadamente entre los 21° a 48° S), donde los registros de gliptodontes neógenos son bastante frecuentes (Gaudin y Croft 2015; Zurita et al., 2016a), las revisiones de la diversidad del Mioceno Tardío (Tortonense, ca. 10–9 Ma; ver Prevosti et al., 2021; 2025) en el centro de Argentina revelan una diversidad de estos cingulados mucho más restringida de lo que se suponía, con la presencia de una sola especie, *Kelenkura castroi* (Barasoain et al., 2022a). La presencia de esta especie en el centro de Argentina representa la primera radiación extra-patagónica dentro de Hoplophorinae al inicio de la "Edad de las Planicies Australes", evento que tuvo lugar entre 10 y 3 Ma y que fue consecuencia directa del incremento en del pulso de aridez y enfriamiento detectado al final del Óptimo Climático del Mioceno (Zachos et al., 2001; Domingo et al., 2020; Westerhold et al., 2020; Candela et al., 2021). En este contexto, el esquema paleofitogeográfico propuesto por Barreda et al. (2007: fig. 2.2) para el centro y sur de Argentina en ese lapso muestra la existencia de la provincia Proto-Espinal/Estepa, caracterizada principalmente por la presencia de arbustos o árboles xerofíticos bajos y vegetación herbácea mayormente halófila en ambientes abiertos durante el Mioceno Tardío (ca. 10–8 Ma.). Esta composición florística es consistente con la progresiva aridificación y apertura de biomas, fenómenos que impulsaron un aumento en el consumo de plantas C4 por parte de diversos clados

de herbívoros y posiblemente la radiación de los gliptodontes (Domingo et al., 2020; Sanz-Pérez et al., 2024). Así, el subsiguiente período de diversificación de Hoplophorinae fue probablemente influenciado por el desarrollo progresivo de biomas abiertos (Zurita et al., 2016a; Domingo et al., 2020; Barasoain et al., 2022a).

El resultado de esta tesis ha demostrado que la diversidad de gliptodontes para el Neógeno tardío de VSM y CVQ está limitada a 4 géneros, tres de ellos incluidos dentro de los Hoplophorinae y uno en Glyptodontinae.

El origen de la tribu Doedicurini se estima en torno a los ca. 8,8 Ma, de acuerdo con la calibración del árbol filogenético obtenido en este estudio, al tiempo que la evidencia fósil sugiere que los Doedicurini experimentaron una diversificación significativa durante el Neógeno tardío (Mioceno más tardío-Plioceno). Este período se caracterizó por un notable incremento en la cantidad de restos y especies atribuidas a este grupo, así como por una amplia distribución latitudinal que se extendía desde aproximadamente los 16°30' S (La Paz, Bolivia) hasta ca. 38°58' S (Monte Hermoso, Argentina), abarcando las regiones NOA (Noroeste Argentino) y Pampeana en Argentina y Uruguay (Núñez-Blasco et al., 2021a, 2022, 2024c). Esta tribu se encuentra representada en el área de estudio por el género *Eleutherocercus*, cuya distribución paleobiogeográfica en Argentina se caracteriza por la presencia de la especie *E. antiquus* en la Región Pampeana durante el Zancliense-Piacenziense medio (ca. 5,33–2,53 Ma), y la presencia de *E. solidus* en el NOA durante el Messiniense medio-Piacenziense medio (ca. 5,9–3 Ma) (Zurita et al., 2014, 2016a; Núñez-Blasco et al., 2020, 2021a, c, 2022), representando por tanto la especie con registros más antiguos de éste género en Argentina.

Por otro lado, la distribución paleobiogeográfica del género *Eosclerocalyptus* se ha circunscrito, hasta el momento al Neógeno terminal de Argentina. Su presencia se ha documentado en las provincias de Santiago del Estero, Tucumán, Catamarca, La Rioja, Jujuy, y Buenos Aires. (Ameghino, 1888; Cabrera, 1939, 1944; Zurita y Aramayo, 2007; Zurita, 2007a; Quiñones, 2020). Actualmente el género comprende tres especies: *Eo. lineatus* (Ameghino 1888); *Eo. tapinocephalus* (Cabrera 1939) y *Eo. proximus*, siendo esta última objeto de estudio en la presente tesis.

La especie *Eo. lineatus* proviene de la transición entre el Mioceno Tardío y el Plioceno Temprano (Montehermosense) de la localidad de Monte Hermoso, a 60 km de Bahía Blanca (Ameghino, 1889, p. 810). Por otro lado, *Eo. tapinocephalus* (Cabrera 1939, p. 7) procede del Mioceno Tardío (Huayqueriense) de la “Laguna de los Paraguayos” (= Laguna La Paraguaya) en Adolfo Alsina, provincia de Buenos Aires. Tanto la localidad de Monte Hermoso como la de Adolfo Alsina, han sido históricamente dos emplazamientos de referencia en el ámbito de la paleontología.

El origen y la distribución del género *Eosclerocalyptus* es una cuestión que, si bien ha sido objeto de revisión a partir de nuevos hallazgos en esta tesis; sigue siendo controversial. Previamente se postulaba que *Eo. tapinocephalus* constituye el primer representante del género, situando su origen en el Huayqueriense de Buenos Aires (6,9-8,4 Ma) (ver Zurita, 2007a; Zurita y Aramayo, 2007). Sin embargo, los resultados obtenidos en esta tesis (ver capítulo 4 y 7.3.4 del presente capítulo) señalan la presencia de fósiles de *Eo. proximus* en los niveles estratigráficos datados entre 7,14 a 9,14 Ma del FOCP (ubicado en el sector sureste de San Fernando Sur, provincia de Catamarca). El espécimen MCH-P 666, recuperado de la base de la unidad litoestratigráfica “El Jarillal” (miembro superior de la Fm Chiquimil); representa el fósil más antiguo de *Eo. proximus* reportado hasta la fecha. Estos nuevos hallazgos podrían dar lugar a la relocalización del origen del linaje al NOA.

Por otro lado, se ha considerado tradicionalmente a *Eo. lineatus* como el último representante del género *Eosclerocalyptus*, con un biocrón estimado entre 3,9 a 6,8 Ma. (Zurita y Tomasini, 2006; Zurita y Aramayo, 2007). No obstante, en el marco de esta tesis se han observado varios especímenes (MLP-PV 29-X-8-5; 31-XI-12-21; 31-XI-12-19; 31-XI-12-13) que, según la información de procedencia geográfica aportada por su colector en Cabrera (1944), podrían provenir de niveles sedimentarios posteriores a la toba datada por Latorre et al. (1997) en 3,66 Ma en CQ-PCQ. De confirmarse la presencia de restos de *Eo. proximus* en la Fm. Corral Quemado, se demostraría la permanencia de ésta especie en el NOA a edades posteriores a las del biocrón estimado para *Eo. lineatus* en Buenos Aires. Esto implicaría la reubicación del último relictos del género *Eosclerocalyptus* al NOA catamarqueño. Estas observaciones presentan una nueva perspectiva sobre la distribución cronológica y la historia paleobiogeográfica de éste género. Sin embargo, es necesario realizar más prospecciones en dichas localidades para coleccionar más evidencia y corroborar fehacientemente la nueva propuesta.

El género *Eosclerocalyptus* representa un taxón endémico de Argentina, comprendiendo principalmente tres especies parcialmente sincrónicas en el Neógeno tardío, cada una con una distribución geográfica particular. *Eo. proximus* se restringe fundamentalmente al NOA, con registros en las provincias de Santiago del Estero, Tucumán, Catamarca y La Rioja (Cabrera, 1944; Zurita y Aramayo, 2006; Zurita 2007b), abarcando una extensión geográfica mayor que las especies de Buenos Aires. En contraste, *Eo. lineatus* y *Eo. tapinocephalus*, se localizan en la RP (Ameghino, 1888, 1889; Cabrera, 1939; Zurita, 2007a; Zurita y Tomassini 2006).

En cuanto a los Plohophorini registrados en Argentina, *Stromaphorus ameghini*, *S. trouessarti*, *Cranithlastus xibiensis* Arias, Alonso y Malanca, 1978 y *Plohophorus figuratus* coexistieron durante el Mioceno tardío-Plioceno bajo diferentes condiciones paleoambientales (Arias et al., 1978; Robledo et al., 2023; Núñez-Blasco et al., 2024a). *S. trouessarti* y *Pl. figuratus* se

restringieron geográficamente a la provincia Proto-Espinal/Estepa, mientras que la distribución de *S. ameghini* y *Cr. xibiensis* coincide con la provincia Neotropical, la cual, según Barreda et al. (2007), se caracterizaba por una vegetación similar a la actual Provincia Chaqueña (bosques xerofíticos, asociados con palmares, sabanas, arbustos halófitos-estepas y comunidades hidrofíticas ligadas a cursos de agua). Por otro lado, *Pl. avellaneda* ha sido reportado para el Plioceno Superior (Piazenciense) de Buenos Aires; constituyendo el Plohophorini más moderno del Neógeno.

En un contexto más local, el primer registro de *S. ameghini* en la CVQ y el NOA está representado por el MCH-P 364, que fue exhumado de sedimentos lacustres de la Formación Chiquimil (Núñez-Blasco et al., 2024a). Estos sedimentos lacustres están considerados como cambios laterales de facies de la sección superior del Miembro El Áspero en transición al Miembro El Jarillal, aflorando en el FOCP, San Fernando, Catamarca (Moyano 2003; Muruaga et al., 2003; Armella y Bonini 2020; Robledo et al., 2025). El lacolito andesítico intrusivo definido como el Miembro El Áspero en la localidad de Villavil fue datado en $9,14 \pm 0,09$ Ma (Sasso 1997), y las facies lacustres en el FOCP han sido interpretadas como parte del represamiento de un evento volcánico de edad similar producto de la actividad volcánica del Complejo Farallón Negro (ver Bossi et al., 1999; Moyano 2003; Georgieff et al., 2017; Robledo et al., 2025). Si bien en el género *Stromaphorus* se observan nuevamente dos representantes; *S. ameghini* en el NOA y *S. trouessarti* para la Región Pampeana (RP); cabe destacar que los registros de Plohophorini en el NOA son más antiguos que los del otro sector. Según la evidencia disponible, no hay registros de Plohophorini en la RP hasta el lapso Zanclicense inferior (Montehermosense), que comienza alrededor de 4,3 Ma (ver Prevosti et al., 2021). La mayor diversidad de Plohophorini en el NOA ocurre durante el lapso Messiniense a Zanclicense, coincidiendo nuevamente con la expansión de pastizales dominados por C4 en el sur de Sudamérica (Hynek et al., 2012; Domingo et al., 2020).

Finalmente, y como único representante de Glyptodontinae para la CVQ, la especie *Glyptodontidium tuberifer* ocupa una posición paleobiogeográfica significativa, ya que ha sido tradicionalmente considerado como el registro más antiguo de esta subfamilia en la parte austral de América del Sur, marcando potencialmente la llegada de este linaje a latitudes más altas tras su origen septentrional (Cuadrelli et al., 2019). Esta interpretación situaría la dispersión hacia el sur de los Glyptodontinae coincidiendo con eventos paleoambientales como la denominada "Edad de las Planicies Australes" (Cuadrelli et al., 2020).

Los resultados obtenidos a partir de diversos análisis realizados en el marco de esta tesis revelan un patrón recurrente de distribución para varios géneros de Glyptodontidae durante el Mioceno Tardío y el Plioceno. Específicamente, hasta la fecha, se ha detectado este patrón en los géneros *Eleutherocercus*, *Eosclerocalyptus*, *Stromaphorus* y *Nopachtus* Ameghino, 1888. Este fenómeno

se caracteriza por la presencia de especies alopátricas dentro de un mismo género, con una especie restringida al NOA (provincia Neotropical *sensu* Barreda et al., 2007) y otra a la Región Pampeana (provincia Proto-Espinal/Estepa *sensu* Barreda et al., 2007) de Argentina (ver Núñez-Blasco et al., 2024a).

El género *Eleutherocercus* con las especies *E. antiquus* (Zancleano-Piacenziense medio; ca. 5,33–2,53 Ma) de la RP de Argentina, y *E. solidus* (Messiniense medio-Piacenziense medio; ca. 5,9–3 Ma) del NOA (ver Zurita et al., 2014, 2016a; Núñez-Blasco et al., 2020, 2021c, 2022). *Eosclerocalyptus* con *Eo. proximus*, restringida al NOA (Provincia de Catamarca; Zurita 2007a, b), y *Eo. tapinocephalus* y *Eo. lineatus*, en la Región Pampeana (Zurita y Tomassini 2006). *Stromaphorus* con *S. ameghini* en el NOA, y *S. trouessarti* en la RP (ver Zamorano et al., 2011; Núñez-Blasco et al., 2024a). Así mismo, el mismo fenómeno se aprecia también en el género *Nopachtus*, con *No. coagmentatus* (Ameghino, 1888) en el NOA, concretamente en las provincias de Catamarca y Córdoba (ver Zamorano et al., 2017), y *No. cabrerai* (Zamorano, Scillato-Yané, Gonzalez-Ruiz y Zurita, 2011) en la RP (ver Zamorano et al., 2011).

Resulta fundamental señalar en este punto que este fenómeno no se limita exclusivamente a Glyptodontidae, sino que han sido reportadas distribuciones similares en el NOA y la Región Pampeana para diferentes grupos: Hegetotheriidae (Notoungulata) con el género *Tremacyllus* Ameghino, 1891: especies *T. incipiens* Rovereto, 1914 y *T. impressus* (Ameghino, 1888) (ver Armella et al., 2022). Dentro de Cingulata se observa en el caso de Tolypeutinae (Chlamyphoridae) con los géneros *Vetelia* Ameghino, 1891: especies *V. perforata* Scillato-Yané, 1977 y *V. gandhii* Esteban y Nasif, 1996; y Euphractinae con el género *Chasicotatus* Scillato-Yané, 1979: especies *Ch. ameghinoi* Scillato-Yané, 1979 y *Ch. peiranoi* Esteban y Nasif, 1996 (ver Barasoain et al., 2022b; Brandoni et al., 2023; Ruiz-Ramoni et al., 2023 y Barasoain 2024).

Los análisis revelan un patrón recurrente de segregación geográfica en taxones estrechamente relacionados en diferentes grupos, que se manifiesta en la presencia de especies alopátricas dentro de un mismo género, con una distribución disyunta en el que unas especies son endémicas del NOA y otras de la Región Pampeana. Esta distribución sugiere un proceso de vicarianza poblacional y especiación alopátrica donde barreras geográficas (ríos, cadenas montañosas, variaciones en la vegetación u otras diferencias paleoecológicas) interrumpieron el flujo génico entre poblaciones ancestrales (ver Morrone y Escalante, 2009).

La formación de estas barreras pudo estar ligada a la intensa actividad tectónica y a los cambios climáticos y ambientales acaecidos durante el Neógeno tardío en Sudamérica. El NOA experimentó una serie de levantamientos tectónicos que resultaron en la elevación de la cadena montañosa de las Sierras Pampeanas Noroccidentales y Aconquija (Bossi et al., 2001; Georgieff et al., 2017), lo que probablemente desarrolló una barrera física para la distribución de los

diferentes grupos de animales. Además, en este período se registra uno de los cambios ambientales más importantes en el NOA, en el que las plantas con vía fotosintética C4 se volvieron dominantes (Latorre et al., 1997; Hynek et al., 2012; Sanz-Pérez et al., 2024), quizás en respuesta a la disminución gradual de las temperaturas globales desde el Mioceno Tardío hasta el Plioceno Temprano (6 Ma; Prevosti y Forasiepi 2018). Adicionalmente, el levantamiento andino actuó como barrera para los vientos húmedos provenientes del Océano Atlántico (Starck y Anzótegui, 2001), contribuyendo a un clima más templado en el NOA durante este periodo, con otra evidencia paleontológica (incluida evidencia paleobotánica) que sugiere condiciones más cálidas y una marcada estacionalidad (Anzótegui et al., 2017; Candela et al., 2021); reflejando la implicación de los eventos geológicos, climáticos y ambientales del Neógeno tardío en la modelación y diversificación de la megafauna sudamericana.

7.5. Sobre tafonomía y ontogenia

La ontogenia y la tafonomía, si bien son disciplinas distintas, a menudo convergen en su capacidad para generar caracteres que no son representativos de los rasgos adultos de una especie, y pueden inducir a la interpretación errónea de caracteres diagnósticos (ver, entre otros, Zurita et al., 2011a; Tomassini et al., 2023). Adicionalmente, los restos de individuos juveniles suelen ser intrínsecamente más susceptibles a la alteración tafonómica que los de los adultos, debido a su menor grado de desarrollo. Esta confluencia de factores ha generado históricamente confusiones en el panorama taxonómico de los gliptodontes, siendo un ejemplo paradigmático el caso de *Lomaphorus corallinus* Rovereto, 1914.

Esta especie fue originalmente establecida a partir del material MACN-Pv 8331, y posteriormente se le refirieron numerosos especímenes adicionales [CC-MUFCA 440, 496, 585, 625, 649, 652; 29-X-10-11; 29-X-10-42; 39-IV-25-6; 39-IV-25-13] (ver Cabrera 1944, Castellanos, 1948b). No obstante, una reevaluación en esta tesis de los citados restos bajo la perspectiva actual de la investigación paleontológica, que enfatiza la consideración de las alteraciones tafonómicas y la variabilidad intraespecífica, ha llevado a una reinterpretación. Aquí, estos materiales son considerados como restos tafonómicamente alterados de individuos juveniles de *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891). Este ejemplo ilustra la importancia crítica de integrar enfoques ontogenéticos y tafonómicos en la sistemática para evitar la proliferación de taxones inválidos basados en características no representativas del adulto o producto de una alteración post-producción del resto biogénico.

7.5.1. Tafonomía

Alteraciones generadas por agentes físicos

Respecto a la meteorización

La meteorización constituye un proceso fundamental de alteración de los elementos óseos, inherente a la etapa bioestratinómica. Este fenómeno implica la desintegración y eliminación de componentes microscópicos, tanto orgánicos como inorgánicos del hueso, actuando tanto en la superficie como una vez incorporado al suelo (Behrensmeyer, 1978). Tradicionalmente, la meteorización se ha asociado con las fluctuaciones de temperatura y humedad. Sin embargo, investigaciones posteriores han identificado a la radiación ultravioleta solar como un agente contributivo significativo (Brain, 1981; Bromage, 1984; Tuross et al., 1989). Resulta crucial obrar con cautela al establecer una relación directa entre el grado de meteorización y el tiempo de exposición pre-enterramiento, ya que diversos factores ambientales, como la exposición diferencial a la luz solar (ej., restos en sombra vs. sol) o las variaciones climáticas locales, pueden generar distintos grados de meteorización en restos expuestos por el mismo lapso de tiempo (Behrensmeyer, 1978; Andrews y Armour-Chelu, 1998). En la presente investigación, la evaluación de la meteorización en los fósiles se realizó empleando el método de Behrensmeyer (1978).

Un aspecto a destacar es la coexistencia de diferentes grados de meteorización en restos estrechamente asociados. Por ejemplo, en la Formación Andalhuala en SFN, se han localizado osteodermos de *E. solidus* que van de un estadio 1-2 (MCH-P 385) a un estadio 4 (MCH-P 172), lo que podría estar indicando un ambiente con muchas fluctuaciones, tal vez ambientales. Similarmente, en MLP-PV 29-X-10-2, procedente del sur-oeste de la localidad de San Fernando, la coraza dorsal presenta un estadio 3, mientras que elementos adyacentes como la pelvis y anillos caudales muestran estadios 0-1 con sedimento original. Esta heterogeneidad plantea dudas sobre la historia tafonómica de las asociaciones que sin duda requerirían un análisis más detallado en el futuro. Sin embargo, con la información disponible a partir de estas observaciones, se pueden hipotetizar varias explicaciones preliminares: (1) Microambientes de depósito diferenciales: la variabilidad podría ser el resultado de condiciones microambientales locales (e.g., exposición solar, protección por vegetación) que afectaron de manera distinta a los restos antes del enterramiento, incluso si el tiempo de exposición total fue similar (Behrensmeyer, 1978; Andrews y Armour-Chelu, 1998); (2) Enterramiento diferencial: la disparidad en la meteorización, como en el caso de MLP-PV 29-X-10-2, podría indicar un enterramiento no simultáneo o parcial de los elementos esqueléticos. Es decir, algunas partes podrían haber sido cubiertas más rápidamente que otras, limitando su exposición a los agentes de meteorización; (3) Alteraciones post-depósito no relacionadas con meteorización superficial: el caso de MLP-PV 29-X-10-21 es particularmente singular: la porción proximal del tubo caudal muestra forámenes agrandados y pérdida de

ornamentación, mientras la porción media conserva su bajo grado de meteorización y ornamentación original. Esto sugiere un proceso de alteración localizado, tal vez algún tipo de corrosión química, que va más allá de la meteorización superficial por exposición.

La presencia de agrietamiento en mosaico (estadio 1) en MCH-P 390 (Fm Andalhuala de SFN), un indicador de etapas tempranas de meteorización, en contraste con especímenes de alto grado (estadio 4) en MCH-P 394 en la misma formación e intervalo (5,24-5,59 Ma., transición entre el Messiniense al Zancliense), subraya la complejidad del análisis de este factor y la necesidad de análisis en mayor profundidad al respecto. En definitiva, la meteorización, aunque fundamental para entender la etapa bioestratigráfica, requiere una interpretación matizada, considerando que diversos factores pueden generar una amplia gama de alteraciones en un mismo contexto geológico y ambiental.

Respecto a la abrasión

La abrasión se define como el proceso de desgaste por fricción que conlleva la pérdida de material de la superficie de un elemento, causado por el impacto físico de partículas sedimentarias (Fernández-López, 2000). Este fenómeno puede manifestarse tanto en ambientes terrestres como acuáticos.

Diversos agentes son capaces de generar abrasión en los restos óseos. Entre los agentes biológicos se destaca el pisoteo animal (Brain, 1967). Por otro lado, los agentes físicos abióticos incluyen la acción eólica (Shipman y Rose, 1988) y el transporte fluvial (Lyman, 1994; Fernández-Jalvo y Andrews, 2003). Sin embargo, es importante señalar que cada agente causante imprime características distintivas en el patrón de abrasión. La necrocinesis fluvial, por ejemplo, tiende a producir abrasión en toda la superficie del resto. En contraste, la abrasión generada por la acción eólica se restringe exclusivamente a las partes expuestas del elemento óseo que son impactadas por los agentes detríticos transportados por el viento (Brain, 1967; Lyman, 1994).

Entre la abrasión observada en los fósiles estudiados, destaca la marcada abrasión (grado 2) en los bordes de fractura llegando incluso a mostrar un aspecto redondeado en varios especímenes, como el cráneo de MACN 4853 procedente del Valle del Cajón y los restos MCH-P 28 de la Fm Andalhuala de SFS. Esta observación en varios ejemplares plantea varias hipótesis: (1) posible transporte post-fracturación: la prevalencia de bordes redondeados (grado 2 de abrasión) indica que las fracturas ocurrieron antes del evento abrasivo, tal vez durante transporte y que la energía de este proceso fue suficiente para redondear los bordes, pero no para causar una destrucción severa; tal vez pueden estar indicando indicios de reelaboración; (2) Abrasión diferencial y microambientes: se observa cierta disparidad en la abrasión de elementos de un mismo individuo, como en MLP-PV 29-X-10-24 de PCQ, en el que las vértebras cervicales carecen de abrasión,

mientras que los osteodermos muestran un grado 1-2. Esto podría indicar un enterramiento más rápido o protección para ciertas partes, o diferencias en la resistencia intrínseca de los elementos óseos.

Por otro lado también cabe destacar que mientras algunos especímenes, como los osteodermos de FMNH-P 14475 procedente de la Fm Andalhuala (nivel 20 de Stahlecker) de PCQ, muestran intensa abrasión (grados 2-3) con pérdida de detalles anatómicos, sugiriendo un transporte fluvial energético (Lyman, 1994; Fernandez-Jalvo y Andrews, 2003), otros como el fémur FMNH-P 14405 (de niveles inferiores de la Fm Andalhuala, nivel 17 de Stahlecker en PCQ) carecen de indicios de abrasión, indicando tal vez un ambiente de depósito de menor energía. Esta heterogeneidad subraya que las condiciones de transporte y enterramiento no fueron uniformes a lo largo del tiempo de depósito de la Fm Andalhuala, con posibles variaciones ambientales, seguramente relacionadas con la dinámica y evolución fluvial.

Respecto a la fracturación

La interpretación de las fracturas en los restos fósiles es fundamental para comprender los procesos tafonómicos post-producción biogénica. Tradicionalmente, se distingue entre fracturas formadas en la etapa bioestratinómica y aquellas generadas durante la fosildiagénesis.

Las fracturas espirales y longitudinales se asocian típicamente con la etapa bioestratinómica (Myers et al., 1980; Haynes, 1983; Villa y Mahieu, 1991; Galobart, 2003, pero ver Villa y Mahieu, 1991 para otra propuesta). Estas fracturas se producen cuando el hueso se encuentra en un estado fresco o seco, es decir, antes de su fosilización. Diversos agentes han sido señalados en la literatura como responsables de este tipo de alteración, incluyendo el pisoteo animal, la actividad de carnívoros, e incluso la intervención humana en contextos más recientes (Myers et al., 1980; Haynes, 1983; Lyman, 1994).

Por otro lado, las fracturas perpendiculares o transversales son características de la etapa fosildiagenética (Villa y Mahieu, 1991; Galobart, 2003). Su formación se atribuye generalmente a procesos abióticos post-enterramiento, como la compactación por presión litostática e incluso derivados de esfuerzos tectónicos como acción de fallas y diaclasas (Domingo-Martínez, 2009). Esta interpretación se fundamenta en que tales fracturas se desarrollan en ángulos rectos respecto a la orientación predominante de las fibras de colágeno del hueso; para que esto ocurra el hueso debe haber perdido sus propiedades orgánicas originales y haber adquirido nuevas propiedades mecánicas derivadas de la mineralización durante la fosilización (Alcalá, 1994; Alcalá y Martín Escorza, 1998). Adicionalmente, las superficies de las fracturas producidas en hueso ya fosilizado presentan una morfología distintiva: suelen ser lisas, con configuraciones rectas, columnares o

escalonadas (Alcalá y Martín Escorza, 1998; Kos, 2003; Pesquero, 2006; Domingo-Martínez, 2009).

Las fracturas post-fosilización son prevalentes en el total de la muestra de fósiles analizada en esta tesis. Se observan mayoritariamente fracturas caracterizadas por superficies rectas, escalonadas o columnares, como se observa en especímenes como MACN 4853 y FMNH-P 14345. La observación de fracturas que cortan el sedimento de relleno en FMNH-P 14345 refuerza esta interpretación. Sin embargo, otros especímenes como PVL 3252 presenta fracturas con superficies aserradas y redondeadas. Esto podría indicar que la fracturación se produjo previamente a la fosilización, ya bien sea en hueso fresco o parcialmente seco, donde las propiedades mecánicas difieren de un hueso completamente fosilizado. El ligero redondeamiento de los bordes de fractura en MLP-PV 31-XI-12-19, aún cubiertos por matriz, es otra curiosidad que sugiere una posible abrasión o alteración superficial previa al proceso de enterramiento del resto.

Respecto a compactación y deformación por carga

Un mismo evento de compresión por carga, a pesar de aplicar la misma fuerza, dirección de esfuerzo y magnitud, no afecta de la misma manera a los elementos óseos en función de si su estado de partida es fresco, seco, húmedo o fósil, puesto que la modificación resultante del evento compresivo será relativa a la resistencia mecánica que cada estado posee (Domingo-Martínez, 2009). Analizando las respuestas de cada uno de estos estados primordiales a diferentes esfuerzos compresivos, Johnson (1985) demostró que el hueso fresco, caracterizado por su contenido de humedad, colágeno y presencia de médula ósea, exhibe un comportamiento mecánico dúctil, confiriéndole la capacidad de resistir elevadas cargas y deformaciones plásticas antes de fracturarse. De acuerdo con Lyman (1994), los huesos húmedos también presentan un comportamiento próximo al de los frescos, pudiendo soportar cierto grado de deformación sin fracturarse. En contraposición, el hueso seco manifiesta un comportamiento frágil, fracturándose al aplicar un mínimo esfuerzo. La similitud en las respuestas observadas entre el hueso fresco y húmedo sugiere una influencia significativa de la hidratación en las respuestas mecánicas de los componentes óseos durante su fosilización.

Por otro lado, es importante considerar que Shipman (1981) propuso que la tasa de sedimentación también ejerce un control significativo sobre la integridad estructural de los restos óseos enterrados. Una tasa de sedimentación alta, que produce un enterramiento rápido, induce también compresión mecánica en poco tiempo, generando fracturas en el tejido óseo debido al incremento abrupto de la carga litostática. En contraste, una tasa de sedimentación más baja (que no nula) induce la compactación gradual del sedimento circundante, resultando en última instancia en la

deformación plástica del hueso, caracterizada por la alteración de su morfología y dimensiones anatómicas originales sin la formación necesaria de fracturas. La importancia de la consideración de este tipo de deformación dúctil radica en su potencial para simular y distorsionar rasgos anatómicos originales, lo que puede llevar a interpretaciones erróneas al caracterizar los rasgos intrínsecos de las diferentes especies en análisis taxonómicos y filogenéticos. Los efectos de este fenómeno se ven especialmente magnificados en huesos frescos o hidratados, donde la plasticidad del material óseo es mayor.

En la muestra analizada se han observado deformación fundamentalmente de 2 tipos: de tipo dúctil posiblemente producida de manera gradual y en huesos que aún preservaran parte de su colágeno original y deformación de tipo frágil, producida posiblemente por un evento de deformación rápido y en huesos secos o ya litificados. La deformación dúctil en especímenes como FMNH-P 14446 es consistente con una compactación gradual del sedimento (Shipman, 1981), más probable en huesos frescos o hidratados (Johnson, 1985). La deformación en cizalla a 45° en PVL 375 y FMNH-P 14501 podría señalar la dirección de los esfuerzos, aunque sería necesario conocer la posición original del resto dentro del sedimento. Por el contrario, la deformación frágil observada en el tubo caudal de FMNH-P 14437 sugiere un enterramiento y compactación rápidas (Shipman, 1981), concordando en cierta forma con su bajo grado de meteorización. El caso del material FMNH-P 14501 es particularmente enigmático, ya que parece haber sufrido dos episodios compresivos: uno inicial que causó comportamiento frágil, y un segundo evento de deformación dúctil. Su mayor grado de meteorización (estado 3) indica un tiempo de exposición previo al enterramiento. La interconexión entre deformación y fracturación, como en MLP-PV 31-XI-12-19 donde la deformación dúctil precedió un segundo episodio de fracturación, subraya la complejidad de la historia tafonómica de algunos de los restos.

Alteraciones generadas por agentes químicos

Respecto al encostramiento mineral

La impregnación mineral en especímenes fósiles es un fenómeno ubicuo en el registro paleontológico, directamente atribuible a los procesos diagenéticos que ocurren en la fase fosildiagenética (Montalvo, 2004; López-González et al., 2006; Pfretzschner y Tütken, 2011; Fernández-Jalvo y Andrews 2016). La caracterización precisa de la naturaleza y composición de estos minerales, a menudo de escala micrométrica, requiere técnicas analíticas químico-mineralógicas especializadas (Domingo-Martínez, 2009). Dado que tales análisis escapan al alcance de la presente tesis, la documentación se ha limitado a la presencia o ausencia macroscópica y a descripciones cualitativas de la coloración y patrón (generalizada, dispersa o aislada).

El examen de los materiales de gliptodontes de la CVQ revela una variedad notable en los patrones y tipos de impregnación mineral, lo que sugiere la acción de diferentes fluidos diagenéticos y/o condiciones geoquímicas post-deposicionales. El ejemplar MACN 4853 presenta encostramiento mineral gris oscuro en una parte y impregnación generalizada gris con corrosión en otra. Esta heterogeneidad plantea la posibilidad de que haya habido diferencias en la composición ósea o microambientes de fosilización. El tubo caudal FMNH-P 14437 muestra una combinación de impregnación y encostramiento mineral generalizado junto con corrosión que eliminó en gran medida la ornamentación original. Esto sugiere un ambiente post-deposicional con una posible actividad diagenética acusada. La presencia de pirolusita (asociación mineral en este caso de color negro hábito dendrítico, compuesta por MnO_2) en MACN 16516 y MLP-PV 29-X-10-24 puede estar indicando condiciones geoquímicas oxidantes y un pH moderadamente elevado (Echarri et al., 2001; Rodríguez-Díaz et al., 2005), siendo difícil concretar el momento de desarrollo de pirolusita en el fósil, desde estadios tempranos de la fosilización a prácticamente la actualidad. Por otro lado, la impregnación pardo-rojiza en la coraza dorsal y el tubo caudal de algunos ejemplares como en FMNH-P 14501, asociada además a corrosión, es particularmente significativa e interesante de abordar en análisis futuros. La distribución de fósiles con impregnación y corrosión en diversas formaciones y rangos temporales (como en las Formaciones Andalhuala y Corral Quemado, de más de 6,02 Ma a menos de 3,66 Ma) sugiere que estas condiciones diagenéticas fueron recurrentes en el área. Esta vasta diversidad de patrones y minerales de impregnación, junto con su asociación recurrente con la corrosión química, sugiere una historia diagenética compleja y de múltiples variables en la CVQ. La variabilidad entre los especímenes, incluso dentro de la misma formación o localidad, plantea la posibilidad de que microambientes geoquímicos específicos durante el enterramiento, o incluso diferencias en la composición o porosidad original del hueso, influyeron en la naturaleza y extensión de la mineralización. La comprensión de estos procesos tafonómicos nuevamente resulta esencial para evitar interpretaciones erróneas de las características morfológicas, especialmente cuando la impregnación y la corrosión alteran rasgos diagnósticos o patrones ornamentales. Futuros estudios que combinen análisis mineralógicos de alta resolución con estudios tafonómicos detallados podrían desentrañar las condiciones paleoambientales precisas que se instauraron en la CVQ durante el proceso de fosilización de estos gliptodontes

Respecto a la corrosión química

La corrosión química en fósiles implica la pérdida de tejido óseo por ataque químico, alterando la estructura, composición y densidad del resto (Chaplin, 1971; Marín-Monfort, 2000, 2015). Se manifiesta con distintos aspectos como surcos, porosidad, descamaciones, exfoliaciones o perforaciones (Bromage, 1984; Andrews, 1990; Johnson et al., 1997; Fernandez-Jalvo, et al., 2002), pudiendo destruir en mayor o menor medida el hueso compacto dependiendo de la

intensidad y duración de la reacción química (Cáceres, 2002; Marín-Monfort, 2015). Su interpretación es compleja, ya que los agentes causantes pueden ser muy distintos, desde agentes orgánicos (e.g. bacterias, hongos, digestión animal) o inorgánicos (e.g. ácidos del suelo e incluso reactivos de laboratorio durante los procesos sulégicos y tréficos). Algunos procesos de corrosión comienzan en la descomposición de las partes blandas y pueden continuar hasta afectar el hueso (Marín-Monfort, 2015).

Para el análisis de la corrosión observable en cada fósil y la estimación de su grado de afección, se ha aplicado la clasificación propuesta por Marín-Monfort (2000), que describe desde una corrosión ausente a una corrosión profunda con la exposición del material esponjoso del interior del hueso. Se ha detectado corrosión química superficial en los especímenes MLP-PV 16-138, holotipo de *Neuryurus compressidens* Moreno y Mercerat, 1891 (sinonimizado a *S. ameghini*); FMNH-P 14345; 14405; 14437; 14475; MCH-P 28, MLP-PV 29-X-8-4 y 29-X-10-9. A su vez, se ha detectado corrosión química profunda en los especímenes MACN 2893, holotipo de *Eleutherocercus tucumanus* Castellanos, 1927 (sinonimizado a *E. solidus*), MLP-PV 16-129 y FMNH-P 14446. Los fósiles con presencia de corrosión química representan una proporción muy baja del total de la muestra analizada (menos de un 1%).

La corrosión profunda elimina los patrones ornamentales originales, un claro ejemplo es el tubo caudal MACN 2893. Esto plantea la posibilidad de que una comprensión original inadecuada de estas alteraciones post-mortem que llevó a la propuesta de especies ficticias basadas en rasgos tafonómicos y no en caracteres diagnósticos válidos taxonómicamente (Núñez-Blasco et al., 2023). Por otro lado, cabe destacar que se ha observado variabilidad en la intensidad de la corrosión, incluso dentro de un mismo espécimen, como el tubo caudal FMNH-P 14522 de *Eo. proximus*, que muestra desde corrosión superficial a profunda con pérdida total de ornamentación en el ápice. Esto sugiere una posible heterogeneidad en la estructura ósea, un ataque químico localizado, o bien diferentes microambientes diagenéticos. La presencia de especímenes afectados por corrosión química se ha observado en diversas localidades, tanto en la CVQ como en el VSM, en todas las formaciones estratigráficas y en distintos rangos temporales (más de 6,02 Ma a menos de 3,66 Ma), lo que sugiere que las condiciones que favorecen la corrosión pudieron ser recurrentes y no restringidas a un único evento o ambiente. La presencia de corrosión profunda, que afecta la morfología original y la ornamentación, como en MACN 2893 y FMNH-P 14522, subrayan la necesidad de una evaluación rigurosa previa para distinguir rasgos anatómicos originales de modificaciones post-producción y asegurar la validez taxonómica de las entidades paleobiológicas descritas.

Alteraciones generadas por agentes biológicos

Respecto a las marcas de raíces de plantas

Las marcas de raíces de plantas en restos óseos son interpretadas como un tipo de corrosión de origen biológico, y constituyen modificaciones que pueden manifestarse tanto en la etapa bioestratinómica como en la fosildiagenética (Domingo-Martínez, 2009). Este proceso se produce cuando las raíces, al absorber del suelo aguas cargadas de minerales esenciales (principalmente fósforo, y en menor medida zinc, manganeso y calcio), degradan componentes orgánicos e inorgánicos, afectando hueso con el que quedan en contacto (Sánchez et al., 1997), mediante la secreción de ácidos por los pelos radicales (Behrensmeyer, 1978 y Johnson, 1985). Por otro lado, las complejas interacciones simbióticas entre raíces, hongos y bacterias, si bien fundamentales para el ciclo del nitrógeno y su incorporación al suelo (Ferrari y Wall, 2004; García, 2011; Duchén y Torres, 2021; entre otros) también inducen alteraciones químicas y un aumento de la porosidad en el hueso, incrementando su susceptibilidad a la degradación (Morlan, 1980; Grayson, 1988; Ricklefs, 1993; Fernández-Jalvo, et al., 2002). Si bien las marcas de raíces no son indicadores cronológicos fiables, dada la incertidumbre sobre el tiempo requerido para su impronta o la corrosión diferencial entre grupos vegetales (Lyman, 1994) sí suponen valiosos indicadores paleoambientales. Su presencia en un resto fósil sugiere que, en algún momento de su historia de fosilización, estuvo cubierto por vegetación (Domingo-Martínez, 2009), infiriendo un posible período de estabilidad ambiental y su posible asociación con el desarrollo de un suelo, independientemente de su preservación posterior como paleosuelo (Barberena y Guichon, 2004; Bonomo y Massigoge, 2004; Tófaló y Morras, 2009).

En el total de los fósiles analizados no se han encontrado muchos ejemplares con marcas de raíces de plantas; sin embargo, varios sí han sido localizados habiendo sido afectados con mayor o menor intensidad. Cabe destacar que curiosamente la mayoría proceden de la Formación Andalhuala de las cercanías de la localidad de PCQ, pero correspondiendo a diferentes intervalos temporales. El cráneo FMNH-P 14437 de la Fm. Andalhuala de PCQ (4,9 a 5,3 Ma) presenta marcas de grado medio. Sus fémures exhiben deformación por carga vertical frágil y una curiosa característica en el fémur izquierdo: un surco de ca. 30 mm que cruza desde el tercer trocánter (ausente en este punto) hasta la base de la cabeza femoral, con canales menores sinuosos y de coloración oscura en su interior (ver Lámina VI:D). Se hipotetiza que este surco principal corresponde al cuerpo de una raíz, y los canales menores a raíces secundarias, sugiriendo una interacción post-mortem particularmente invasiva de la vegetación instaurada en este área con el hueso. Un cráneo muy completo de *E. solidus* (FMNH-P 14475) de la misma localidad (5,64-6,3 Ma.) también muestra marcas de raíces de grado bajo, al igual que un fragmento de costilla y, en mayor grado, la región fracturada distal del húmero y la cabeza femoral. Finalmente los cráneos MACN 4853 del Valle del Cajón y MLP-PV 29-X-10-24 y FMNH-P 14501 y el tubérculo aislado

de *Gly. tuberifer* MLP-PV 29-X-10-81, todos de PCQ, también muestran marcas de raíces de grado bajo, pero se desconoce su procedencia estratigráfica.

La concentración de estos fenómenos en la Formación Andalhuala, especialmente en PCQ, a pesar de cubrir diferentes lapsos temporales, sugiere que las condiciones ambientales propicias para el desarrollo de la actividad radicular (estabilidad del suelo, humedad) fueron recurrentes en esta área a lo largo de su historia deposicional. Estos registros, además de su valor paleoambiental, plantean la cuestión de cómo estas marcas pueden influir en la interpretación de los caracteres morfológicos, especialmente en fragmentos muy alterados. La presente evaluación tafonómica revela un amplio espectro de alteraciones, desde la meteorización superficial hasta complejas deformaciones estructurales y procesos de diagénesis, que han afectado los especímenes de Glyptodontidae aquí analizados. Reconocer y cuantificar estas alteraciones resulta fundamental para evitar la sobreinterpretación de caracteres morfológicos y para asegurar la validez de las hipótesis taxonómicas.

7.5.2. Ontogenia

La investigación ontogenética en mamíferos fósiles representa un desafío inherente, particularmente en taxones caracterizados por un registro fósil incompleto. En el caso de los Glyptodontidae, la desproporción entre la abundancia de especímenes adultos y la escasez de restos juveniles ha obstaculizado en gran medida el estudio detallado de su desarrollo. No obstante, a pesar de estas limitaciones inherentes al registro, una serie de publicaciones precedentes han cimentado las bases para el análisis ontogenético de este clado. Destacan las investigaciones de Luna et al. (2018), quienes mediante análisis histológicos de osteodermos juveniles, proporcionaron aportes fundamentales para la elucidación de la evolución de los tejidos óseos a lo largo de la ontogenia. Asimismo, los trabajos de Luna y Kaprovickas (2011) y Zurita et al. (2009b; 2011a, 2016a y 2017) han sido cruciales para la definición cualitativa de caracteres diagnósticos asociados a las fases tempranas del desarrollo de los Glyptodontidae, empleando para ello análisis descriptivos y comparativos.

En el marco de la presente tesis, hasta el momento no se han localizado restos asignables a individuos juveniles de *E. solidus* ni de *Gly. tuberifer*. La escasez de material juvenil dificulta en muchos casos la comprensión de la variabilidad ontogenética en estos grupos. En contraste, sí se han identificado especímenes juveniles de *S. ameghini* y *Eo. proximus*, lo que permite una comprensión más completa de sus distintas fases de desarrollo ontogenético. Adicionalmente, se han analizado otros individuos juveniles indeterminados cuya asignación a formas adultas específicas ha sido inviable debido a su estadio ontogenético extremadamente temprano. Este es el caso de *Urotherium simile* Castellanos, 1948a, del cual solo se ha referido su holotipo (CC-MUFCA 727) y material muy fragmentario (CC-MUFCA 593) proveniente de su publicación

original (Castellanos, 1948a), imposibilitando una correlación fiable con taxones adultos conocidos.

La clasificación ontogenética propuesta por Zurita et al. (2011a) ha demostrado ser una herramienta de considerable valor en la diferenciación preliminar entre los estadios juveniles y adultos de los gliptodontes. Sin embargo, se observa que su estructura dicotómica, al limitarse a dos categorías (juvenil temprano y juvenil tardío), podría presentar limitaciones para la consecución de análisis ontogenéticos más detallados, especialmente en lo que concierne a la caracterización precisa de los especímenes juveniles. En este sentido, sería recomendable que futuras investigaciones profundicen en el ámbito de la caracterización ontogenética detallada de Glyptodontidae, a medida que nueva evidencia fósil se encuentre disponible, lo que permitiría refinar nuestra comprensión del desarrollo ontogenético completo en esta familia y sus posibles variables dependiendo de cada linaje. En el caso de esta tesis la mayoría de los ejemplares analizados, tanto correspondientes a *Eo. proximus* como a *S. ameghini*, han sido clasificados como "juveniles tardíos", con excepción de aquellos referidos a *Urotherium simile* Castellanos, 1948a. Si bien la creación de una clasificación más precisa para cada especie es un proyecto ambicioso, que requiere un gran número de ejemplares completos y con determinaciones taxonómicas claras para cada categoría ontogenética, se considera un objetivo valioso para futuros estudios.

Eo. proximus

El estudio comparativo de los especímenes juveniles y subadultos (ver Láminas XXII; XXIII) en contraste con los adultos de *Eosclerocalyptus proximus* revela importantes cambios morfológicos determinados por la ontogenia. Todos los ejemplares presentan los caracteres determinados por Zurita et al (2011a) como propios de un estadio juvenil tardío.

El juvenil CC-MUFCA 609 presenta figuras centrales cóncavas y un fémur con aplanamiento anteroposterior y fracturas longitudinales debido a deformación por carga.

El juvenil CC-MUFCA 676 (holotipo de *Eosclerophorus paulacoutoi*) destaca por presentar figuras centrales y periféricas cóncavas, suturas epifisarias marcadas en el fémur, y una menor expansión de la tuberosidad deltoidea en el húmero. La pobre suturación de los osteodermos del tubo caudal y sus figuras ventrales lisas y punteadas cerca del ápice son también indicativos de un estadio juvenil; estas observaciones concuerdan con la propuesta sinonímica de Zurita 2007a, b, que sitúa a *Eo. paulacoutoi* como sinónimo de *Eo. proximus*. El espécimen MACN 5013 exhibe figuras centrales y periféricas cóncavas, y una curiosa textura superficial fibrosa zonada de origen tafonómico incierto, con evidencia de fracturación tanto pre-entierro como post-litificación. Similarmente, MACN 16531 muestra figuras centrales cóncavas y una definición deficiente de figuras periféricas en algunas áreas, también atribuida a factores tafonómicos. El ejemplar MCH-

P 388 es notable por su tamaño reducido (20% menor que osteodermos de regiones homólogas de adultos), figuras centrales cóncavas y sobreelevadas, osteodermos pobremente suturados, y forámenes grandes en las intersecciones de las figuras. Además, todos sus elementos óseos presentan una sutil textura fibrosa superficial (a diferencia del tejido compacto de los adultos y las figuras centrales de los anillos caudales muestran "surcos" ausentes en los adultos; rasgo que podría considerarse un nuevo carácter juvenil. Los especímenes MCH-P 396 y 399 confirman la presencia de estos "surcos" y forámenes grandes en juveniles, descartando su origen tafonómico. Finalmente, el holotipo MACN-Pv 8331 de *Lomaphorus corallinus* presenta figuras centrales cóncavas y una textura fibrosa radial, con figuras periféricas que coinciden con la definición de *Eo. proximus*. Su coincidencia tanto morfológica como métrica con otros juveniles de *Eo. proximus* (especialmente con el MCH-P 388; ver capítulo 10, tabla 11) sugiere que *L. corallinus* debe considerarse también como un sinónimo de esta especie, representando un individuo juvenil (juvenil tardío de acuerdo a la clasificación de Zurita et al (2011a). La recurrencia de figuras centrales cóncavas y patrones específicos en las figuras periféricas, sumada a las complejas alteraciones tafonómicas, subraya la importancia de la ontogenia en la taxonomía de los gliptodontes.

S. ameghini

El análisis de los materiales asignados a *S. ameghini*, particularmente de la coraza dorsal a través de la comparación de medidas de cuatro especímenes representativos (ver Láminas XXXIX a XLI), dos adultos: MLP 29-X-10-2 y FMNH-P 14439 (ver Láminas XXXVII; XXXVIII) y dos juveniles: CCPCQ 03-DPA-Pv264 y FMNH-P 14367 (ver Láminas XXXIX; XL), ha permitido obtener gran cantidad de información ontogenética de esta especie. El ejemplar FMNH-P 14439 destaca por ser el más completo y mejor conservado, sirviendo en este análisis comparativo como referencia del adulto de ésta especie. Las medidas de contorno sagital máximo (CSM) confirman una clara discrepancia de tamaño entre los adultos y juveniles en tanto que FMNH-P 14439 es la coraza de mayores dimensiones, seguida por MLP 29-X-10-2 (9.65% menor), CCPCQ 03-DPA-Pv264 (16% menor que FMNH-P 14439), y finalmente FMNH-P 14367 (49.77% menor que FMNH-P 14439, aunque su CSM parcial sugiere que la diferencia real podría ser menor), ver Lámina XXXVIII.

Las medidas verticales de la coraza (DA, AMC, DM, DP; ver Capítulo 2, figura 9), no resultaron fiables para inferir discrepancias ontogenéticas debido a la fragmentación de los especímenes, aunque sí fueron de gran utilidad para evaluar el grado de conservación. Dada la significativa discrepancia morfológica entre individuos juveniles y adultos observada en otros grupos, como el género *Glyptodon* (ver Lydekker, 1895; Lámina I y II), no se consideró prudente realizar inferencias de este valor en los juveniles. No obstante, este enfoque sí se aplicó al individuo adulto

incompleto (MLP 29-X-10-2), comparando las discrepancias de área con el espécimen adulto completo (FMNH-P 14439). Mediante la medición de ambas áreas en vistas laterales, se infiere que la coraza MLP 29-X-10-2 conserva el 33% de su superficie total. Adicionalmente, el análisis de las medidas de los diámetros transverso anterior (DA), medio (DM) y posterior (DP) sugiere que la región anterior de la coraza MLP 29-X-10-2 fue la más afectada por la pérdida de superficie.

Si bien establecer subcategorías ontogenéticas formales para el estadio juvenil en las distintas especies de Glyptodontidae aún es un desafío, las diferencias dimensionales observadas sugieren que CCPCQ 03-DPA-Pv264 se encuentra en un estadio juvenil más avanzado que FMNH-P 14367. Esta hipótesis se extrae de la menor discrepancia de CCPCQ 03-DPA-Pv264 con las medidas de los adultos, siendo tan solo un 16% menor que el FMNH-P 14439 y un 7,14% menor que el MLP 29-X-10-2; mientras que el FMNH-P 14367 se lleva un 49,77% con el FMNH-P 14439 y un 44,41% con el MLP 29-X-10-2.

El estudio de los especímenes juveniles revela rasgos morfológicos distintivos. La presencia de depresiones en las figuras centrales de la coraza, observada en juveniles de *S. ameghini* (CCPCQ 03-DPA-Pv264, FMNH-P 14367) es un carácter que se ha documentado previamente en juveniles de otros Glyptodontidae, como en los géneros *Glyptodon* (ver Zurita et al., 2009a, 2011a; Luna y Krapovicas, 2011); *Plohophorus* (ver Zurita et al., 2017) y *Eosclerocalyptus* (ver Zurita 2007a; Zurita et al., 2016a). Esto sugiere que dichas depresiones podrían deberse a variaciones microestructurales de los osteodermos durante las fases tempranas del desarrollo, que culminan en una consolidación interna característica de la fase adulta, donde las depresiones ya no son visibles (Luna et al., 2018; Núñez-Blasco et al., 2021c). Este carácter cobraría una singular relevancia taxonómica, dado que podría ser un atributo presente en juveniles de grupos filogenéticamente distantes de gliptodontes, lo que tendría implicaciones en la revaluación de especies definidas a partir de material juvenil.

En los anillos caudales, si bien la configuración de dos hileras es compartida con los adultos, los juveniles (CCPCQ 03-DPA-Pv264) muestran menos filas de figuras periféricas (1 o 2 vs. 3 o 4 en adultos) entre la figura central y el borde de articulación, y una fila lateral compartida, a diferencia de las dos filas en adultos. Además, las figuras periféricas son proporcionalmente más estrechas transversalmente, y las figuras centrales a menudo contactan directamente en vistas ventral y lateral, un rasgo ausente en adultos donde están completamente rodeadas por figuras periféricas.

Tafonómicamente, la coraza CCPCQ 03-DPA-Pv264 exhibe una deformación vertical dúctil significativa, con colapso central dorsal. Sin embargo, la preservación del relleno sedimentario interno con impresiones de osteodermos faltantes es curiosa, indicando que la fractura ocurrió

post-enterramiento y cementación. Por su parte, el holotipo de *Peiranoa bullifera* Castellanos, 1946 (CC-MUFCA 673), consistente en fragmentos de coraza y un tubo caudal, presenta figuras centrales abultadas con una "orla" fibrosa o lisa. Las medidas de sus osteodermos son virtualmente idénticas a las del juvenil CCPCQ 03-DPA-Pv264 (ver tabla 20 del Capítulo 10), y la morfología de su tubo caudal coincide con el carácter "b" del estadio juvenil tardío de Zurita et al. (2011a). Esto sugiere que *Pe. bullifera* es en realidad un individuo juvenil o subadulto temprano de *S. ameghini*, cuyas figuras centrales podrían estar tafonómicamente alteradas, creando el aspecto de "orla". El espécimen FMNH-P 14367, siendo un 40% menor que los adultos, muestra concavidades en las figuras centrales posteriores y una menor complejidad en las filas de figuras periféricas, confirmando su estatus juvenil y añadiendo evidencia a la variabilidad ontogenética de la ornamentación. Los restos de MCH-P 569 y PVL 3239, también juveniles, presentan superficies punteadas, suturas abiertas y una textura fibrosa en el tubo caudal, con figuras apicales singulares en PVL 3239 no observadas en adultos, lo que refuerza la presencia de marcadores ontogenéticos específicos y subraya la importancia de considerar la ontogenia al establecer relaciones filogenéticas en los gliptodontes.

7.6. Sobre filogenia

El análisis filogenético de Glyptodontidae, basado en dos árboles más parsimoniosos (MPT) de similar topología y métricas de soporte (L=184,019 pasos, CI=0,821, RI=0,921), revela una organización interna robusta. Varias sinapomorfías son dignas de analizar por su relevancia e interés en la interpretación de los resultados obtenidos.

Un aspecto interesante a destacar es la posición de *Para. septentrionalis* como taxón hermano del resto de Glyptodontidae. Esta ubicación basal se apoya en características plesiomórficas, siendo una de las más significativas el ángulo mandibular mayor o igual a 90°, que contrasta con el ángulo más cerrado (>90°) en el resto del clado. Esta divergencia en la morfología mandibular sugiere una potencial evolución temprana y compleja de la masticación. Esta particularidad mandibular podría ser un estado ancestral previo a la "telescopación craneal", un proceso de acortamiento y densificación del cráneo observado en gliptodontes más derivados (Fariña y Vizcaino, 2001; Tambusso y Fariña, 2015). Se hipotetiza que, a medida que el cráneo se telescopó, un ángulo mandibular más cerrado pudo haberse desarrollado para optimizar la fuerza de mordida o facilitar la integración del cráneo con la armadura defensiva. Esto indica que la telescopación fue un proceso evolutivo gradual, no repentino, que comenzó con estas configuraciones mandibulares plesiomórficas.

Dentro de Hoplophorinae, la politomía basal entre *Palaehoplophorus meridionalis* y *Palaehoplophoroides rothi* y *K. castroi* en el árbol de consenso refleja la pobre caracterización de las dos primeras especies. La resolución de esta politomía es vital para comprender la organización basal de Hoplophorinae y requerirá en un futuro el hallazgo de nuevos materiales fósiles. *K. castroi* se confirma como taxón hermano de los gliptodontes neógenos tardíos y cuaternarios, coincidiendo los resultados obtenidos con la propuesta de Barasoain et al. (2022a).

Por su parte, Doedicurini es un clado extremadamente robusto, que se sitúa como grupo hermano de Neosclerocalyptini + Hoplophorini. Sus múltiples sinapomorfías craneales, de coraza y de armadura caudal, como la sección transversal distal del tubo caudal dorsoventralmente aplanada, sugieren una especialización adaptativa especialmente acusada que lo hizo diferenciarse notablemente de los demás clados (Núñez-Blasco et al., 2021a, 2022, 2023, 2024c).

La relación de grupo hermano entre Neosclerocalyptini y Hoplophorini (*sensu stricto*) se basa en la adquisición de neumatización rostral y la presencia de más de una fila de figuras periféricas en el escudo cefálico, alcanzando su máxima expresión en el género *Panochthus*. Neosclerocalyptini destaca por la osificación de los cartílagos nasales, un rasgo intrigante que se hipotetiza como una adaptación a climas fríos y áridos (Zurita et al., 2007, 2009c, ; Soibelzon et al., 2008; pero ver Fernicola y Porpino, 2012 para otra interpretación).

Cabe añadir como novedad en el análisis realizado las observaciones detalladas del escudete cefálico en Glyptodontidae, que revelan una notable diversidad morfológica, clasificable fundamentalmente en dos morfotipos (*sensu lato*), A y B, cuyas características plantean interrogantes fascinantes sobre la evolución de esta estructura. El Morfotipo A, caracterizado por osteodermos lisos y poligonales con forámenes marginales y, en ocasiones, tubérculos centrales, se presenta en especies como *Eu. petesatus* [MACN A 4758; MPEF Pv-1383] y *Eo. proximus* [CC-MUFCA 703; MLP-PV 29-X-10-24]. La presencia de cuatro osteodermos en la región homóloga a la "figura A" en *Eu. petesatus*, junto con las líneas de sutura aún visibles en la figura A de *Eosclerocalyptus*, *Stromaphorus* y *Pseudoplohophorus*, que dividen cuatro sectores, es particularmente intrigante. La coincidencia de cuatro tubérculos en la región central de esta "figura A" refuerza la hipótesis de que esta estructura representa la fusión de cuatro osteodermos pretéritos que aún permanecen individualizados en *Eu. petesatus*. Esta posible fusión temprana de elementos dérmicos sugiere un mecanismo de consolidación craneal que pudo haber tenido implicaciones biomecánicas o defensivas, quizás aumentando la rigidez de la bóveda craneal en estas formas basales. La variabilidad en la expresión de los tubérculos centrales, que en algunos casos parecen haber suavizado sus formas, contrasta dramáticamente con el hiperdesarrollo de los tubérculos centrales en especímenes como MNHN-BOL-V006480 de Quebrada Honda (Bolivia). Este ejemplar exhibe cuatro regiones delimitadas por suturas prominentes y tubérculos masivos

que ocupan casi la totalidad de cada cuadrante (https://www.youtube.com/watch?v=QGx_0zj-OHc). Esta excepcional morfología plantea la hipótesis de un posible caso de exaptación; ya que lo que originalmente pudieron ser ornamentaciones sutiles, pudieron adquirir en el caso de estos nuevos morfotipos una nueva función o una significancia evolutiva amplificada en ciertas líneas, posiblemente relacionada con exhibición intraespecífica o una defensa especializada, transformándose de meros tubérculos a estructuras prominentes con un rol aún por dilucidar.

El Morfotipo B, por su parte, se distingue por un mayor número de osteodermos y una característica ornamentación en roseta, evidente en especies como *Pro. australis* [YMP PU 15212] y *N. paskoensis* [AGM 002]. La morfología de los escudetes cefálicos en *G. munizi* [GCF 10] y *G. reticulatus* [MCA 2015] sugiere una posible derivación del Morfotipo B. La hipótesis aquí es que sus ancestros pudieron haber presentado un escudete similar al de *B. acostae* [CAL-896], con una posterior pérdida de las figuras periféricas. Esta simplificación morfológica en *Glyptodon* podría reflejar una tendencia evolutiva hacia una armadura cefálica más homogénea o una reducción de la complejidad ornamental.

Un aspecto particularmente intrigante es la imposibilidad de vincular los escudetes cefálicos de la tribu Doedicurini a cualquiera de los morfotipos propuestos hasta el momento. Las especies conocidas, *D. clavicaudatus* [MACN 2762] y *E. solidus* [MCH-P 327], carecen completamente de ornamentación, y la morfología de sus osteodermos parece altamente derivada. Esta singularidad plantea la pregunta de si los Doedicurini representan una trayectoria evolutiva completamente divergente en la morfología del escudete cefálico, o si simplemente carecemos de un registro fósil lo suficientemente completo para identificar sus estados plesiomórficos. La historia evolutiva del tubo caudal de *E. solidus* [MLP-PV 29-X-10-21], donde la clara presencia de ornamentación en roseta simple ha sido fundamental para caracterizar formas basales de Doedicurini, ofrece una pista prometedora. Esto sugiere la hipótesis de que futuros descubrimientos de escudetes de otras especies de doedicurinos podrían revelar rasgos plesiomórficos que establezcan conexiones con otros grupos, similar a lo ocurrido con el tubo caudal. La elucidación de la morfología ancestral del escudete cefálico en Doedicurini es crucial para comprender la radiación evolutiva de esta enigmática tribu y su relación con otros Glyptodontidae.

Sobre sinapomorfias ambiguas

El análisis filogenético de los gliptodontes, si bien ha revelado clados con soportes robustos, también ha puesto de manifiesto la presencia de varias sinapomorfias ambiguas. Estas ambigüedades son particularmente interesantes, ya que pueden indicar homoplasias (convergencias o reversiones evolutivas) o reflejar la compleja interconexión de caracteres en grupos con alta especialización morfológica, como es el caso de las corazas dorsales. Su estudio

es crucial para refinar las hipótesis filogenéticas y comprender la evolución adaptativa de Glyptodontidae.

Un aspecto notable son las sinapomorfías ambiguas compartidas entre ciertos Doedicurini y Panochthini, dos linajes de gliptodontes bastante derivados y de gran talla. Por ejemplo, el perfil dorsal del cráneo en vista lateral, donde el hueso nasal es paralelo al frontal [sinapomorfía ambigua 16:0], se observa tanto en el género *Eleutherocercus* como en *Panochthus*. De manera similar, la expansión transversal del paladar de forma similar en ambos márgenes [sinapomorfía 24:2] es compartida por Doedicurini y *P. tuberculatus*. La máxima convexidad de la coraza dorsal en vista lateral, localizada en la región anterior [sinapomorfía ambigua 51:0], es un rasgo presente en los géneros *Doedicurus* y *Panochthus*. Esta recurrencia de una convexidad anterior en dos grupos de gliptodontes de gran tamaño es altamente sugestiva de una convergencia evolutiva, posiblemente relacionada con el reparto de cargas de la masa corporal (reequilibrio del centro de masas) o la optimización de la protección de las regiones anteriores del cuerpo. El contorno transversal dorsoventralmente aplanado del tercio distal del tubo caudal [sinapomorfía ambigua 80:1], compartido por las tribus Doedicurini y Hoplophorini (*sensu stricto*), también podría representar una convergencia adaptativa a la locomoción o a la función de la cola como elemento defensivo. La reaparición de esta morfología en linajes distintos sugiere presiones selectivas similares que favorecieron esta particular configuración.

Las ambigüedades sinapomórficas no se restringen a estos clados principales. La sinapomorfía ambigua [24:1], relacionada con la expansión transversal diferencial del paladar (margen posterior más expandido que el anterior), es compartida por *Pro. australis* y el género *Pseudoplohophorus*. Esto plantea la posibilidad de que esta configuración palatal haya evolucionado independientemente o se haya perdido y vuelto a adquirir durante la historia evolutiva. La sinapomorfía ambigua [27:0] que describe el comienzo evidente de la trilobulación en el Mf1, es compartida por *Glyptodon* y *Panochthus*.

La tribu Plohophorini y el género *Eosclerocalyptus* comparten la sinapomorfía ambigua [29:0], referente a la morfología circular del Mf1 y un diámetro anteroposterior del Mf1 menor al 50% del diámetro anteroposterior del Mf2. Esto es particularmente interesante ya que *Eosclerocalyptus* se posiciona fuera de Plohophorini en el cladograma principal, indicando que este rasgo dental podría ser un carácter plesiomórfico ancestral en estos linajes o, alternativamente, una convergencia posiblemente relacionada con adaptaciones similares ante una dieta similar. El hecho de que sea frecuente encontrar en el registro paleontológico especies de ambos linajes coexistiendo en los mismos ecosistemas (e.g. CVQ y VSM la presencia conjunta de *S. ameghini* y *Eo. proximus*), parece apoyar la segunda propuesta.

En relación con el escudete cefálico, las sinapomorfías ambiguas [36:1] (escudete cefálico con osteodermos con figuras periféricas) y [38:1] (presencia de 1 a 3 filas de figuras periféricas rodeando la figura central) se observan en *Propalaehoplophorus*, *Cochlops* y el clado (Neosclerocalyptini + Hoplophorini). La excepción de *Panochthus tuberculatus* con más de 3 filas en el escudete cefálico en [38:1] enfatiza la complejidad y el alto grado de variación en la ornamentación de esta estructura, lo que hace difícil discernir si estas similitudes son el resultado de ancestría compartida o de múltiples eventos de adquisición independiente.

Finalmente, la sinapomorfía ambigua entre *Pl. avellaneda* y la tribu Hoplophorini (excluyendo *Hoplophorus*), relativa a la ornamentación en roseta con 8 a 15 figuras periféricas en la primera fila de osteodermos posteriores de la coraza dorsal, y la sinapomorfía ambigua [85:3] entre *Pl. avellaneda* y *Ho. euphractus* (ornamentación en roseta simple en la porción proximal dorsal del tubo caudal con figuras periféricas propias de cada figura central), así como la sinapomorfía ambigua [98:0] compartida por *Plophorus* y el grupo (*Propanochthus* + *Panochthus*) (ornamentación de la región próximo-ventral del tubo caudal con numerosas figuras accesorias), resaltan la intrincada evolución de los patrones ornamentales tanto de la coraza dorsal, como de la armadura caudal. Estas ambigüedades subrayan que, si bien el estudio de los patrones de ornamentación ha constituido históricamente y sigue constituyendo en la actualidad recurso diagnóstico fundamental en gliptodontes, su morfología es susceptible a fuertes presiones adaptativas que pueden generar múltiples homoplasias, de difícil detección sin la realización de un análisis en profundidad; lo que exige cautela y la necesidad de integración de evidencia de otros elementos anatómicos para obtener reconstrucciones filogenéticas de mayor solidez.

8. CONCLUSIONES

En la CVQ y VSM han sido reconocidas cuatro entidades paleobiológicas reales, *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914), *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891), *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889) y *Glyptodontidium tuberifer* Cabrera 1944. La revisión de propuestas sinonímicas previas confirma que *Eleutherocercus tucumanus* Castellanos, 1927 es un sinónimo junior de *E. solidus*. A su vez, *Eosclerocalyptus planus* (Rovereto, 1914), *Eosclerocalyptus lilloi* C. Ameghino, 1919 y *Eosclerophorus paulacoutoi* Castellanos, 1948 son sinónimos de *Eo. proximus*. Por otro lado se establece la sinonimia entre los géneros *Stromaphorus* Castellanos 1925 y *Phlyctaenopyga* Cabrera 1944 con validez y disponibilidad para *Stromaphorus* por principio de prioridad, con la especie tipo para el género *Plohophorus philippii* Moreno y Mercerat, 1891. Asimismo se considera la especie *Stromaphorus compressidens* (Moreno y Mercerat, 1891) como sinónimo de *Phlyctaenopyga ameghini* (Ameghino, 1889), proponiéndose la combinación *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889) con holotipo MLP-PV 16-101.

Por otro lado, en esta tesis doctoral se presentan tres nuevas propuestas:

En primer lugar la consideración de *Peiranoa bullifera* Castellanos 1946 como nombre también sinónimo de *S. ameghini*, considerando que la figura central abultada rodeada de una orla periférica de superficie punteada presente en el material tipo de *Pe. bullifera* (CC-MUFCA 673) se trata en realidad de osteodermos de la región posterior de la coraza de un *S. ameghini* con las figuras periféricas circundantes alteradas tafonómicamente. En segundo lugar, *Lomaphorus corallinus* Rovereto, 1914 se ha relacionado con un individuo juvenil de *Eo. proximus*, el cual también presenta la superficie de los osteodermos (especialmente la región de las figuras periféricas) alterada tafonómicamente. Si bien aún se desconoce el/los agentes tafonómicos causantes, esta alteración se ha observado también con el mismo grado e intensidad en otros individuos juveniles referidos si

n lugar a dudas a *Eo. proximus*. Finalmente, *Urotherium simile* Castellanos 1948a está fundamentada en un individuo en un estadio ontogenético muy temprano, en lugar de en atributos intrínsecos de una especie distinta. Se recomienda, por tanto, su clasificación como *incertae sedis* hasta que aparezca nueva evidencia que permita definir las características de un adulto o asociarla con los individuos juveniles de estadios más tempranos de otras especies.

En síntesis, la evidencia obtenida desde un punto de vista taxonómico contrasta con la diversidad que tradicionalmente se había interpretado para este área, confirmando la primera hipótesis planteada para la realización de ésta tesis (ver sección 1.6., A).

En un marco paleobiogeográfico, la distribución de especies alopátricas dentro de un mismo género, observada en los casos de *Eleutherocercus* (*E. solidus* vs. *E. antiquus*), *Eosclerocalyptus* (*Eo. proximus* vs. *Eo. tapinocephalus*/*Eo. lineatus*), *Stromaphorus* (*S. ameghini* vs. *S. trouessarti*) y *Nopachtus* (*No. coagmentatus* vs. *No. cabrerai*), sugiere un proceso de vicarianza poblacional y especiación alopátrica, posiblemente como consecuencia de la aparición de barreras geográficas y cambios climáticos/ambientales durante el Neógeno tardío en Sudamérica. Esta conclusión revela que la composición taxonómica de Glyptodontidae muestra diferencias con respecto a las asociaciones neógenas conocidas para la región Pampeana a nivel específico, pero las diferencias se reducen significativamente a nivel genérico. Este hecho hace que se cumpla en parte la segunda hipótesis planteada al inicio de ésta investigación (ver sección 1.6., A).

Los análisis tafonómicos y ontogenéticos han demostrado ser cruciales para la clarificación del marco taxonómico de los Glyptodontidae examinados en esta tesis. Ejemplos paradigmáticos incluyen los casos de *Lo. corallinus* (ahora considerado como individuos juveniles de *Eo. proximus*), *Pe. bullifera* y *E. tucumanus*. Estos casos subrayan la imperativa necesidad de considerar los aspectos tafonómicos y ontogenéticos como parámetros fundamentales en cualquier investigación taxonómica rigurosa. Esta conclusión secunda la tercera hipótesis planteada al inicio de ésta investigación (ver sección 1.6., A).

Los biocrones de *Eo. proximus* y *S. ameghini* se presentan como los dos más extensos dentro de los Glyptodontidae de CVQ, con una distribución crono-estratigráfica de 3 Ma a ca. 8 Ma y 3 Ma a ca. 9,14, Ma respectivamente. Por su parte, los registros de *E. solidus* se ubican entre los 3 Ma a 5,59 Ma, representando el Doedicurini más antiguo. Finalmente, la especie *Gly. tuberifer* es la que cuenta con un biocrón más pobremente definido debido a su escasa representación en el registro sedimentario. Su primer registro es impreciso, sin que exista certeza concreta de su edad, mientras que el último registro se localiza por debajo de la datación de 3,66 Ma. Destaca una presencia relativamente abundante respecto al total de la muestra para el intervalo 4,72-4,79 Ma en SFN.

La datación detallada de los Glyptodontidae en las CVQ y VSM ha resultado fundamental para refinar la calibración filogenética del grupo. No obstante, desde una perspectiva bioestratigráfica no se ha detectado evidencia de intervalos de distribución restringida para las especies a lo largo del registro estratigráfico. La persistencia de todas las especies a lo largo de la secuencia sedimentaria completa, con la salvedad de sectores donde los sesgos de muestreo no pueden descartarse, corrobora las observaciones previas de Cabrera (1944, p.7). Dicho autor tampoco identificó diferenciación en los ensambles faunísticos de Glyptodontidae a lo largo de la secuencia deposicional en estas cuencas. Este patrón de distribución sugiere un escenario ambiental estable en esta cuenca para estos cingulados, lo que, consecuentemente, invalida la utilidad de los

Glyptodontidae como fósiles guía para análisis bioestratigráficos detallados en la CVQ, refutando la cuarta hipótesis planteada al inicio de ésta investigación (ver sección 1.6., B).

Por último, la quinta hipótesis de esta investigación (ver sección 1.6., C), postula una asociación entre los Glyptodontidae del NOA y ambientes áridos o semiáridos para el lapso de estudio. Los biocrones determinados para las cuatro especies de Glyptodontidae examinadas coinciden temporalmente con los intervalos de aridificación ambiental estimados para la CVQ, y coincidente con las primeras radiaciones de plantas C4.

En esta cuenca se han identificado evidencias claras de aridificación a los 7,14 Ma en PCQ, según los reportes de Muruaga (2001a, b), Hynek et al. (2012) y Georgieff et al. (2017). Por su parte, en el área de San Fernando el registro más temprano de aridificación se emplaza a los 5,8 Ma, con presencia de depósitos significativos propios de ambientes áridos a los 4,72 y 3,66 Ma de acuerdo con Bonini et al. (2017). Estos resultados respaldan la hipótesis de que la aridificación en la CVQ no solo no tuvo un impacto negativo en las especies de Glyptodontidae, sino que a juzgar por la abundancia de restos fósiles presentes en los sedimentos, podría haberles conferido de alguna manera cierta ventaja adaptativa.

9. BIBLIOGRAFÍA

- Alcalá, L. 1994. *Macromamíferos neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel*. Instituto de Estudios Turolenses, Teruel. 554pp.
- Alcalá, L. y Martín Escorza, C. 1998. Modelling diagenetic fractures. *Bulletin Société géologique de France*, 169: 101-108.
- Alexander, R.M., Fariña, R., y Vizcaíno, S.F. 1999. Tail blow energy and carapace fractures in a large glyptodont (Mammalia, Xenarthra). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 126, 41–49.
- Ambrosetti, J.B. 1897. *La antigua ciudad de Quilmes (Valle Calchaquí)*. Boletín del Instituto Geográfico Argentino, tomo XVIII. Buenos Aires. 40pp.
- Ameghino, C. 1919. Los yacimientos fósiles del valle de Santa María en Catamarca y Tucumán. *Physis*, 143-149.
- Ameghino, F. 1881. *La antigüedad del hombre en el Plata*. Masson-Igon Hnos, París-Buenos Aires. 557pp.
- Ameghino, F. 1885. Informe sobre el Museo Antropológico y Paleontológico de la Universidad Nacional de Córdoba durante el año 1885. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba VII, 347-360.
- Ameghino, F. 1887. Apuntes preliminares sobre algunos mamíferos extinguidos del yacimiento de Monte Hermoso existentes en el Museo de la Plata. *Boletín del Museo de la Plata*, 1:1-20.
- Ameghino, F. 1888. *Lista de las especies de mamíferos fósiles del mioceno superior de Monte Hermoso, hasta ahora conocidas*. Pablo E. Coni e Hijos, Buenos Aires. 21pp.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Academia Nacional de Ciencias de la República Argentina*, 6, 1–1027.
- Ameghino, F. 1891a. Mamíferos y aves fósiles argentinas. *Revista Argentina de Historia Natural*, 1.
- Ameghino, F. 1891b. Notas sobre “Exploración arqueológica de la provincia de Catamarca, primeros datos sobre su importancia y resultados, por F.P. Moreno (Revista del Museo de La Plata, 1:199 y siguientes)”. *Revista Argentina de Historia Natural*, 1: 199-207.
- Ameghino, F. 1891c. Caracteres diagnósticos de cincuenta especies nuevas de mamíferos fósiles argentinos. *Revista Argentina de Historia Natural*, 1(3):129-167.
- Ameghino, F. 1891d. Sobre algunos restos de mamíferos fósiles, recogidos por el Señor Manuel B. Zavaleta en la formación miocena de Tucumán y Catamarca. *Revista Argentina de Historia Natural*, 1: 88–101.
- Ameghino, F. 1895. Sur les édentés fósiles de l’Argentine. Examen critique, revision et correction de l’ouvrage de Mr. R. Lydekker: “The extinct edentates of Argentina”, etc. *Revista del Jardín Zoológico de Buenos Ayres*, 3:97-192.
- Ameghino, F. 1902a. Cuadro sinóptico de las formaciones sedimentarias terciarias y cretáceas de la Argentina en relación con el desarrollo y descendencia de los mamíferos. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, ser. 3* (1):1-12.

- Ameghino, F. 1902b. Notices préliminaires sur les Mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba*, 17:5-70.
- Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina (Continuación). *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 58: 225-291.
- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires de Crétacé supérieur et du tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. Buenos Aires, Imprenta Alsina, 1-568.
- Ameghino, F. 1920. Sobre los desdentados fósiles de la Argentina, examen crítico, revisión y corrección de la obra del señor R. Lydekker "The extinct edentates of Argentina", etc. (Ouvrage à demi-inédite avec des notes additionnelles sur quelques ongulés et carnassiers)/Sobre los desdentados fósiles de la Argentina. Examen crítico, revisión y corrección de la obra del Señor R. Lydekker "The extinct edentates of Argentina", etc. (Obra mitad inédita y con notas adicionales sobre algunos ungulados y carnívoros). En: *Obras Completas y Correspondencia Científica, de Florentino Ameghino*, Taller de Impresiones Oficiales, La Plata, 11: 444-907.
- Andrés, M., Gidna, A.O., Domínguez-Rodrigo, Y.M. 2012. A study of dimensional differences of tooth marks (pits and scores) on bones modified by small and large carnivores. *Archaeological and Anthropological Sciences*, 4: 209-219.
- Andrews, P. 1990. *Owls, Caves and Fossils*. The University of Chicago Press, Chicago y Londres. 239pp.
- Andrews, P. y Armour-Chelu, M. 1998. Taphonomic observations on a surface bone assemblages in a temperate environment. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 169: 433-442.
- Anzótegui, L.M., Mautino, L.R., Garralla, S.S., Herbst, R., Robledo, J.M. y Horn, M.Y. 2017. *Paleovegetación cenozoica del noroeste argentino*. In: Muruaga, C.M. y Grosse, P. (Eds.), *Ciencias de la Tierra y Recursos Naturales del NOA. Relatorio del XX Congreso Geológico Argentino*, San Miguel de Tucumán, pp767-781.
- Anzótegui, L.M., Mautino, L.R., Horn, M.Y., Garralla, S.S., y Robledo, J.M. 2019. Paleovegetación del Mioceno tardío del Noroeste de Argentina. *Opera lilloana*, 52: 109-130.
- Arbour, V.M., y Zanno, L.E. 2020. Tail weaponry in Ankylosaurs and Glyptodonts: An example of a rare but strongly convergent phenotype. *The Anatomical Record*, 303(4): 988–998.
- Arias, J.E., Alonso, R. y Malanca, S. 1978. Un gliptodontoideo de la Formación Piquete (Grupo Orán), provincia de Jujuy, República Argentina. *Revista del Instituto de Ciencias Geológicas*, 3: 175-180.
- Armella, M.A. y Bonini, R.A. 2020. Biostratigraphic significance of the presence of *Protypotherium* cf. *P. antiquum* Ameghino 1885 (Interatheriidae, Notoungulata) in the late Miocene of Northwestern Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 102: 102676.
- Armella, M.A., Nasif, N.L., y Cerdeño, E. 2018. Small-sized mesotheriines (Mesotheriidae, Notoungulata) from Northwestern Argentina: Systematic, chronological, and paleobiogeographic implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 83, 14-26.
- Armella, M.A., Domínguez, L., Georgieff, S.M., Esteban, G.I., y Sabater, S. 2020. Sedimentological analysis and radioisotopic age of the Las Cañas Formation in Dulce

- river outcrops, Rio Hondo, Santiago del Estero. *Journal of South American Earth Sciences*, 104: 102868.
- Armella, M.A., Ercoli, M.D., Bonini, R.A., y Garcia Lopez, D.A. 2022. Detecting morphological gaps in tooth outlines of a Pachyrukhinae (Hegetotheriidae, Notoungulata) lineage: systematic and palaeobiogeographical significance of the records from Northwestern Argentina. *Comptes rendus palevol*, 21(16): 323-348.
- Baez, J., y Crisafulli, A. 2021. Novelties in the xylotaphoflora from Chiquimil Formation (Miocene), Catamarca-Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 107, 102943.
- Baeza-Chico, E., Menéndez, S. y Rodrigo, A. 2009. La reintegración en materiales paleontológicos. Criterios utilizados. Justificación y propuestas de intervención en el Museo Geominero (IGME, Madrid). *La restauración en el siglo XXI: función, estética e imagen*, 207-217.
- Barasoain, D. 2024. *Los cingulata (Mammalia, Xenarthra) del piso/edad Chasicuense (Mioceno Tardío) de Argentina: aspectos sistemáticos, bioestratigráficos y paleobiogeográficos* (Tesis Doctoral). Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba. 403pp.
- Barasoain, D., Zurita, A.E., Croft, D.A., Montalvo, C.I., Contreras, V.H., Miño-Boilini, A.R., Tomassini, R.L. 2022a. A new glyptodont (Xenarthra: Cingulata) From the late Miocene of Argentina: New clues about the oldest extra-Patagonian radiation in Southern South America. *Journal of Mammalian Evolution*: 1-20.
- Barasoain, D., Ruiz, L.R.G. y Brandoni, D. 2022b. About the diversity of Dasypodidae (Xenarthra, Cingulata) along the Late Miocene of northwestern Argentina: The case of the Salicas Formation. *Journal of South American Earth Science*, 120:104105.
- Barberena, R. y Guichon, R.A. 2004. Erosión y huesos humanos. El caso de la localidad Chorrillos, Tierra del Fuego. *Magallania*, 32: 125-142.
- Barreda, V., Anzótegui, M., Prieto, A., Aceñolaza, P.M., Bianchi, M., Borromei, A.M., Brea, M., Caccavari, M., Cuadrado, G.A., Garralla, S., Grill, S., Guersstein, G.R., Lutz, A., Mancini, M.V., Mautino, L.R., Ottone, E.G., Quattrocchio, M., Romero, E.J., Zamalloa, M.C. y Zucol, A. 2007. Diversificación y cambios de las angiospermas durante el Neógeno en Argentina. *Ameghiniana*, 11:173-191.
- Bastarache, A.M. y Peraile, M.I.I. 1997. Museos: Posibilidad de plagas en colecciones de rocas y fósiles. *Boletín de la ANABAD*, 47(1): 197-200.
- Behrensmeyer, A.K. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4: 150-162.
- Behrensmeyer A.K. y Kidwell, S.M. 1985. Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology*, 11: 105-119.
- Bell, M.A. y Lloyd, G.T. 2014. strap: an R package for plotting phylogenies against stratigraphy and assessing their stratigraphic congruence. *Palaeontology*, 58(2):379–389.
- Bergqvist, L.P., Abrantes, E.A.L. y Avilla, L.D.S. 2004. The Xenarthra (Mammalia) of São José de Itabora basin (upper Paleocene, Itaboraian), Rio de Janeiro, Brazil. *Geodiversitas*, 26: 323–337.

- Blanco, R.E., Jones, W.W., y Rinderknecht, A. 2009. The sweet spot of a biological hammer: the centre of percussion of glyptodont (Mammalia: Xenarthra) tail clubs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1675): 3971–3978.
- Blumenschine, R.J. 1986. Carcass consumption sequences and archaeological distinction of scavenging and hunting. *Journal of Human Evolution*, 15:639-659.
- Bodenbender, G. 1924. El Calchaqueño y los estratos de la Puna de Penck. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias Naturales de Córdoba*, 27:405-468.
- 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, La Plata. 337pp.
- Bonini, R.A., y Georgieff, S.M. 2014. Estratigrafía y paleoambientes aluviales del Neógeno en los alrededores de San Fernando, departamento de Belén (Catamarca). *14º Reunión Argentina de Sedimentología*, 48-49.
- Bonini, R.A., y Brandoni, D. 2015. *Pyramiodontherium Rovereto* (Xenarthra, Tardigrada, Megatheriinae) from the Early Pliocene of San Fernando, Catamarca Province, Argentina. *Ameghiniana*, 52(6), 647-655.
- Bonini, R., Georgieff, S. M., Candela, A., y Reguero, M. 2012. Bio-cronoestratigrafía del Mio-Plioceno aflorante en los alrededores de San Fernando, Catamarca, Argentina. *Ameghiniana*, 44(4), R6.
- Bonini, R.A., Candela, A.M., Reguero, M.A. 2015. Tras los pasos de Cabrera. En: Rodríguez, R. y López, M. (Eds.), *Arqueología y Paleontología de la Provincia de Catamarca*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, pp. 282-295.
- 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(3) supl. 5-6.
- Bonini, R.A., Georgieff, S.M. y Candela, A.M. 2017. Stratigraphy, geochronology and paleoenvironments of Miocene-Pliocene boundary of San Fernando, Belén (Catamarca, northwest of Argentina). *Journal of South American Earth Sciences*, 79, 459-471.
- Bonini, R.A., Cruz, L.E y Fernicola, J.C. 2019. Avances en el análisis de la diversidad de los Dasypodidae y Pampatheriidae (Xenarthra, Cingulata) de la cuenca Villavil-Quillay, departamento de Belén, Catamarca. San Salvador de Jujuy: V simposio del Mioceno-Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina.
- Bonini R.A., Miño-Boilini, A.R., Brandoni, D., y Georgieff, S.M. 2021a. New data on the diversity and chronology of late Neogene sloths (Xenarthra, Folivora) from the Villavil-Quillay Basin, Catamarca, Argentina. *Historical Biology*, 33(11): 2732-2743.
- Bonini, R.A., Prevosti, F.J., Romano, C.O., Rafuse, D., Georgieff, S.M., Núñez-Blasco, A., Armella, M.A. y Madozzo Jaén, M.C. 2021b. Análisis preliminar de las dinámicas de diversidad de los mamíferos del Mioceno tardío- Plioceno de la cuenca Villavil-Quillay y Valle de Santa María (Catamarca, Argentina). *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 22(R1), R76.
- Bonini, R.A., Romano, C.O., Miño-Boilini, A.R., Armella, M.A., Madozzo-Jaén M.C., Torres-Carro, V., Núñez-Blasco, A., Degrange, F.J., Prevosti, F.J., Schmidt, G.I., Zurita, A.E., Sferco, E., Robledo, J.M., Baez, J.S., Crisafulli, A., Pisano, M.F., Bellinzoni, J.E., Prado,

- J.L., Ochoa, J.G., Garcia, M.E., Spagnuolo, C.M., Ibañez, L.M. y Georgieff, S.M. 2025. Late Neogene vertebrates from the Villavil-Quillay Basin (Northwestern Argentina): diversity and chronological implications. *Journal of South American Earth Science*, 163: 105599.
- Bonomo, M. y Massigoge, A. 2004. Análisis tafonómico del conjunto faunístico del sitio arqueológico Nutria Mansa 1 (partido de General Alvarado). *Aproximaciones Contemporáneas a la Arqueología Pampeana: Perspectivas Teóricas, Metodológicas, Analíticas y Casos de Studio*, edited by G. Martínez, MA Gutiérrez, R. Curtoni, M. Berón, and P. Madrid, 93-111.
- Boscaini, A., Gaudin, T.J., Mamani Quispe, B., Münch, P., Antoine, P.O., y Pujos, F. 2019. New well-preserved craniodental remains of *Simomylodon 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.
- Bossi, G.E y Palma, R. 1982. Reconsideración de la estratigrafía del Valle de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina. 5º Congreso Latinoamericano de Geología, Actas: 155-172, Buenos Aires.
- Bossi, G.E. y Muruaga, C. 2009. Estratigrafía e inversión tectónica del rift neógeno en el Campo del Arenal, Catamarca, NO Argentina. *Andean Geology*, 36 (2):311-340.
- Bossi, G.E., Ovejero, R. y Strecker, M. 1987. Correlación entre los perfiles del Terciario superior en la Puerta de Corral Quemado-Hualfín y Entre Ríos (Chiquimil). Provincia de Catamarca, Argentina. X Congreso Geológico Argentino. Actas 2:117-120.
- Bossi G.E., Muruaga, C., Sanagua, J.G., Hernando, A y Ahumada, A. 1993. Geología y estratigrafía de la cuenca neógena Santa María-Hualfín (Departamentos Santa María y Belén, Provincia de Catamarca). En las actas del XII Congreso Geológico Argentino, 2:156-165. Mendoza.
- Bossi, G.E., Muruaga, C. y Gavrilloff, I. 1999. Ciclo Andino. Neógeno-Pleistoceno. Sedimentación En: Relatorio del XIV Congreso Geológico Argentino. González Bonorino, G., Omarini, R., Viramonte, J. (Eds.) 1: 329-360. Salta.
- Bossi, G.E., Georgieff, S.M., Gavrilloff, I., Ibañez, L., Muruaga, C. 2001. Cenozoic evolution of the intramontane Santa María Basin, Pampean Ranges, northwestern Argentina. *Journal of South American Earth Science*, 14:725-734.
- Brain, C.K. 1967. Bone weathering and the problem of bone pseudo-tools. *South African Journal of Science*, 63:97-99.
- Brain, C.K. 1981. The hunters or the hunted? An introduction to African cave taphonomy. University of Chicago Press. Chicago y Londres. 365pp.
- Brandoni, D. y González-Ruiz, L.R. 2020. New remains of glyptodontidae (mammalia, xenarthra) from the Salicas Formation (late Miocene, messinian), La Rioja province, Argentina. *Journal of South American Earth Science*, 105:102952.
- Brandoni, D., Scillato-Yané, G.J., Miño-Boilini, A.R. y E. Favotti. 2016. Los Tardigrada (Mammalia, Xenarthra) de Argentina: diversidad, evolución y biogeografía. *Contribuciones del MACN*, 6: 261-272.

- Brandoni, D., Barasoain, D. y Gonzalez-Ruiz, L.R. 2023. Late Miocene Dasypodidae Gray, 1821 (Xenarthra, Cingulata) from the Toro Negro Formation (Central Andes, Argentina): diversity and chronological and biogeographical implications. *Comptes rendus palevol*, 22(1): 1-16.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10:295-304.
- Bromage, T.G. 1984. Interpretation of scanning electron microscopic images of abraded forming bone surfaces. *American Journal of Physical Anthropology*, 64:161-178.
- Bunge, M. 1969. La investigación científica. Su estrategia y su filosofía. (Spanish trans. 1969). 5ªed. 1976. Col. <<Convivium>> -8. Editorial Ariel, Barcelona, 955pp.
- Bunge, M. 1997. Epistemología: curso de actualización. Siglo XXI. 252p.
- Bunge, M. 2000. Ten modes of individualism —none of each works— and their alternatives. *Philosophy of the Social Sciences*, 30 (3): 384-406.
- Burmeister, G. 1864. Observations on the various species of Glyptodon in the Public Museum of Buenos Aires. *The Annals y Magazine of Natural History*, 14:81-97.
- Burmeister, G. 1866. Lista de los mamíferos fósiles del terreno diluviano. *Anales del Museo Público de Buenos Aires*, 1: 121-232.
- Burmeister, G. 1870-1874. Monografía de los Glyptodontes en el Museo Público de Buenos Aires. *Anales del Museo Público de Buenos Aires*, 2: 1-412.
- Butler, R.F., Marshall, L.G., Drake, R.E. y Curtis, G.H. 1984. Magnetic polarity stratigraphy and 40K-40Ar dating of Late Miocene and Early Pliocene continental deposits, Catamarca province, NW Argentina. *Journal of Geology*, 92: 623-636.
- Cabrera, A. 1939. Sobre vertebrados fósiles del Plioceno de Adolfo Alsina. *Revista del Museo de La Plata*, 2(6): 3-35.
- Cabrera, A. 1944. Los Gliptodontoideos del Araucaniano de Catamarca. *Revista del museo de La Plata* (Nueva Serie), 3, 5–76.
- Cáceres, I. 2002. Tafonomía de yacimientos antrópicos en karst. Complejo Galería (Sierra de Atapuerca, Burgos), Vanguard Cave (Gibraltar) y Abric Romani (Capellades, Barcelona) (Tesis Doctoral). Universidad Rovira i Virgili, Tarragona.
- Cain, J. 2009. 'Ritual Patricide: Why Stephen Jay Gould Assassinated George Gaylord Simpson', In David Sepkoski, and Michael Ruse (eds), *The Paleobiological Revolution: Essays on the Growth of Modern Paleontology*. Chicago, IL. pp.537.
- Caminos, R. 1979. Sierras Pampeanas Noroccidentales de Salta, Tucumán, Catamarca, La Rioja y San Juan. 2º *Símposio de Geología Regional Argentina*, 1: 225-291.
- Candela, A.M., y Bonini, R.A. 2017. A new guinea pig (Rodentia, Caviomorpha) from northwestern Argentina: implications for the origin of the genus *Cavia*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37(4), e1352591.
- Candela, A.M., Galli, C.I., Rasia, L.L., Voglino, D., Abello, M.A., Esponda, C.G. y Zurita, A.E. 2021. Late Miocene mammals from the Calchaquí Valley (Palo Pintado Formation, northwestern Argentina): Biogeographic and paleoenvironmental implications for the southern central Andes. *Journal of South American Earth Science*, 112:103602.

- Carbonelli, J.P. 2011. Motivos porque y para en la tecnología lítica de un sitio formativo en el valle de Yocavil, provincia de Catamarca. *Intersecciones en antropología*, 12(1): 31-44.
- Carlini, A.A., y Scillato-Yané, G.J. 1999. Evolution of quaternary xenarthrans (Mammalia) of Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 12, 149-175.
- Carlini, A.A. y Zurita, A.E. 2010. An introduction to Cingulate evolution and their evolutionary history during the Great American Biotic Interchange: biogeographical clues from Venezuela. In Sánchez-Villagra, M.R., Aguilera, O. Carlini, A.A. (eds.), *Uruguay y Venezuelan Paleontology*. Indiana University Press, 6, 233-255.
- Carlini, A.A., Vizcaíno, S.F. y Scillato-Yané, G.J. 1997. Armored Xenarthrans: a unique taxonomic y ecologic assemblage. In: R.F. Kay, R.L. Cifelli, J.J. Flynn y R.H. Madden (eds.), *Vertebrate Paleontology of the Miocene Honda Group, Republic of Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 213-226.
- Carlini, A.A., Zurita, A.E., Scillato-Yané, G.J., Sánchez, R., y Aguilera, O.A. 2008a. New glyptodont from the Codore Formation (Pliocene), Falcón State, Venezuela, its relationship with the *Asterostemma* problem, and the paleobiogeography of the Glyptodontinae. *Paläontologische Zeitschrift*, 82, 139-152.
- Carlini, A.A., Zurita, A.E. y Aguilera, O.A. 2008b. North American Glyptodontines (Xenarthra, Mammalia) in the Upper Pleistocene of northern South America. *Paläontologische Zeitschrift*, 82, 125-138.
- Carlini, A.A., Ciancio, M.R. y Scillato-Yané, G.J. 2010. Middle eocene-early Miocene Dasypodidae (Xenarthra) of southern South America, successive faunas in gran barranca; biostratigraphy and palaeoecology. In: Madden, R.H., Carlini, A.A., Vucetich, M.G., Kay, R.F. (Eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp106-129.
- Carlini, A.A., Carrillo-Briceño, J.D., Jaimes, A., Aguilera, O., Zurita, A.E., Iriarte, J., y Sánchez-Villagra, M.R. 2022. Damaged glyptodontid skulls from Late Pleistocene sites of northwestern Venezuela: evidence of hunting by humans?. *Swiss Journal of Palaeontology*, 141(1), 11.
- Castellanos, A. 1925. Breves notas sobre evolución de la coraza y del extremo caudal en los Loricata (=Hicanodonta). *Revista "El Circulo"*, número extraordinario, pp 93-96.
- Castellanos, A. 1926. Sobre un nuevo Gliptodontido Chapadmalense *Urotherum simplex* N. GEN et N. SP. y las formas afines. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural Bernardino Rivadavia*, 34: 263-278.
- Castellanos, A. 1927. Descripción de un fragmento de tubo caudal de un nuevo Doedicurino en relación con sus géneros afines. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 2, 265-300.
- Castellanos, A. 1929. Nuevas especies de gliptodontes del género <<Trachycalyptus>>. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural Bernardino Rivadavia*, 36:1-41.
- Castellanos, A. 1931. "La librería del *Glyptodon*" de Ameghino. *Cultura, Órgano de la Biblioteca Popular Bernardino Rivadavia* 3: 4-9.
- Castellanos, A. 1932. Nuevos géneros de gliptodontes en relación con su filogenia. *Physis*, 11(38): 92-100.

- Castellanos, A. 1939-1940. A propósito de los géneros Plohophorus, Nopachthus y Panochthus (1º parte). *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología. Facultad de Ciencias Matemáticas, Fisico-Químicas y Naturales aplicadas a la Industria de la Universidad Nacional del Litoral*, 1(6), 1-277.
- Castellanos, A. 1940. A propósito de los géneros Plohophorus, Nopachthus y Panochthus (2º parte). *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología. Facultad de Ciencias Matemáticas, Fisico-Químicas y Naturales aplicadas a la Industria de la Universidad Nacional del Litoral*, 1(6), 280-418.
- Castellanos, A. 1946. Un nuevo gliptodontoideo del Araucanense del Valle de Yocavil (Santa María) de la provincia de Tucumán *Peiranoa bullifera* n. gen. y n. sp. *Publicaciones del instituto de fisiografía y geología de la Facultad de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales aplicadas a la Industria de la Universidad Nacional del Litoral*. 27: 5-19.
- Castellanos, A. 1948a. La presencia del género “*Urotherium*” en el “Araucanense” del valle de Yocavil (Santa María, provincias de Catamarca y Tucumán). *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología. Facultad de Ciencias Matemáticas, Fisico-Químicas y Naturales aplicadas a la Industria de la Universidad Nacional del Litoral*, 35:1-47.
- Castellanos, A. 1948b. Nuevos restos de *Lomaphorops corallinus* (Rov.). *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología. Facultad de Ciencias Matemáticas, Fisico-Químicas y Naturales aplicadas a la Industria de la Universidad Nacional del Litoral*, 34:1-42.
- Castellanos, A. 1948c. Um novo esclerocaliptino. *Ministerio da agricultura, departamento nacional da produção mineral, divisao de geologia e mineralogia, notas preliminares e estudos*, 47: 1-13.
- Castellanos, A. 1948d. Nuevos restos de coraza de los géneros “*Proeuphractus*” y “*Macroeuphractus*” Ameghino descubiertos en el “Araucanense” del Valle de Yocavil (provincias de Catamarca y Tucumán). *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología. Facultad de Ciencias Matemáticas, Fisico-Químicas y Naturales aplicadas a la Industria de la Universidad Nacional del Litoral*, 35:1-47.
- Castellanos, A. 1951. Una nueva especie del genero *Prodaedicurus* de Uruguay. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología. Facultad de Ciencias Matemáticas, Fisico-Químicas y Naturales aplicadas a la Industria de la Universidad Nacional del Litoral*, 40:5-24.
- Castellanos, A. 1954. Determinación de las especies de “*Stromaphoropsis*” Kragl. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 2(3): 1-23.
- Castellanos, A. 1959. Trascendencia de la obra de Florentino Ameghino. *Revista de la Facultad de Ciencias Naturales de Salta*, 1(1): 35-56.
- Castellanos, A. 1969. Notas de estratigrafía terciaria del valle de Yocahuil en las Provincias de Catamarca, Tucumán y Salta (Argentina). *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología. Facultad de Ciencias Matemáticas, Fisico-Químicas y Naturales aplicadas a la Industria de la Universidad Nacional del Litoral*, 49:1-37.
- Castellanos, A. 1972. Estratigrafía del Valle de Yucahuil. Una cuestión de nomenclatura. *Geographica varia opera: homenaje al doctor Guillermo Rohmeder, 1902-1952*, 4: 49.

- Cerling, T.E., Ehleringer, J.R. and Harris, J.M. 1998. Carbon dioxide starvation, the development of C4 ecosystems, and mammalian evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 353 (1365): 159-171.
- Chaplin, R.E. 1971. *The study of animal bones from archaeological sites*. Seminar Press. Londres. 170pp.
- Chimento, N.R., Ciancio, M.R., Cornero, S., y Carlini, A.A. 2010. La coraza de *Eleutherocercus* (Xenarthra, Glyptodontidae): presencia de una estructura posiblemente vinculada a una gran masa glandular. In: Emma B. Casanave (Ed.) *Libro de Actas de XXIII Jornadas argentinas de Mastozoología*, 15. Bahía Blanca.
- Cione, A.L., Gasparini, G.M., Soibelzon, E., Soibelzon, L.H. y Tonni, E.P. 2015. *The Great American Biotic Interchange: a South American Perspective*. Springer Briefs in Earth System Sciences, 97pp.
- Clark, J. y Kietzke, K.K. 1967. Paleoeology of the lower Nodular Zone, Brule Formation, in the Big Badlands of South Dakota. In: J. Clark, J.R. Beerbower, and K.K. Kietzke (eds.), *Oligocene Sedimentation, Stratigraphy, Paleoeology and Paleoclimatology in the Big Badlands of South Dakota. Fieldiana Geology Memoirs*, 5:111-155.
- Cohen, K.M., Harper, D.A.T., Gibbard, P.L. y Fan, J.X. 2020. The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes* 36:199-204.
- Collins, C., Allington-Jones, L., Sabin, R., Lowe, M., Gregson, J., Papworth, V., Goodger, D. 2008. Environmental standard for natural history collections - a review and recommendations. *Internal NHM publication*, 62.
- Corbacho, J. y Hammond, K.J. 2017. Técnicas de limpieza y recuperación de trilobites marroquies. *Batalleria (Barcelona): revista de paleontología*, 24: 16-23.
- Croft, D.A., Flynn, J.J. y Wyss, A.R. 2007. A new basal glyptodontoid and other Xenarthra of the early Miocene Chucal Fauna, northern Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(4): 781-797.
- Croft, D.A., 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*, 36(5): e1163574.
- Cruz, L.E. 2011. *La megafauna del Pleistoceno-Holoceno temprano de la provincia de Córdoba y su comparación con la de Buenos Aires. Sistemática, Bioestratigrafía y Dinámica Faunística* (Tesis Doctoral). Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Cruz, L.E. 2013. Biostratigraphy and geochronology of the late Cenozoic of Córdoba Province (central Argentina). *Journal of South American Earth Sciences*, 42, 250-259.
- Cruz, L.E., Fernicola, J.C. y Carignano, C.A. 2018. New vertebrates of the Brochero Formation (Córdoba, Argentina): A review of the Pliocene of central Argentina. *Journal of Mammalian Evolution*, 25, 315-326.
- Cuadrelli, F. 2020. *Los Glyptodontidae Glyptodontinae (Mammalia, Xenarthra): Morfología, sistemática y filogenia de los taxones de la radiación austral* (Tesis Doctoral). Facultad de ciencias exactas, físicas y naturales, Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba. 254pp.

- Cuadrelli, F., Zurita, A.E., Toriño, P., Miño-Boilini, Á.R., Rodríguez-Bualó, S., Perea, D. y Acuña Suárez, G.E. 2019. Late Pleistocene glyptodontinae (mammalia, xenarthra, glyptodontidae) from southern south America: a comprehensive review. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38(5):e1525390.
- Cuadrelli, F., Zurita, A.E., Toriño, P., Miño-Boilini, A.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.
- Currie, A. 2019. Paleobiology and philosophy. *Biology & Philosophy*, 34, 1-13.
- De Esteban-Trivigno, S. 2011. Ecomorfología de xenartros extintos: análisis de la mandíbula con métodos de morfometría geométrica. *Ameghiniana*, 48(3): 381-398.
- De Paz, M. 2017. Filosofía de la Ciencia. *MATERIAL DIDÁCTICO INTRODUCTORIO*, 87pp.
- De Renzi, M. 1981. Some philosophical questions about paleontology and their practical consequences. *Acta geológica Hispánica, Concept and method in Paleontology*, 16: 7-23.
- De Renzi, M. 1997. Información tafonómica e información paleobiológica: ¿Un falso dilema?. *Cuadernos de Geología Ibérica*, 23:183-208.
- Degrange, F.J., Bonini, R.A., Georgieff, S.M. y Ibañez, L.M. 2023. A new fossil condor (Aves, Cathartiformes) from the Early Pliocene of Catamarca province, Argentina. *Historical Biology*, 37(1): 87-92.
- Delsuc, F., Gibb, G.C., Kuch, M., Billet, G., Hautier, L., Southon, J., Rouillard, J.M., Fernicola, J.C., Vizcaíno, S. F., MacPhee, R. D. and Poinar, H.N. 2016. The phylogenetic affinities of the extinct glyptodonts. *Current Biology*, 26: 155-156.
- Devincenzi, S.M. 2021. Riesgo ambiental y conservación preventiva en colecciones paleontológicas: un abordaje incipiente en la República Argentina. *PE APA*, 21 (1): 107-117.
- Díaz, A. 2013. *Sismoestratigrafía, controles en la sedimentación y análisis paleoambiental del Grupo Santa María (Mioceno) en el valle de Santa María, Salta* (Tesis de Grado). Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán. 52 pp. Inédita.
- Doering, A. 1882. Informe oficial de la comisión científica agregada al estado mayor general de la expedición al Río Negro (Patagonia). Tercera parte: Geología, Buenos Aires, 299-530.
- Domingo, L., Tomassini, R.L., Montalvo, C.I., Sanz-Pérez, D. y Alberdi, M.T. 2020. The Great American Biotic Interchange revisited: a new perspective from the stable isotope record of Argentine Pampas fossil mammals. *Scientific Reports*, 10(1):1608.
- Domingo-Martínez, M.S. 2009. *Estudio tafonómico del yacimiento de vertebrados vallesienses (Mioceno Superior) de Batallones 1, Torrejón de Velasco, Madrid* (Tesis Doctoral). Universidad Complutense de Madrid, Madrid, 507 pp.
- Domínguez, L.I. 2016. *Estudio paleomagnético en afloramientos de la Formación Las Arcas en la Quebrada de Jujuil, Catamarca, NOA* (Tesis de Grado). Universidad Nacional de Tucumán. San Miguel de Tucumán. 52 pp. (inédita).

- Domínguez-Rodrigo, M. 1999. Flesh availability and bone modifications in carcasses consumed by lions: paleoecological relevance in hominid foraging patterns. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149: 373-388.
- Domínguez-Rodrigo, M., Fernández-López, S.R. y Alcalá, L. 2011. How Can Taphonomy Be Defined in the XXI Century?. *Journal of Taphonomy*, 9: 1-13.
- Duchen, D.G. y Torres, J.M. 2021. Interacción de bacterias y plantas en la fijación del nitrógeno: Daniel Guzmán Duchén, Julio Montero Torres. *Revista de investigación e Innovación Agropecuaria y de Recursos Naturales*, 8(2): 87-101.
- Dunham, R.J. 1962. Classification of carbonate rocks according to depositional texture. In: *Classification of Carbonate Rocks*. (Ed W.E. Ham), American Association of Petroleum Geologists Memoir, pp. 108-121. American Association of Petroleum Geologists, Tulsa, Oklahoma.
- Echarri, F.T., Collado, J.M., Salazar, P.A., y Artazos, M.B. 2001. Modelización genética de concreciones carbonatadas: aplicación al Devonico de Tabuena (Cordillera Ibérica, España). *Estudios Geológicos*, 57(3-4): 115-127.
- Echeverría, J. 1999. Introducción a la metodología de la ciencia: la filosofía en el siglo XX. Madrid, Cátedra.
- Efremov, I.A. 1940. Taphonomy: new branch of Paleontology. *Pan-American Geologist*. 74: 81-93.
- Egan, M.G. 2006. Support versus corroboration. *Journal of Biomedical Informatics*, 39 (1), 72-87.
- Embry, A.F. y Klován, J.E. 1971. A Late Devonian reef tract on Northeastern Banks Island, NWT. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology*, 19: 730-781.
- Espinosa, C.G. y Argaez, R.G. 2009. La tafonomía una ciencia nueva que estudia el pasado geológico. *Ciencias*, 096:16-23.
- 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 Geologica Lilloana*, 26:165-192.
- Esteban, G., Georgieff, S., Nasif, N., Ibañez, L. y Bonini, R. 2019. Marco estratigráfico, paleontología de vertebrados y paleoambientes del Plioceno de Catamarca, Tucumán y Santiago del Estero, Argentina. In N.L. Nasif, G. Esteban, J. Chiesa, A. Zurita y S.M. Georgieff (Eds.), *Opera lilloana 52: Mioceno al Pleistoceno del centro y norte de Argentina*, 348-366.
- Fariña, R.A. 2009. Os gigantes pleistocênicos dos pampas. *Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia*, 54: 1-7.
- Farina, R.A., y Vizcaíno, S.F. 2001. Carved teeth and strange jaws: how glyptodonts masticated. *Acta Palaeontologica Polonica*, 46(2): 219-234.
- Farris, J.S., Albert, V.A., Källersjö, M., Lipscomb, D., Kluge, A.G. 1996. Parsimony Jackknifing outperforms neighbor-joining. *Cladistics*, 12:99-124.
- Fernández-Jalvo, Y. y Andrews, P. 2003. Experimental effects of water abrasion on bone fragments. *Journal of Taphonomy*, 1: 145-161.

- Fernández-Jalvo, Y. y Andrews, P. 2016. *Atlas of taphonomic identifications: 1001 + images of fossil and recent mammal bone modification*. Springer. pp. 358.
- Fernández-Jalvo, Y., Sánchez-Chillón, B., Andrews, P., Fernández-López, S y Alcalá, L. 2002. Morphological taphonomic transformations of fossil bones in continental environments, and repercussions on their chemical composition. *Archaeometry*, 44: 353-361.
- Fernández-Jalvo, Y., Scott, L. y Andrews, P. 2011. Taphonomy in palaeoecological interpretations. *Quaternary Science Reviews*, 20:1296-1302.
- Fernández-Jalvo, Y., Pesquero, M.D., Tormo, L., 2016. Now a bone, then calcite. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 444: 60-70.
- Fernández-López, S.R. 1981. La evolución tafonómica (un planteamiento neodarwinista). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Geología)*, 79: 243-254.
- Fernández-López, S.R. 1984. Nuevas perspectivas de la tafonomía evolutiva: tafosistemas y asociaciones conservadas. *Estudios geológicos*, 40: 215-224.
- Fernández-López, S.R. 1986. La Tafonomía: un subsistema conceptual de la Paleontología. *Coloquios de Paleontología*, 41: 11-34.
- Fernández-López, S.R. 1989. La materia fósil. Una concepción dinamicista de los fósiles. In *Paleontología. Nuevas Tendencias* (pp. 25-45). CSIC Madrid.
- Fernández-López, S.R. 1991. Taphonomic concepts for a Theoretical Biochronology. *Revista Española de Paleontología*, 6 (1):37-49.
- Fernández-López, S.R. 2000. *Temas de tafonomía*. Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, 28040- Madrid (España). 167p.
- Fernández-López, S.R. 2001. Tafonomía, fosilización y yacimientos de fósiles: modelos alternativos. *Enseñanza de las ciencias de la Tierra*, 9(2): 116-120.
- Fernández-López, S.R. 2005. Alteración tafonómica y tafonomía evolutiva. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica)*, 100 (1-4):149-175.
- Fernandez-López, S.R. y Fernandez Jalvo, Y. 2002. *The limit between biostratigraphy and fossilization*. En: Current topics on taphonomy and fossilization, eds. Miquel de Renzi, Miguel V. Pardo Alonso, Margarita Belinchón, Enrique Peñalver, Plinio Montoya y Ana Marquez Aliaga, Valencia, Ajuntament de Valencia, 27-36pp.
- Fernicola, J.C., 2008. Nuevos aportes para la sistemática de los Glyptodontia Ameghino 1889 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). *Ameghiniana*, 45(3), 553-574.
- Fernicola, J.C. y Porpino, K.O. 2012. Exoskeleton and Systematics: A Historical Problem in the Classification of Glyptodonts. *Journal of Mammalian Evolution*, 19(3):171-183.
- Fernicola, J.C., Rinderknecht, A., Jones, W., Vizcaino, S.F., 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(3): 233-252.
- Ferrari, A. E. y Wall, L.G. 2004. Utilización de árboles fijadores de nitrógeno para la revegetación de suelos degradados. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 105.

- Flynn, L.J., Barry, J.C., Morgan, M.E., Pilbeam, D., Jacobs, L.L., y Lindsay, E.H. 1995. Neogene Siwalik mammalian lineages: species longevities, rates of change, and modes of speciation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 115(1-4), 249-264.
- Folk, R.L. 1959. Practical petrographic classification of limestones. *American Association of Petroleum Geologist Bulletin*, 43: 1-38.
- Folk, R. L. 1962. Spectral Subdivision of Limestone Types. In: *Classification of Carbonate Rocks - A Symposium (Ed W. E. Ham)*, American Association of Petroleum Geologists Memoir, 1, pp. 62-84. American Association of Petroleum Geologist, Tulsa, Oklahoma.
- Frenguelli, J. 1930a. Conclusiones geológicas referentes a la región pre-andina de Salta. *Anales de la Sociedad Científica*. Santa Fe, 2: 110-137.
- Frenguelli, J. 1930b. Las guayquerías de San Carlos en la provincia de Mendoza. Universidad Nacional Litoral, *Departamento de Extensión Universitaria Pública*, 9:1-54.
- Frenguelli, J. 1937. Investigaciones geológicas en la zona salteña del valle de Santa María. En Instituto Museo y Universidad Nacional de La Plata, Obra del Cincuentenario, II, 215-572, Buenos Aires.
- Galobart, A. 2003. Aspectos tafonómicos de los yacimientos del Pleistoceno inferior de Incarcal (Crespià, NE de la Península Ibérica). *Paleontología i Evolució*, 34:211-220.
- Galván, A.F. y Ruiz Huidobro, O. J. 1965. Geología del Valle de Santa María. Estratigrafía de las formaciones mesozoico-terciarias. *Actas Segundas Jornadas Geológicas Argentinas* 3: 217-230. San Miguel de Tucumán.
- García, S.C. 2011. Bacterias simbióticas fijadoras de nitrógeno. *Cuadernos del Tomás*, (3): 173-186.
- García, M.R., Bucher, J., López, M., Feo, R.N., Milanese, F.N., Tettamanti, M., D'Elia, L., Bilmes, A. y Franzese, J.R. 2024. Deformación heterogénea en la configuración de las cuencas neógenas del antepaís norpatagónico. XIX Reunión de Tectónica, Libro de Actas XIX Reunión de Tectónica.
- Garralla, S.S., Morton, L.S., Anzótegui, L.M., Moyano, S., y Herbst, R. 2012. Primeros registros paleontológicos de la localidad de Cerro Pampa (Formación Chiquimil, Mioceno Tardío), Provincia de Catamarca, Argentina. *Gaea: Journal of Geoscience*, 8(1): 18-25.
- Gaudin, T.J. y Croft, D.A. 2015. Paleogene Xenarthra and the evolution of South American mammals. *Journal of Mammalogy*, 96: 622-634.
- Gaudin, T.J., Tuckniss, S., Boscaini, A., Pujos, F.R.F. y De Iuliis, G. 2020. Cranial osteology and taxonomy of *Pronothrotherium* (Xenarthra, Folivora, Nothrotheriidae) from the late Miocene-early Pliocene of Catamarca Province (Argentina).
- Georgieff, S.M. 1998 *Análisis paleoambiental de la porción inferior de la Formación Andalhuala en la zona central del valle de Santa María* (Tesis Doctoral). Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Argentina.
- Georgieff, S.M. y Díaz, A. 2014. Modelo paleoambiental de la Formación Las Arcas (Mioceno Superior), quebrada del Mal Paso, Valles Calchaquies del sur de Salta. Reunión Argentina de Sedimentología. Actas: 114.

- Georgieff, S.M., Ibañez, L.M., Anis, K.B., Vides, M.E. y Nieva, S.M. 2012a. Una visualización regional evolutiva de los ambientes sedimentarios neógenos de Catamarca, Tucumán, sur de Salta y Santiago del Estero. *Ameghiniana*, 49(4):10.
- Georgieff, S.M., Sosa Gomez, J. y Schiuma, M. 2012b. Análisis estratigráfico-estructural del Neógeno de Catamarca, Tucumán, sur de Salta y Santiago del Estero. *Ameghiniana*, 49(4): 10-11R.
- Georgieff, S.M., Ibañez, L.M., Vides, M.E., Anis, K.B. y Nieva, S.M. 2014. *Paleógeno y Neógeno de Tucumán: estratigrafía y paleoambientes sedimentarios*. In: Moyano S, Puchulu ME, Fernandez DS, Vides ME, Nieva S, Aceñolaza G (eds) Geología de Tucumán. Colegio de Graduados en Ciencias Geológicas de Tucumán, Argentina, pp 106-123.
- Georgieff, S.M., Muruaga, C., Ibañez, L.M., Spagnuolo, M.C., Bonini, R.A., Esteban, G., Nasif, N.L. y Del Pero, M. 2017. Estilos de deformación, cronoestratigrafía y evolución paleoambiental de las unidades neógenas de las Sierras Pampeanas Noroccidentales de Catamarca y Tucumán, Argentina. In: C. Muruaga, P. Grosse (Eds.). *Relatorio XX Congreso Geológico Argentino*. San Miguel de Tucumán: Universidad Nacional de Tucumán. 34pp.
- Gibb, G. C., Condamine, F. L., Kuch, M., Enk, J., Moraes-Barros, N., Superina, M., Poinar, H.N. y Delsuc, F. 2015. Shotgun mitogenomics provides a reference phylogenetic framework and timescale for living xenarthrans. *Molecular Biology and Evolution*, 33: 621–642.
- Gifford-González, D.P. 1981. *Taphonomy and paleoecology: A critical review of archaeology's sister disciplines*. En advances in Archaeological Method and Theory, ed. Michael B. Schiffer, Academic Press, 365-438pp.
- Gillette, D. y Ray, C. 1981. Glyptodonts of North America: Smithsonian Contributions on Paleobiology, v. 4.
- Gillette, D.D., Carranza-Castañeda, Ó., White, R.S., Morgan, G.S., Thrasher, L.C., McCord, R., McCullough, G. 2016. Ontogeny and sexual dimorphism of Glyptotherium texanum (Xenarthra, Cingulata) from the Pliocene and Pleistocene (Blancan and Irvingtonian NALMA) of Arizona, New Mexico, and Mexico. *Journal of Mammalian Evolution*, 23, 133-154.
- Góis-Lima, F. 2013. *Análisis morfológico y afinidades de los Pamphathiidae (Mammalia, Xenarthra)* (Tesis Doctoral). Universidad Nacional de La Plata, La Plata. 312pp.
- Goloboff, P.A. y Farris, J.S. 2001. Methods for quick consensus estimation. *Cladistics*, 17:26-34.
- Goloboff, P.A. y Catalano, S.A. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32(3):221-238.
- Gonzalez Bonorino, F. 1950. Geología y petrografía de las Hojas 12d (Caoillitas) y 13d (Andalgalá). Boletín de la Dirección Nacional de Geología y Minería, 70: 1-100.
- González-Ruiz, L.R. 2010. *Los Cingulata (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno temprano y medio de Patagonia (edades santacrucense y "friasense")* (Tesis Doctoral). Universidad Nacional de La Plata, La Plata. 471pp.
- González-Ruiz, L.R. y Tarragó, M.N. 2005. Vientos del sur. El valle de Yocavil (Noroeste Argentino) bajo la dominación incaica. *Estudios atacameños*, 29: 67-95.

- González-Ruiz, L.R., Ciancio, M.R. Martin, G.M. y Zurita, A.E. 2015. First record of supernumerary teeth in Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35: e885033.
- Grayson, D.K. 1988. Danger Cave, Last Supper Cave, and Hanging Rock Shelter: The faunas. *American Museum Natural History Anthropological Papers*, 66:1-130.
- Greco, C. 2014. La cronología del Valle de Yocavil. Escaladas, datos y resultados. *Arqueología*, 20(3): 217-240.
- 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*, 636: 170-189.
- Guzmán, S., Strecker, M. R., Martí, J., Petrinovic, I.A. Schildgen, T.F., Grosse, P., Montero-López, C., Neri, M., Carniel, R., Hongn, F.D., Muruaga C. y Sudo M. 2017. Construction and degradation of a broad volcanic massif: The Vicuña Pampa volcanic complex, southern Central Andes, NW Argentina. *Geological Society of America Bulletin*, 129(5-6): 750-766.
- Hammer, O., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologica Electronica*, 4 (1): 9pp. <https://folk.universitetetioslo.no/ohammer/past>
- Hasiotis, S.T., Fiorillo, A.R. y Hanna, R. 1999. Preliminary report on borings in Jurassic dinosaur bones: Evidence for invertebrate-vertebrate interactions. En: *Vertebrate Paleontology in Utah* (ed. D.D. Gillette). Utah Geological Survey; Miscellaneous Publication, 99-1,p. 193-200.
- Haynes, G. 1983. Frequencies of spiral and green-bone fractures on ungulate limb bones in modern surfaces assemblages. *American Antiquity*, 48:102-114.
- Hernandez, R., Fernandez, C. y Baptista, P. 2010. *Metodología de la Investigación*. Interamericana Editores, S.A. de C.V., México D.F.
- Herráez Ferreiro, J.A. 2013. Conservación preventiva: revisión de una disciplina. *Revista patrimonio cultural de España*, 7:9-14.
- Herrero-Jaime, S.I. 2020. Jornadas culturales del valle Calchaquí: reconstrucción de una experiencia en el ámbito cultural de los “Cerros Altos”. *Andes*, 31(2): 1-32.
- Herrero-Jaime, S.I. 2023. “El agua y la vida” (1984): Crónica, antecedentes y reflexiones en la cuarta edición de las Jornadas Culturales del Valle Calchaquí. *Confabulaciones, Revista de Literaturas de la Argentina*, 9:147-168.
- Hoffstetter, R. 1958. Xenarthra. En: J. Piveteau, ed, *Traité de Paleontologie*, 2: 535-636.
- Huidobro, O.J. 1966. Contribución a la Geología de Las Cumbres Calchaquíes y Sierra del Aconquija (Tucumán-Catamarca). *Acta Geológica Lilloana*, 8: 215-247.
- Huidobro, O.J. 1972. Descripción geológica de la Hoja 11e, Santa María, Provincias de Catamarca y Tucumán. *Boletín de la Dirección Nacional de Geología y Minería*, 134: 1-65.
- Hynek, S.A., Passey, B.H., Prado, J.L., Brown, F.H., Cerling, T.E., Quade, J. 2012. Small mammal carbon isotope ecology across the Miocene–Pliocene boundary, northwestern Argentina. *Earth and Planetary Science Letters*, 321:177-188.

- Ibáñez, L.M. 2001. *Análisis paleoambiental de la Formación Chiquimil en el valle de Santa María, Catamarca, Tucumán y Salta* (Tesis Doctoral). Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Argentina. 266pp.
- International commission on zoological nomenclature, ICZN (2000) Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Cuarta Edición. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. Madrid. 156p.
- Johnson, E. 1985. Current developments in bone technology. En: *Advances in archaeological method and theory* vol. 8. M.B. Schiffer (ed.). 157-235. Academic Press, Nueva York.
- Johnson, E. Gutierrez, M.A., Politis, G., Martinez, G. y Hartwell, W. 1997. Holocene Taphonomy at Paso Otero 1 on the Eastern Pampas of Argentina. En: *Proceedings of the 1993 Bone Modification Conference, Hot Spring, South Dakota* (eds. Hannus, L.A., Rossum, L. y Winham, R.P.). Archaeology Laboratory, Augustana College, Sioux Fall, Occasional Publication, 1: 105-121.
- Kos, A. M. 2003. Characterisation of post-depositional taphonomic processes in the accumulation of mammals in a pitfall cave deposit from southeastern Australia. *Journal of Archaeological Science*, 30: 781-796.
- Kraglievich, J.L. 1934. La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron. Montevideo Imprenta El Siglo Ilustrado, 1-136.
- Kraglievich, J.L. 1952. El perfil geológico de Chapadmalal y Miramar, Provincia de Buenos Aires. *Revista Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional Mar del Plata*, 1:8-37.
- Kuhn, T.S. 1963. Los paradigmas científicos (Spanish trans.1980). In: *Estudios sobre sociología de la ciencia*. Barnes, Kuhn, Merton (eds.).79-102. Alianza Universidad, Madrid. 261pp.
- Larraín, A.A. y Lanzelotti, S.L. 2013. Habitar y cultivar en el este del valle de Yocavil. *La espacialidad en la arqueología: Enfoques, métodos y aplicación*, 151pp.
- Latorre, C., Quade, J y McIntosh, W.C. 1997. The expansion of C₄ grasses and global change in the late Miocene: stable isotope evidence from the Americas. *Earth and Planetary Science Letters*, 146: 83-96.
- Lawrence, D.R. 1979a. *Biostratigraphy*. En: *Encyclopedia of paleontology*, eds, Rhodes Whitmore Fairbridge y David Jablonski, Stroudsburg, Dowden, Hutchinson y Ross Inc. 99-102pp.
- Lawrence, D.R. 1979b. *Diagenesis of fossils - fossil diagenesis*. En: *Encyclopedia of paleontology*, eds, Rhodes Whitmore Fairbridge y David Jablonski, Stroudsburg, Dowden, Hutchinson y Ross Inc. 245-247pp.
- Lindsey, E.L., López Reyes, E.X., Matzke, G.E., Rice, K.A. y McDonald, G.H. 2020. A monodominant late-Pleistocene megafauna locality from Santa Elena, Ecuador: Insight on the biology and behavior of giant ground sloths. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 544: 109599.
- Lokier, S.W. y Al Junaibi, M. 2016. The petrographic description of carbonate facies: are we all speaking the same language?. *Sedimentology*, 63 (7): 1843-1885.

- Lopez-Gonzalez, F., Grandal-d'Anglade, A. y Vidal-Romaní, J.R. 2006. Deciphering bone depositional sequences in caves through the study of manganese coatings. *Journal of Archaeological Science*. 33(5): 707-717.
- López-Polin, L. 2012. Possible interferences of some conservation treatments with subsequent studies on fossil bones: A conservator's overview. *Quaternary International*, 275: 120-127.
- Lorenzano, P. 2004. Filosofía de la Ciencia. *Bernal: Universidad Nacional de Quilmes*, 2004.
- Luna, C.A. y Kaprovickas, J.M. 2011. Primer registro de un ejemplar juvenil de *Glyptodon* sp. (cingulata, glyptodontidae) del cuaternario de la provincia de Córdoba, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 18(1):135-141.
- Luna, C.A., Cerda, I.A., Zurita, A.E., Gonzalez, R., Prieto, M.C., Mothé, D. y Avilla, L.S. 2018. Distinguishing Quaternary glyptodontine cingulates in South America: How informative are juvenile specimens?. *Acta Palaeontologica Polonica*, 63(1): 159–170.
- Lydekker, R. 1887. *Catalogue of the fossil Mammalia in the British Museum (Natural History), Part V. Containing the Group Tillodontia, the Orders Sirenia, Cetacea, Edentata, Marsupialia, Monotremata, y Supplement: XXXVI + 346 pp., 55 figs.* London.
- Lydekker, R. 1895. Contributions to a Knowledge of the Fossil Vertebrates of Argentina. 2. The Extinct Edentates of Argentina. *Anales del Museo de La Plata, Paleontología Argentina*, 3: 1–118.
- Lyman, R.L. 1994. *Vertebrate taphonomy*. Cambridge University Press. Cambridge. 524pp.
- MacFadden, B.J. 2005. Diet and habitat of toxodont megaherbivores (Mammalia, Notoungulata) from the late Quaternary of South and Central America. *Quaternary Research*, 64(2): 113-124.
- MacFadden, B.J., Cerling, T.E., Harris, J.M. y Prado, J. 1999. Ancient latitudinal gradients of C3/C4 grasses interpreted from stable isotopes of New World Pleistocene horse (*Equus*) teeth. *Global Ecology and Biogeography*, 8: 137-149.
- Machado, F.A., Marroig, G. y Hubbe, A. 2021. The pre-eminent role of directional selection in generating extreme morphological change in glyptodonts (Cingulata, Xenarthra). *Proceedings of the royal society B*, 289(1967): 20212521.
- Maddison, W.P. y Maddison, D.R. 2018. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.4.
- Maddison, W.P., Donoghue, M.J. y Maddison, D.R. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Systematic biology*, 33:83-103.
- Madozzo Jaén, M.C., Torres-Carro V., Candela, A.M., Rasia, L. y Bonini, R. 2024. Roedores de las formaciones Andalhuala y Corral Quemado (Mioceno tardío- Plioceno tardío) de San Fernando Norte y Cerro Pampa, Belén, Catamarca. Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina (RCAPA), San Rafael, Mendoza, Argentina. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, R100.
- Maisano, L. 2013. *Análisis paleoambiental y petrografía de la Formación Las Arcas en la quebrada de Jujuil, Sierras Pampeanas, Catamarca, Argentina* (Tesis de Grado). Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán, 76 pp. Inédita.

- Marcos-Fernandez, F. y Ortega, F. 2016. La conservación preventiva de materiales paleontológicos. En: Meléndez, G., Núñez, A. y Tomás, M. (eds.). 2016. Actas de las XXXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Cuadernos del Museo Geominero, nº 20. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid.
- Marcos-Fernandez, F. y Ortega, F. 2020. Controlled chemical cleaning in paleontological preparation: the use of gels on vertebrate fossil remains from the Late Cretaceous of Spain. *Journal of Iberian Geology*, 46: 335-349.
- Marín-Monfort, M.D. 2000. *Estudio tafonómico del yacimiento mioceno de vertebrados de Venta del Moro (Valencia)* (Tesis de Licenciatura). Facultat de Ciències Biològiques, Universitat de València, Valencia, 198 pp. Inédita.
- Marín-Monfort, M.D. 2015. *Tafonomía de los macromamíferos del Pleistoceno Medio al Holoceno del Yacimiento de Azokh 1 en el Cáucaso (Nagorno-Karabagh)* (Tesis Doctoral). Universidad Autónoma de Madrid, Museo Nacional de Ciencias Naturales y Consejo Superior de Investigaciones Científicas y Técnicas, Madrid, 567pp.
- Marín-Monfort, M.D., Suñer, M. y Fernández-Jalvo, Y. 2018. Characterization of recent marks produced on fossil bone surface during taphonomic and taphic processes and their influence on taphonomic studies. *Quaternary International*, 481: 3-13.
- Marín-Monfort, M.D., Fagoaga, A., García-Morato, S., Sánchez, F.J.R., Mallol, C., Hernández, C., Galván, B. y Fernández-Jalvo, Y. 2021. Contribution of small mammal taphonomy to the last Neanderthal occupations at the El Salt site (Alcoi, southeastern Spain). *Quaternary Research*, 103: 208-224.
- 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 Province, Argentina. *Fieldiana Geology*, 9: 1-80.
- 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.
- Martin, L.D. y West, D.L. 1995. The recognition and use of dermestid (Insecta, Coleoptera) pupation chambers in paleoecology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 113(2-4): 303-310.
- Martínez, S. y Huang, X. 2011. Introducción: Hacia una filosofía de la ciencia centrada en prácticas. En: *Historia, prácticas y estilos en la filosofía de la ciencia. Hacia una epistemología plural*. Iztapalapa y Miguel Ángel Porrúa (eds.). 5-63. UAM, México.
- Mautino, L.R. 2010. *Palinofloras de las Formaciones San José y Chiquimil (Mioceno Medio y Superior), Noroeste de Argentina* (Tesis Doctoral). Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes. 444pp.
- McDonald, G.H. 2005. Paleocology of extinct Xenarthrans and the Great American Biotic Interchange. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 45: 319-340.
- McKenna, M.C. y Bell, S.K. 1997. *Classification of Mammals above the Species Level*. Columbia Univ. Press, New York. 620 pp.
- Medina, C. 2001. Paradigma de la investigación sobre lo cuantitativo y cualitativo. *Ciencia e Ingeniería Neogranadina*, 10: 79-84.

- Meléndez-Hevia, G., 1944a. Abraión surfaces on internal moulds of ammonites as palaeobathymetric indicators. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 110:29-42.
- Meléndez-Hevia, G., 1944b. Dispersión biogeográfica y tafonómica de ammonoideos filoceratinos hacia la Cuenca Ibérica en el Jurásico Medio. *Coloquios de Paleontología (Homenaje al Profesor Bermudo Meléndez)*, 46: 129-149.
- Meléndez-Hevia, G., 1995. Taphonomic gradients in Middle Jurassic ammonites of the Iberian Range (Spain). *Geobios*, 18:155-165.
- Meléndez-Hevia, G., 1996. Phylloceratina ammonites in the Iberian Basin during the Middle Jurassic: a model for biogeographical and taphonomic dispersal related to sea-level changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 120:291-302.
- Meléndez-Hevia, G., Bello, J., Delvene, G. y Pérez-Urresti I. 1997. El Jurásico Medio y Superior (Calloviense-Kimmeridgiense) en el sector de la Llanura de Arcos (Ariño-Oliete, Teruel): Análisis tafonómico y Bioestratigrafía. *Cuadernos de Geología Ibérica*, 23:269-300.
- Méndez, C.R. 2022. *Tafonomía y bioestratigrafía de los vertebrados del Pleistoceno tardío de las provincias de Corrientes (Formación Toropí/Yupoí) y Formosa (Formación Río Bermejo), Argentina* (Tesis Doctoral). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste. Corrientes. 213pp.
- Merchán-Cruz, E.A., Lugo-González, E. y Hernández-Gómez, L.H. 2011. Aprendizaje significativo apoyado en la creatividad e innovación. *Metodología de la Ciencia*, 3.1:47-61.
- Miño-Boilini, A.R., Bonini, R.A. y Brandoni, D. 2019. Diversidad de perezosos del Neógeno tardío de la Cuenca Villavil-Quillay, Catamarca, Argentina. In: Coira B, Flores V, editores. *V Simposio del Mioceno-Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina*, p. 115-117.
- Mitchell KJ, Scanferla A, Soibelzon E, Bonini R, Ochoa J, Cooper A (2016) Ancient DNA from the extinct South America giant glyptodont *Doedicurus* sp. (Xenarthra: Glyptodontidae) reveals that glyptodonts evolved from Eocene armadillos. *Molecular Ecology*, 25:3499-3508.
- Montalvo, C.I. 2004. *Paleobiología de la Asociación faunística de Caleufú (La Pampa, Formación Cerro Azul, Mioceno superior-Plioceno inferior), a través de análisis tafonómicos* (Tesis Doctoral). Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. La Plata. 251 pp.
- Morales, E. 1988. Dinámica sedimentaria y concentraciones fósiles: implicaciones en la realimentación tafonómica. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 2:31-40.
- Moreno, F.P. 1882. Patagonia. Resto de un antiguo continente hoy sumergido. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 14:77-131.
- Moreno, F.P. 1888. Informe preliminar de los progresos del Museo La Plata, durante el primer semestre de 1888. *Boletín del Museo de La Plata*, 2:1-35.
- Moreno, F.P. y Mercerat, A. 1891. Exploración arqueológica de la Provincia de Catamarca: Paleontología. *Revista del Museo de La Plata*, 1:201-236.

- Morlan, 1980. Taphonomy and archaeology in the Upper Pleistocene of the northern Yukon Territory: *A glimpse of the peopling of the New World. Mercury Series*, 94:1-380.
- Morrone, J.J. y Escalante, T. 2009. Diccionario de biogeografía. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F., pp230.
- Moyano, M.S. 2003. *Mapeo y sedimentología de los depósitos lacustres miocenos de la Formación Chiquimil en el Cerro Pampa, Catamarca* (Tesis de Licenciatura). Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán. 71 pp.
- Müller, A.H. 1963. Lehrbuch der Paläozoologie. 1. Allgemeine Grundlagen. C. Die Fossilisatinslehre. Fischer, Jena, 17-134.
- Muruaga, C.M. 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, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo. San Miguel de Tucumán. 270 pp. (Inédita).
- Muruaga, C.M. 2001a. Estratigrafía y desarrollo tectosedimentario de los sedimentos terciarios en los alrededores de la Sierra de Hualfín, borde suroriental de la Puna, Catamarca, Argentina. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis*, 8(1):27-50.
- Muruaga, C.M. 2001b. Petrografía y procedencia de areniscas terciarias en la Subcuenca de Hualfín, provincia de Catamarca, noroeste de Argentina. *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología*, 8 (2):15-35.
- Muruaga, C.M., Sial, A.N. y Bossi G.E. 2003. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ distributions in the Cerro Pampa Section (Santa María-Hualfin Basin, Catamarca, Argentina) and their paleogeographic implications. South American Symposium on Isotope Geology. Actas: 372-375.
- Muruaga, C.M., Sial, A., Ferreira, V., Vides, M., Bossi, G., y Unda, R.P.T. 2005. Chemostratigraphic correlation of the Cerro Pampa and Villavil sections at the southern part of the Santa María-Hualfin Basin (Pampean Ranges, NW Argentina). In *Congreso Brasileiro de Geoquímica y Simposio de Geoquímica Dos Países do Mercosul*, 2: 274-284.
- Myers, T.P., Voorhies, M.R. y Corner, R.G. 1980. Spiral Fractures and bone pseudo-tools at paleontological sites. *American Antiquity*, 45: 483-490.
- Nastri, J. 2005. Arqueología en Catamarca. El Valle de Santa María de Yocavil: Cerámica Santamariana: Iconografía calchaquí. En: Encrucijadas, n°31. Universidad de Buenos Aires.
- Newman, A. 1998. Pyrite oxidation and museum collections: a review of theory and conservation treatments. *The geological curator*, 6 (10): 363-371.
- Nixon, K.C. y Carpenter, J.M. 1993. On Outgroups. *Cladistics*, 9: 413-426.
- Núñez-Blasco, A., Zurita, A.E., Miño-Boilini, A.R. y Bonini, R.A. 2019a. 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. pp 111-113.
- Núñez-Blasco, A., Miño-Boilini, A.R., Bonini, R.A., F. Cuadrelli y Zurita, A.E. 2019b. Nuevos registros de Doedicurinae (cingulata, Glyptodontidae del Neógeno tardío de Catamarca, Argentina: implicancias taxonómicas. Libro de resúmenes de la Reunión de comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina. pp 133-134.

- Núñez-Blasco, A., Zurita, A.E., Miño-Boilini, A.R. y Bonini, R.A. 2020. Chronologic distribution of the Glyptodontidae (Mammalia, Cingulata) recorded in the Villavil-Quillay Basin, Catamarca, Argentina. In: Crespo V, y Citton P (Eds) *2nd Palaeontological Virtual Congress*, pp 187.
- Núñez-Blasco, A., Zurita, A.E., Miño-Boilini, A.R., Bonini, R. y Cuadrelli, F. 2021a. The glyptodont *Eleutherocercus solidus* from the late Neogene of North-Western Argentina: Morphology, chronology, and phylogeny. *Acta Palaeontologica Polonica*. 66. 79–99.
- Núñez-Blasco, A., Zurita, A.E., Miño-Boilini, A.R. y Bonini, R.A. 2021b. Morfometría geométrica aplicada al estudio de mandíbulas de Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra): implicancias evolutivas y filogenéticas. 34 Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. Actas 69.
- Núñez-Blasco, A., Bonini, R.A., Zurita, A.E. y Miño-Boilini, A.R. 2021c. Nuevo registro del Glyptodontidae *Phlyctaenopyga ameghini* en el Mioceno-Plioceno (Cuenca Villavil-Quillay, Catamarca, Argentina): Variabilidad ontogenética e implicancias sistemáticas. *VI Simposio del Mioceno-Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina. Publicación electrónica, Asociación Paleontológica Argentina*. 22 (R1)-2022:R42PP.
- Núñez-Blasco, A., Miño-Boilini, A.R., Bonini, R., Barbosa, F.H., Tomassini, R.L., y Zurita, A.E. 2022. New remains of *Eleutherocercus* (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae) from the Pampean and Northwestern regions of Argentina: morphology and phylogeny of late Neogene Doedicurinae, *Historical Biology*, 35(8): 1274–1287.
- Núñez-Blasco, A., Tomassini, R.L., Marín-Monfort, M.D., Miño-Boilini, A., Bonini, R.A., y Zurita, A.E. 2023. Caudal tubes taphonomy of the neogene genus *Eleutherocercus* (Cingulata, Glyptodontidae) and its taxonomic implications. In Vlachos, E., Crespo, V.D., Ríos Ibañez, M., Arnal, F.A.M., Gamonal, A., Cruzado-Caballero, P., González-Dionis, J., Guerrero-Arenas, R. and Sánchez-García, A. (eds), *Book of Abstracts of the 4th Paleontological Virtual Congress*, 378pp.
- Núñez-Blasco, A., Zurita, A.E., Bonini, R., Miño-Boilini, A.R., Quiñones, S., Toriño, P., Zamorano, M., Georgieff, S. 2024a. Plohophorini glyptodonts (Xenarthra, Cingulata) from the late Neogene of Northwestern Argentina. Insight into their diversity, evolutionary history and paleobiogeography. *Journal of Mammalian Evolution*, 31, 33.
- Núñez-Blasco, A., Cuadrelli, C., Bonini, R., Zurita, A.E. 2024b. Nuevos registros de *Glyptodontidium tuberifer* Cabrera, 1944 (Cingulata, Glyptodontidae) en el Neógeno de la región noroeste de Argentina y sus implicancias paleobiogeográficas. XXXVII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados y VIII Jornadas Técnicas de Paleontología de Vertebrados (Libro de Resúmenes), pag 76.
- Núñez-Blasco, A., De los Reyes, M., Cuadrelli, F., Quiñones, S., y Zurita, A.E. 2024c. New remains of Doedicurini (Cingulata, Glyptodontidae) from the latest Pliocene/earliest Pleistocene of the Pampean Region (Argentina) shed light on the morphological evolution of the caudal tube. *Journal of South American Earth Sciences*, 149: 105232.
- O'Connor T.P. y O'Connor T. 2000. *The archaeology of animal bones*. Texas A&M University Press, 206 pp.
- Oliva, C., Zurita, A.E., Dondas, A., y Scillato-Yané, G.J. (2010). The Glyptodontinae (Xenarthra, Glyptodontidae) of the Chapadmalalan stage/age (late Pliocene): review and contributions to knowledge. *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 27(1), 112-120.

- Owen, R. 1838. Note of the Glyptodon; 178b-178e in W. Parish (Ed). *Buenos Ayres y the Province of the Rio de la Plata, their present state, trade and debt; with some account from original documents of the progress of geographical discovery in those parts of South America during the last sixty years*, J. Murray. London.
- Owen, R. 1839. Description of a tooth y part of the skeleton of the Glyptodon, a large quadruped of the Edentate order, to which belongs the tessellated bony armour figured by Mr. Clift in his memoir on the remains of the Megatherium, brought to Engly by Sir Woodbine Parish, F.G.H. *Proceedings of the Geological Society of London* 3: 108-113.
- Owen, R. 1840. Fossil Mammalia. In: C.R. Darwin (Ed.) *Zoology of the Voyage of H.M.S. Beagle, under the command of Captain Fitzroy, during the years 1832 to 1836*. 1(4): 81-111.
- Owen, R. 1845. Descriptive and illustrated catalogue of the fossil organic remains of Mammalia and Aves contained in the Museum of the Royal College of Surgeons of England. R. and J.R. Taylor, London.
- Palamarczuk, V., Spano, R., Weber, F., Magnífico, D., López, S. y Manasiewicz, M. 2007. Soria 2: Apuntes sobre un sitio Formativo en el valle de Yocavil (Catamarca, Argentina). *Intersecciones en antropología*, 8: 121-134.
- Paula Couto, J.C. 1979. *Tratado de Paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciencias, Rio de Janeiro, 590 pp.
- Peirano, A. 1956. Observaciones generales sobre la tectónica y los depósitos terciarios del cuadrángulo 26°S-64°30' 0-28° 30'S-67°0 en el noroeste argentina. *Acta Geol. Lilloana*, 1: 61-144.
- Pesquero, M.D. 2006. *Tafonomía del yacimiento de vertebrados miocenos de Cerro de La Garita (Concud, Teruel)* (Tesis Doctoral). Universidad Complutense de Madrid, Madrid. pp. 377.
- Pesquero, M.D. Alcalá, L. y Fernandez-Jalvo, Y. 2013. Taphonomy of the reference Miocene vertebrate mammal site of Cerro de la Garita, Spain. *Lethaia*, 46: 378-398.
- Pfretzschner, H.U. y Tütken, T. 2011. Rolling bones- Taphonomy of Jurassic dinosaur bones inferred from diagenetic microcracks and mineral infillings. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 31(1-2): 117-123.
- Pingel, H., Mulch, A., Alonso, R.N., Cottle, J., Hynek, S.A., Poletti, J., Strecker, M.R., 2016. Surface uplift and convective rainfall along the southern Central Andes (Angastaco Basin, NW Argentina). *Earth and Planetary Science Letters*, 440: 33e42.
- Politis, G.G., Messineo, P.G., Stafford, T.W. y Lindsey, E.L. 2019. Campo Laborde: A Late Pleistocene gigant ground sloth kill and butchering site in the Pampas. *Science advances*, 5 (3): 2-10.
- 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(3), 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(5): 1165-1179.

- Prates, L. y Pérez, S.I. 2021. Late Pleistocene South American megafaunal extinctions associated with rise of Fishtail points and human population. *Nature Communications*, 12: 2175.
- Prevosti, F.J. y Forasiepi, A.M. 2018. Evolution of South American mammalian predators during the Cenozoic: paleobiogeographic and paleoenvironmental contingencies. Springer.
- Prevosti, F.J., Romano, C.O., Forasiepi, A.M., Hemming, S., Bonini, R., Candela, A.M., Cerdeño, E., Madozzo-Jaén, M.C., Ortiz, P.E., Pujos, F., Rasia, L., Schmidt, G.I., Taglioretti, M., MacPhee, R.D.E. y Pardiñas, U.F.J. 2021. New radiometric 40 Ar–39 Ar dates and faunistic analyses refine evolutionary dynamics of Neogene vertebrate assemblages in southern South America. *Scientific Reports*, 11(1):1-14.
- Prevosti, F.J., Romano, C.O., Chemisquy, M.A., y Bonini, R. 2025. Evolutionary patterns of the mammals of the “Age of the Austral Plains” (Late Miocene–Early Pleistocene) from the southern cone of South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 105579.
- Prothero, D.R. 2014. Species longevity in North American fossil mammals. *Integrative zoology*, 9(4), 383-393.
- Prothero, D.R., y Heaton, T.H. 1996. Faunal stability during the early Oligocene climatic crash. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 127(1-4), 257-283.
- Quiñones, S.I. 2020. 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). Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes. 337pp.
- Quiñones, S.I., De Los Reyes, M., Zurita, A.E., Cuadrelli, F., Miño-Boilini, A.R. y Poiré, D. 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 Science*, 103: 102701.
- Quiñones SI, Cuadrelli F, De los Reyes M, Luna CL, Poire D, Zurita AE (2023) A new species of Plohophorus Ameghino (Cingulata, Glyptodontidae) from the latest Pliocene–earliest Pleistocene of the Pampean Region (Argentina): the last survivor of a Neogene lineage. Phylogeny and paleobiogeographical comments on the 'Plohophorini' glyptodonts. *Journal of Systematic Palaeontology*, 21(1):2246963.
- Rasband, W.S. 1997-2015. ImageJ. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA.
- R Core Team. 2023. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. [accessed 2023 May 01]. <http://www.R-project.org/>
- Redford, K.H. y Wetzell, R.M. 1985. *Euphractus sexcinctus*. *Mammalian Species*, 252, 1-4.
- Ricklefs, R.E. 1993. The Economy of Nature. W.H. Freeman, Nueva York.
- Ricoy, C. 2006. Contribución sobre los paradigmas de investigación. *Revista do Centro de Educação*, 31(1): 11-22.
- Riding, R. 2002. Structure and composition of organic reefs and carbonate mud mounds: concepts and categories. *Earth-Science Reviews*, 58(1-2): 163-231.
- Riggs, E.S. 1928. Work accomplished by the Field Museum Paleontological Expeditions to South America. *Science*, 67(1745): 585-587.

- Riggs, E.S. y Patterson, B. 1939 Stratigraphy of Late Miocene and Pliocene deposits of the Province of Catamarca (Argentina) with notes on the faune. *Physis*, 14:143-162.
- Rinderknecht A.1999. Estudios sobre la familia Glyptodontidae Gray, 1869. I. Nuevos registros para el Uruguay y consideraciones sistemáticas (Mammalia: Cingulata). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 2(3): 145-156.
- Robledo, J.M., Barasoain Goñi, D., Quiñones, S.I., Landa Ramirez, E.M., Zurita, A.E. y Galli, C.I. 2023. Reconstructing the Late Miocene paleoenvironment of northwestern Argentina: New sedimentological and faunistic evidence from the Palo Pintado Formation. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 129(2): 289-307.
- Robledo, J.M., Sferco, E., Pisano, M.F., Bonini, R.A., Ibañez, L.M. y Georgieff, S.M. 2025. Biotic-Abiotic Environmental Characterization of the Cerro Pampa Paleolake (Chiquimil Formation, Upper Miocene) in Catamarca, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 164:105640.
- Rodríguez-Díaz, A.A., Villaseñor-Cabralc, M.G., Canetd, C., Prol-Ledesmad, R.M., y Camprubíe, A. 2005. Clasificación de los yacimientos de manganeso y ejemplos de depósitos mexicanos e internacionales. *Boletín de mineralogía*, 16(1): 33-43.
- Rohlf, F.J. 2010. Programs tpsDig, version 2.16, tpsUtility, version 1.47. Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook.
- Rohlf, F.J. 2016. tps Utility program version 1.70. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook.
- Román-Carrión, J.L., Madden, R., Miño-Boilini, Á.R., y Zurita, A.E. 2022. New data on the diversity and chronology of the late Miocene Xenarthra (Mammalia) from Ecuador. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 41(6), e2088293.
- Romano, C.O. 2024. *Mamíferos fósiles del Mioceno Tardío-Plioceno de las Huayquerías del Este, provincia de Mendoza: sistemática, bioestratigrafía, paleoecología y reconstrucción paleoambiental*, (Tesis doctoral). Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina. Tomo I, 403 pp. Inedita.
- Romano, C.O., Garrido, A.C., Barbeau Jr, D.L., Vera, R.B., Bonini, R., Boscaini, A., Cerdeño, E. Cruz, L.E., Graciela, I.E., De la Fuente, M.S., Fernández-Monescillo, M., Fernícola, J.C., Krapovickas, V., Madozzo-Jaén, M.C., Pérez, M.E., Pujos, F., Rasia, L., Turazzini, G.F., Vera, B., MacPhee, R.D.E., Forasiepi, A.M. y Prevosti, F.J. 2023. Redefining the Huayquerian Stage (Upper Miocene to Lower Pliocene) of the South American chronostratigraphic scale based on biostratigraphical analyses and geochronological dating. *Papers in Palaeontology*, 9(6), e1539.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanianos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, 25:1-247.
- Ruiz-Ramoni, D., Romano, C.O., Tarquini, S.D., Forasiepi, A.M., Massini, J.L.G., Barbeau, D.L., Cruz, L.E., Barasoain, D., Cerdeño, E., Madozzo-Jaén, M.C., Combina, A.M., Asurmendi, E., Pujana, R.R., Torres Carro, V., Ortiz, P.E., Schmidt, G.I., Krapovickas, V., Fernicola, J.C., Marensi, S.A. y Prevosti, F.J. 2023. Mammalian diversity and age of the Salicas formation (Late Miocene–early Pleistocene), Northwestern Argentina: State of knowledge and new contributions. *Journal of South American Earth Sciences*, 131, 104605.

- Rusconi C. 1948. El Puelchense de Buenos Aires y su fauna (Plioceno Medio), primera parte. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología. Facultad de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales aplicadas a la Industria de la Universidad Nacional del Litoral*, 33 (1): 86-90.
- Salas-Grismondi, R, Ochoa, D, Gamarra, J, Pujos, F, Foster, DA y Tejada, JV (2023) Pliocene pre-GABI herbivorous mammals from Espinar, Peruvian Andean Plateau. *Journal of Vertebrate Paleontology*, e2237079.
- Sampietro Vattuone, M.M., Peña Monné, J.L., Maldonado, M.G., Marcén, C.S., Baez, W.A., Sola, A.M., y Blasi, A.M. 2018. Cambios ambientales durante el Holoceno superior registrados en secuencias morfosedimentarias fluvio-eólicas del Valle de Santa María (Noroeste Argentino). *Boletín geológico y minero*, 129.
- Sánchez, I.M., Fraile García, S., Morales Romero, J. Alcalá Martínez, L., Montoya Bello, P. 2000. Tafonomía. En: Patrimonio paleontológico de la Comunidad de Madrid, Monografía nº6 Arqueología, Paleontología y Etnografía (Coord J. Morales). Comunidad de Madrid, Madrid 140-149.
- Sánchez, V. Denys, C y Fernandez-Jalvo, Y. 1997. Origine et formation des accumulations de microvertébrés de la couche la du site du Monté di Tuda (Croce, Holocène). Contribution à l'étude taphonomique des micromammifères. *Geodiversitas*, 19:129-157.
- Sanchíz, B. y Rodríguez, J. 1994. Manual de catalogación y gestión de las colecciones científicas de Historia Natural. In: Borja Sanchiz, ed. Serie de Manuales Técnicos de Museología, Madrid: MNCN-CSIC.
- Sanz-Pérez, D., Montalvo, C.I., Mehl, A.E., Tomassini, R.L., Fernández, M.H. y Domingo, L. 2024. Paleoenvironment and paleoecology associated with the early phases of the Great American Biotic Interchange based on stable isotope analysis of fossil mammals and new UPb ages from the Pampas of Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 111917
- Sasso, A. 1997. *Geological evolution and tecthallogenic relationships of the Farallón Negro Volcanic Complex, NW Argentina* (Tesis Doctoral). Queens University (inédito), Kingston, Ontario, Canada. 268p.
- Scillato-Yané, G.J. 1977. Sur quelques Glyptodontidae nouveaux (Mammalia, Edentata) du Déseadien (Oligocene inférieur) de Patagonie (Argentine). *Bulletin del Museo Nacional de Historia Natural*, 64: 249-262.
- 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. La Plata. 159 pp.
- Scillato-Yané, G.J. 1986. Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). *Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 2: 151-155.
- Scillato-Yané, G. J., Carlini, A. A. 1998. Nuevos xenarthra del friasense (Mioceno medio) de Argentina.
- Scott, W.B. 1903. Mammalia of the Santa Cruz beds. II. Glyptodontia and Gravigrada. Pp. 107–227 in W.B. Scott (ed.). *Reports of the Princeton University expeditions to Patagonia, 1896–1899. Volume 5, Palaeontology*. Princeton University Press, Princeton.

- Schmidt, G.I., Armella, M.A. y Bonini, R.A. 2024. Updated record of Proterotheriidae (Litopterna, Mammalia) from the late Neogene of northwestern Argentina. *Historical Biology*, 1-24.
- Seilacher, A. 1973. Biostratigraphy: the sedimentology of biologically standardized particles. En: *Evolving concepts in Sedimentology*. R.N. Ginsburg (ed.). 159-177. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Shipman, P. 1981. Life history of a fossil. An introduction to Taphonomy and Paleoecology. Harvard University Press, Cambridge y Londres. 222pp.
- Shipman, P. y Rose, J. 1988. Bone tools: an experimental approach. En: *Scanning electron microscopy in archaeology*. S.L. Olsen (ed.) 303-335. British Archaeological Reports International Series 452, Oxford.
- Shockey, B.J. 2017. New early diverging Cingulate (Xenarthra: Peltephilidae) from the Late Oligocene of Bolivia and considerations regarding the origin of crown Xenarthra. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 58(2):371–396.
- Simpson, G.G. 1945. The principles of classification and classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85 (16): 1-350.
- Simpson, G.G. 1947. A miocene Glyptodont from Venezuela. *American Museum Novitates* 1368: 1-10.
- Simpson, G.G. 1948. The beginning of the age of mammals in South America. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 91 (1): 1-232.
- Simpson, G.G. 1974. Notes on Didelphidae (Mammalia, Marsupialia) from Huayquerian (Pliocene) of Argentina. *American Museum Novitates*, 2559: 1-15.
- Siqueiros Beltones, D.A. y Jaime, M. 2015. *Ensayos en filosofía científica*. CICIMAR Oceánides, México, 195p.
- Soibelzon, E., Zurita, A. E. y Carlini, A. 2006. Glyptodon munizi Ameghino (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae): redescubrimiento y anatomía. *Ameghiniana*, 43: 377–385.
- Soibelzon, E., Gasparini, G.M., Zurita, A.E. y Soibelzon, L. 2008. Análisis faunístico de vertebrados de las toscas del Río de La Plata (Buenos Aires, Argentina): un yacimiento paleontológico en desaparición. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie*, 10(2): 291-308.
- 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.H., Zamorano, M., Scillato-Yané, G.J., Piazza, D., Rodríguez, S., Soibelzon, E. y Tonni, E.P. 2012. Un Glyptodontidae de gran tamaño en el Holoceno temprano de la región Pampeana, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología*, 15(1): 105-112.
- Spagnuolo, C.M., Georgieff, S.M. y Rapalini, A.E. 2010. Stratigraphy and first datings of the Las Arcas Formation, Santa María Valley, Salta Province, Argentina. 18th International Sedimentological Congress. Actas: R821.
- Spagnuolo, C.M., Georgieff, S.M. y Rapalini, A.E. 2013. Magnetoestratigrafía en sedimentitas del mioceno tardío del noroeste de Argentina. *Latinmag Letters* 3 Special Issue 3:1-5.

- Spagnuolo, C.M., Georgieff, S.M. y Rapalini, A.E. 2015. Magnetostratigraphy of the Miocene las Arcas formation, Santa María valley, northwestern Argentina. *Journal of South American Earth Science*, 63:101-113.
- Spagnuolo, C.M., Georgieff, S.M., Ibañez, L.M., Bonini R.A. y Rapalini, A.E. 2023. Estudio magnetoestratigráfico preliminar de la sección superior del Grupo Santa María, Catamarca Argentina. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 24(R1).
- Speyer, S.E. y Brett, C.E. 1986. Trilobite Taphonomy and Middle Devonian Taphofacies. *Palaios*, 1: 312-327.
- Stelzner, A. 1872. Mittheilungen an professor H. B. Geinitz. Neues Jahrbuch für Mineralogie, 630-636.
- Stelzner, A. 1885. *Beiträge zur Geologie und Palaeontologie der argentinischen Republik: pt. 1*. T. Fischer. 382pp.
- Strecker, M.R., Cereny, P., Bloom, A.L. y Malizia, D. 1989. Late Cenozoic tectonism and landscape development in the foreland of the Andes; Northern Sierras Pampeanas (26°-28°S), Argentina. *Tectonics*, 8:517-534.
- Strömberg, C.A.E. y McInerney, F.A. 2011. The Neogene transition from C3 to C4 grassland in North America: assemblage analysis of fossil phytoliths. *Paleobiology*, 37(1): 50-71.
- Tambusso, P.S., y Fariña, R.A. 2015. Digital cranial endocast of *Pseudoplohophorus absolutus* (Xenarthra, Cingulata) and its systematic and evolutionary implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35(5), e967853.
- Tapia, A. 1941. Descripción geológica de la Provincia de Catamarca, en Aguas Minerales de la República Argentina. *Comisión Nacional de Clima. y Aguas Minero-Medicinales*, 3:19-75.
- Tarragó, M.N. y González-Ruiz, L.R. 2005. Variabilidad en los modos arquitectónicos incaicos: un caso de estudio en el valle de Yocavil (noroeste argentino). *Chugará (Arica)*, 37(2):129-143.
- Tófaló, O.R. y Morrás, H.J. 2009. Evidencias paleoclimáticas en duricostras, paleosuelos y sedimentitas silicoclásticas del Cenozoico de Uruguay. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 65(4): 674-686.
- Tomassini, R.L., Marin-Monfort, M.D., García-Morato, S., Montalvo, C.I., Barasoain, D., Zaracho, E.M., Chatellenaz, M.L., Garrone, M.C., Zurita, A.E. y Fernández-Jalvo, Y. 2023. Armadillo osteoderms altered by digestion and how taphonomy can help taxonomy. *Palaios*, 38(1): 31-42.
- Toriño, P. 2015. *Nuevos aportes a la sistemática de los "Plohophorini" de Uruguay (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae)* (Tesis de Licenciatura). Instituto de ciencias Geológicas y Facultad de Ciencias (UdelaR). Montevideo. 222pp.
- Toriño, P. y Perea, D. 2018. New contributions to the systematics of the "Plohophorini" (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae) from Uruguay. *Journal of South American Earth Science*, 86:410-430.
- Toriño, P., Soto, M. y Perea, D. 2021. A comprehensive phylogenetic analysis of coelacanth fishes (Sarcopterygii, Actinistia) with comments on the composition of the Mawsoniidae

- and Latimeriidae: Evaluating old and new methodological challenges and constraints. *Historical Biology*, 33(12):3423-3443.
- Turner, D. 2011. *Paleontology. A philosophical introduction*. Cambridge, University Press.
- Tuross, N., Behrensmeyer, A.K. y Eanes, E.D. 1989. Strontium increases and crystallinity changes in taphonomic and archaeological bone. *Journal of Archaeological Science*, 16:661-672.
- Valtierra, N., Courtenay, L.A. y López-Polín, L. 2020. Microscopic analyses of the effects of mechanical cleaning interventions on cut marks. *Archaeological and Anthropological Sciences*, 12(8):193.
- Valtierra, N., Courtenay, L.A., Yravedra, J. y López-Polín, L. 2024. Cumulative effect of high-resolution silicone moulds on the morphology of cut marks. *Archaeometry*, 66 (3): 665-682.
- Villa P. y Mahieu, E. 1991. Breakage patterns of human long bones. *Journal of Human Evolution*, 21:27-48.
- Villarroel, C. 1983. Descripción de *Asterostemma? acostae* nueva especie de propalaehoplophorino (Glyptodontidae, Mammalia) del Mioceno de La Venta, Colombia. *Geologia Norandina*, 7,29-34.
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., Kay, R.F., Fariña, R.A., Di Giacomo, M., Perry, J.M., Precosti, F.J., Toledo, N., Cassini, G.H. and Fernicola, J.C. 2010. A baseline paleoecological study for the Santa Cruz Formation (late-early Miocene) at the Atlantic coast of Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 292 (3-4): 507-519.
- Vizcaíno, S.F., Cassini, G.H., Fernicola, J.C. y Bargo, M.S. 2011. Evaluating habitats and feeding habits through ecomorphological features in glyptodonts (Mammalia, Xenarthra). *Ameghiniana*, 48: 305-319.
- Vizcaino, S.F., Fernicola, J.C., Bargo, M.S. 2012. Paleobiology of Santacrucian glyptodonts and armadillos (Xenarthra, Cingulata). *Early Miocene paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*, 194-215.
- Vrba, E.S. 2000. Major features of Neogene mammalian evolution in Africa. In: Partridge TC, Maud R, eds. *Cenozoic Geology of Southern Africa*. Oxford University Press, Oxford, pp. 277-304.
- Vrba, E.S., y DeGusta, D. 2004. Do species populations really start small? New perspectives from the Late Neogene fossil record of African mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1442), 285-293.
- West, D.L. y Hasiotis, S.T. 2007. Trace fossils in an archaeological context: examples from bison skeletons, Texas, USA. *Trace Fossils*, 545-561.
- Westerhold, T., Marwan, N., Drury, A.J., Liebrand, D., Agnini, C., Anagnostou, E., Barnet, J.S.K., Bohaty, S.M., Vleeschouwer, D.D., Florindo, F., Frederichs, T., Hodell, D.A., Holbourn, A.E., Kroon, D., Laurentino, V., Littler, K., Lourens, L.J., Lyle, M., Pälike, H., Röhl, U., Tian, J., Wilkens, R.H., Wilson, P.A., Zachos, J.C. 2020. An astronomically dated record of Earth's climate and its predictability over the last 66 million years. *Science*, 369(6509):1383-1387.

- Willey, E.O., Siegel-Causey, D., Brooks, D.R. y Funk, V.A. 1991. The complete cladist, a primer of phylogenetic systematics. Universidad de Kansas Museo Natural e Historia. Spec. Publ. 19:1-158.
- Wright, V.P. 1992. A revised classification of limestones. *Sedimentary Geology*, 76: 177-185.
- Wurschmidt, E. 1982. Jornadas Culturales del Valle Calchaquí. *Cuadrante Noa*, (6-7): 57.
- Zachos, J.C., Shackleton, N.J., Revenaugh, J.S., Pälike, H. y Flower, B.P. 2001. Climate response to orbital forcing across the Oligocene-Miocene boundary. *Science*, 292(5515): 274-278.
- Zachos, J.C., Dickens, G.R., y Zeebe, R.E. 2008. An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature*, 451(7176): 279-283.
- Zamorano, M. 2012. Los Panochthini (Xenarthra, Glyptodontidae): Sistemática y Evolución. Dissertation, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Zamorano, M. 2013. Diagnósis y nueva descripción de *Propanochthus bullifer* (Burmeister) (Xenarthra, Glyptodontidae). Consideraciones bioestratigráficas y cronológicas de su procedencia. *Spanish Journal of Palaeontology*, 28(2): 283-292.
- Zamorano, M. y Brandoni, D. 2013. Phylogenetic analysis of the Panochthini (Xenarthra, Glyptodontidae), with remarks on their temporal distribution. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 37(4):442-451.
- Zamorano, M., Scillato-Yané, G.J., González Ruiz, L.R., Zurita, A. 2011. Revisión de los géneros *Nopachtus* Ameghino y *Phlyctaenopyga* Cabrera (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae) del mioceno tardío y plioceno de Argentina. *Revista del Museo Argentino Nueva Serie*, 13(1):59–68.
- Zamorano, M., Scillato-Yané, G.J., Zurita, A.E. 2014. Revisión del género *Panochthus* (Xenarthra, Glyptodontidae). *Revista del Museo de La Plata, Sección Paleontología*, 14,1–46.
- Zamorano, M., Moreno, G.G., Vaccari, N.E., Falcón, C.M., Combina, A.M. y Bonini, R.A. 2017. Primer registro de *Nopachtus coagmentatus* (Xenarthra, Glyptodontidae) para la Provincia de Catamarca, Argentina. Revisión del género *Nopachtus*. *Estudios Geológicos*, 73(2): e067.
- Zamudio, M.B. y Carignano, A.P. 2023. Upper Miocene calcareous microfossils (Foraminifera and Ostracoda) from northwestern Argentina. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 23 (2): 27:44.
- Zittel, K. A. 1893. Handbuch der Palaeontologie. Palaeozoologie, IV. Band: Mammalia. Druck und verlan von R. Oldenbourg, Munchen und Leipzig. 799p.
- Zurita, A. E. 2002. Nuevo Gliptodonte (Mammalia, Glyptodontoidea) del Cuaternario de la Provincia del Chaco (Argentina). *Ameghiniana*, 39, 175–182.
- 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. 376pp.
- Zurita, A.E. 2007b. Los Hoplophorini (Xenarthra, Glyptodontidae) 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 Tardioplioceno Temprano) de la Argentina. *Studia Geologica Salmanticensia*, 42:11-20.
- Zurita, A.E., y Aramayo, S.A. 2007. New remains of *Eosclerocalyptus tapinocephalus* (Cabrera)(Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae): description and implications for its taxonomic status. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 113(1): 57-66.
- Zurita, A.E., Gasperini, G., Soibelzon, E., Alcaraz, M.A., y Miño-Boilini, A.R. 2007. Mamíferos pleistocenos del oeste de la región Pampeana, Argentina. *Spanish Journal of Palaeontology*, 22(1), 77-87.
- Zurita, A.E., Carlini, A.A. y Scillato Yané, G.J. 2008. A new species of *Neosclerocalyptus* Paula Couto, 1957 (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae) from the middle Pleistocene of the Pampean region, Argentina. *Geodiversitas*, 30.
- Zurita, A.E., Carlini, A.A. y Scillato-Yané, G.J. 2009a. Paleobiogeography, biostratigraphy and systematics of the Hoplophorini (Xenarthra, Glyptodontoidea, Hoplophorinae) from the Ensenadan Stage (early Pleistocene to early-middle Pleistocene). *Quaternary International*, 210(1-2), 82-92.
- Zurita, A.E., Miño-Boilini, A.R., Soibelzon, E., Scillato-Yané, G.J., Gasparini, G.M. y Paredes-Ríos, F. 2009b. First record and description of an exceptional unborn specimen of Cingulata Glyptodontidae: *Glyptodon* Owen (Xenarthra). *Comptes Rendus Palevol*, 8(6), 573-578.
- Zurita, A.E., Miño-Boilini, Á.R., Carlini, A.A., Iriondo, M., y Alcaraz, M.A. 2009c. Paleontología del Chaco Oriental: Una nueva localidad con mamíferos fósiles pleistocenos en el río Bermejo (Formosa, Argentina). *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 26(2): 277-288.
- Zurita, A.E., Oliveira, E.V., Torino, P., Rodríguez-Bualó, S.M., Scillato-Yané, G.J., Luna, C., y Krapovickas, J. 2011a. On the taxonomic status of some Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the Pleistocene of South America. *Annales de Paléontologie*, 97 (1-2): 63-83.
- Zurita, A.E., Scarano, A.C., Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, E. 2011b. *Neosclerocalyptus* spp.(Cingulata: Glyptodontidae: Hoplophorini): cranial morphology and palaeoenvironments along the changing Quaternary. *Journal of Natural History*, 45(15-16), 893-914.
- Zurita, A.E., González-Ruiz, L.R., Gómez-Cruz, A.J. y Arenas-Mosquera, J.E. 2013. The most complete known Neogene Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from northern South America: taxonomic, paleobiogeographic, and phylogenetic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(3):696-708.
- 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(3), 423–432.
- Zurita, A.E., Taglioretti, M., De los Reyes, M., Cuadrelli, F., y Poiré, D. 2016a. Regarding the real diversity of Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra) in the late Pliocene (Chapadmalalan age/stage) of Argentina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 88: 809-827.

- Zurita, A.E., Scillato-Yané, G. J., Ciancio, M., Zamorano, M., y González Ruiz, L. R. 2016b. Los Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra): historia biogeográfica y evolutiva de un grupo particular de mamíferos acorazados. En: Agnolin FL., Lio GL., Brisson Egli F., Chimento NR., Novas FE (eds) *Historia evolutiva y paleobiogeográfica de los vertebrados de América del Sur*. Contribuciones Museo Argentino de Ciencias Naturales: 249-262.
- Zurita, A.E., Cuadrelli, F., Tomassini, R.L., De Los Reyes, M., Luna, C., Toriño, P. 2017. On the status of “Urotherium antiquum”(Ameghino)(Xenarthra, Glyptodontidae). *Comptes Rendus Palevol*, 16(3), 303-311.
- Zurita, A.E., Gillette, D.D., Cuadrelli, F., Carlini, A.A. 2018. A tale of two clades: comparative study of Glyptodon Owen and Glyptotherium Osborn (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae). *Geobios*, 51(3), 247-258.

10. TABLAS DE MEDIDAS

Eleutherocercus solidus (Rovereto, 1914)

Tabla 1. Cráneo. (-) Ausencia total de esa estructura; (*) medida tomada con el software ImageJ.

(mm)	FMNH-P 14437	FMNH-P 14475	MLP-PV 29-X-10-9
DTMN	71,46	85,53	91,03
DVN	55,3	47,15	61,09
DTFIO	93	123	112,6
LM	285	320	302,9
AC-Mf1	80,22*	102,53*	98,58*
AC-Mf4-5	152,55*	199,82*	160,32*
AC-Mf8	190	202	-
LP	221	248	227,95
LSD	182	199	257,5
DTP-Mf1	53,2	56	53,8
DTP-Mf4-5	38,82	41,27	50,67
DTP-Mf8	50,46	48,92	51,94
DTNI	57,34*	73,05*	50,05*
DTIM	115,49	146	130,9
DTB	218	260	-
DTEPO	99	118	102,4
DTFM	44,02	35,08	37,29
AFM	55,34	40,94	45,83
DTO	141,68	146	-

Tabla 2. Mandíbula. (-) Ausencia total de esa estructura; (rt) estructura rota; (*) medida tomada con el software ImageJ.

(mm)	FMNH-P 14437a	FMNH-P 14437b	FMNH-P 14446
Lateralidad	izquierda	derecha	izquierda
ARA	194,75	-	215,82
ARAb	172,54	-	195,79
ARH_{Mf1}	47,14	31,03 rt*	58,41
ARH_{Mf4-5}	88,89	90,42*	91,38
ARH_{Mf8}	76,13	-	82,41
LAP	47,63	42,71*	-
LM	296	295,97*	268 rt
LSDI	162,66	169,66*	196
LSM	121,16	-	-
LRA	107,69	124,13*	124,40

Tabla 3. Escudete cefálico. Eje mayor x eje perpendicular; espesor. (rt) Estructura rota.

(mm)	MCH-P 327
Osteodermo 1	35,84 x 26,11; 9,29
Osteodermo 2	44,90 x 32,43; 12,46
Osteodermo 3	33,08 x 29,43; 11,24
Osteodermo 4	34,73 x 30,31; 10,81
Osteodermo 5	32,66 x 30,04; 9,82
Osteodermo 6	30,54 x 25,72; 9,06
Osteodermo 7	26,58 x 21,97; 13,81 rt
Osteodermo 8	30,34 x 18,47; 8,22 rt

Tabla 4. Fémur. (-) Ausencia total de esa estructura; (rt) estructura rota; (*) medida tomada con el software ImageJ.

(mm)	FMNH-P 14437	FMNH-P 14437	FMNH-P 14475
Lateralidad	izquierdo	derecho	derecho
LM	433,11 rt*	439,61	-
DTEP	179,01 rt*	198	222
DTmD	70,66*	75,40	-
DTDTT	105,22*	108,14	-
DTED	125,63 rt*	132	-

Tabla 5. Tibio-fíbula. (rt) Estructura rota; (*) medida tomada con el software ImageJ.

(mm)	FMNH-P 14437	FMNH-P 14437
Lateralidad	izquierda	derecha
LM	229,28*	232,24*
DTEP	133,32*	132,53*
DTmT	25,89*	26,79*
DTmF	23,99*	23,97*
DTED	97,36 rt*	113,21*

Tabla 6. Tubo caudal. En las medidas de las figuras la primera cifra hace referencia al eje anteroposterior y la segunda al eje transversal. (-) Ausencia total de esa estructura; (rt) estructura rota; (*) medida tomada con el software ImageJ.

(mm)	MLP-PV 29-X-10-21	MACN 2893
DDV a)	-	79,45*
DDV b)	96,91*	76,75*
DDV c)	200,19*	-
DT a)	-	131,95*
DT b)	182,09*	170,84*
DT c)	169,76*	-
LM	616,76 rt*	573,08 rt*
FCRP	33,01x20,73; 28,24x20,80; 26,52x19,80; 27,88x22,91; 27,33x18,22; 32,10x19,87*	31,65x16,17; 33,11x15,72; 30,82x18,21*
FPRP	13,94x13,46; 9,17x9,90; 12,01x15,79; 8,71x14,11; 11,90x11,60; 12,20x14,63*	9,30x13,53; 9,23x9,52; 12,13x7,95; 14,07x10,40*
FCRM	33,01x20,73; 28,24x18,04; 32,17x24,03; 34,48x20,60; 32,86x22,20; 29,68x21,51*	23,35x17,64; 29,63x26,73; 31,38x23,99; 26,18x22,55*
FPRM	13,61x15,65; 12,13x10,86; 16,36x10,44; 12,13x15,22; 11,16x11,85; 12,55x4,9*	12,35x10,92; 10,69x10,50; 7,97x10,90*

***Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891)**

Tabla 7. Cráneo. (-) Ausencia total de esa estructura; (df) presenta deformación; (rt) estructura rota; (*) medida tomada con el software ImageJ.

(mm)	CC-MUFCA 703	FMNH-P 14501	PVL 375	MACN 4853	MLP-PV 31-XI-12-19	MLP-PV 29-X-10-24
DTMN	-	52,56	55,92*	22,36*	59 rt	42 rt
DVN	-	25,68	34,74 rt*	22,12*	47 rt	34 rt
DTFIO	72,03*	59,40	73,31*	73,14	70	-
LM	220,02*	207	210*	200,53*	204	209
AC-Mf1	69,96*	57,90	64,62*	49,95*	57	-
AC-Mf4-5	100,11*	85	98,17*	79,24*	81	105
AC-Mf8	119,58*	99	118,64*	95,12*	102	123
LP	150,87*	147,96	-	141,19*	149	-
LSD	132,70*	128,42	-	121,76*	128 rt	128
DTP-Mf1	28,29 rt*	26,25*	-	22,92*	29	27
DTP-Mf4-5	26,70 rt*	24,86*	-	24,41*	24	20
DTP-Mf8	26,74*	27,72*	-	27,80*	32	31
DTNI	30,46*	24,72*	-	32,44*	34	34
DTIM	81,53*	77,39	83,25*	85,47*	96	-
DTB	152,99*	126,09	161,52 df*	127,99*	-	-
DTEPO	60,94*	54,80	64,61*	61,63*	52	48
DTFM	30,5*	28,09*	33,55*	38,55*	29	32
AFM	23,27*	22,04*	-	23,43*	22	23
DTO	104,09*	96,39	104,60*	103,66*	105,02*	78,14 df*

Tabla 8. Mandíbula. (-) Ausencia total de esa estructura; (rc) reconstruido; (rt) estructura rota; (*) medida tomada con el software ImageJ.

(mm)	CC-MUFCA 703	PVL 3252	MLP 16-129	MLP 16-140
Lateralidad	derecha	izquierda	izquierda	derecha
ARA	-	-	-	-
ARAb	-	-	-	-
ARH_{Mf1}	34,54*	44,6	-	-
ARH_{Mf4-5}	-	62,32	70,26*	69,03*
ARH_{Mf8}	47,83 rt*	54,07	63,09*	64,78*
LAP	26,36*	-	-	-
LM	195,92 rc*	194 rt	195,05 rt*	-
LSDI	113,09*	134,51 rt	134,95 rt*	-
LSM	62,55 rt*	73,25 rt	73,91 rt*	-
LRA	90,89 rc*	111,95 rt	105,65 rt*	-

Tabla 9. Escudete cefálico. En las medidas la primera cifra hace referencia al eje anteroposterior y la segunda al eje transversal. (-) Ausencia total de esa estructura; (rc) reconstruido; (rt) estructura rota; (*) medida tomada con el software ImageJ.

(mm)	CC-MUFCA 703	MLP 29-X-10-24
LM	174,21	-
DTMA	141,51	-
DTMP	90,97	74,95 rt*
DTEIO	106,94	-
Osteodermo A	69,12 x 51,67*	71,76 x 57,42*
Osteodermo Bi	36,52 x 29,91*	41,18 x 28,35*
Osteodermo Bd	31,66 x 33,58*	42,42 x 33,06*
Osteodermo Ci	42,95 x 40,46*	44,94 x 32,18 rc*
Osteodermo Cc	37,45 x 42,94*	46,99 x 42,61*
Osteodermo Cd	44,79 x 41,10*	45,24 x 37,85*
Osteodermo Di	35,75 x 28,92*	-
Osteodermo Dc	25,47 x 27,62*	-
Osteodermo Dd	35,21 x 28,78*	-
Osteodermo Ei	22,01 x 22,60*	20,45 x 20,33*
Osteodermo Ed	22,57 x 23,65*	20,91 x 19,58*

Tabla 10. Coraza dorsal. (rc) Reconstruido; (rt) estructura rota; (*) medida tomada con el software ImageJ.

(mm)	FMNH-P 14405	MACN 4853	PVL 375
CSM	2.178,769*	2.128,106 rc*	1.445,802*
LsC	962	948,68*	560,90*
DA	207,34 rt*	299,42*	280,43*
DM	333,57 rt*	445,81 rc*	363,50*
DP	294,15 rt*	371,97 rc*	268,13*
AMC	334,44 rt*	448,41 rc*	370,14*
AP	202.663,133 mm ²	181.302,422 mm ²	83.609,979 mm ²

Tabla 11. Ornamentación de la coraza dorsal. En las medidas de las figuras la primera cifra hace referencia al eje anteroposterior y la segunda al eje transversal. (*) Medida tomada con el software ImageJ. Los osteodermos medidos en ésta tabla se encuentran señalados en las Láminas XXI y XXII.

(mm)		CC-MUFCA 676	MACN-Pv 8331	MCH-P 388	MACN 4853
Ost. 1	Ost. total	24,26x23,25*	19,15x15,04*	15,16x15,16*	19,46x15,51*
	Fig. central	11,85x13,68*	13,9x11,58*	10,18x9,94*	12,16x10,48*
	Orla	5,57 a 5,18 post. y ant.* 7,19 a 7,58 ángulos 6,35 a 4,05 en los lados	3,6 a 1,45 post. y ant.* 4,59 a 3,41 ángulos 1 a 2 en los lados	2,35 a 3,91 post. y ant.* 2,95 a 4,11 ángulos 2,32 a 2,07 en los lados	1,7 a 3,36 post. y ant.* 2,31 a 4,32 ángulos 2,24 a 2,8 en los lados
Ost. 2	Ost. total	26,47x26,61*	16,64x15,27*	13,94x13,36*	26,16x19,91*
	Fig. central	14,26x16,11*	12,3x11,01*	9,94x9,14*	15,08x11,60*
	Orla	5,35 a 4,84 post. y ant.* 6,98 a 6,57 ángulos 2,74 a 5,05 en los lados	1 post. y ant.* 2 a 2,91 ángulos 1 en los lados	1,8 a 1,87 post. y ant.* 1,65 a 2,35 ángulos 1,95 a 1,27 en los lados	2,86 a 5,51 post. y ant.* 3,91 a 4,75 ángulos 2,24 a 3,90 en los lados
Ost. 3	Ost. total	24,99x33,47*	13,76x17,6*	14,66x16,52*	28,89x24,41*
	Fig. central	14,2x19,23*	9,11x11,19*	9,20x10,09*	16,64x13,84*
	Orla	4,68 a 5,39 post. y ant.* 7,16 a 7,74 ángulos 7,64 a 7,74 en los lados	2,52 a 2,07 post. y ant.* 3,22 a 2,73 ángulos 2,52 a 3,77 en los lados	3,18 a 3,66 post. y ant.* 2,07 a 2,45 ángulos 0,97 a 1,91 en los lados	4,52 a 5,51 post. y ant.* 6,71 a 8,93 ángulos 4,52 a 4,98 en los lados
Ost. 4	Ost. total	41,93x29,37*	14,42x17,50*	24,43x18,87*	37,73x30,55*
	Fig. central	20,32x17,39*	9,70x11,90*	10,58x11*	15,55x14,58*
	Orla	7,16 a 10,56 post. y ant.* 7,24 a 10,16 ángulos 4,28 a 5,26 en los lados	2,76 a 1,87 post. y ant.* 4,35 a 2,32 ángulos 2,28 a 1,5 en los lados	4,15 a 6,9 post. y ant.* 4,64 a 7,17 ángulos 1,87 a 4,15 en los lados	12,8 a 10,6 post. y ant.* 10,17 a 9,12 ángulos 8,88 a 6,63 en los lados
Ost. 5	Ost. total	41,95x32,54*	16,8x17,51*	22,46x17,92*	30,48x15,51*
	Fig. central	22,15x22,06*	10,58x10,74*	11,90x11*	14,96x11,58*
	Orla	6,66 a 10,54 post. y ant.* 9,41 a 9,39 ángulos 6,94 a 5,03 en los lados	2,8 a 1,8 post. y ant.* 3,91 a 4,52 ángulos 1 a 2,81 en los lados	5,53 a 4,56 post. y ant.* 5,77 a 4,54 ángulos 1,38 a 4,15 en los lados	6,07 a 6,1 post. y ant.* 6,18 a 7,49 ángulos 2,24 a 1,68 en los lados
Ost. 6	Ost. total	41,55x28,06*	12,83x15,17*	24,34x17,49*	35,54x28,84*

	Fig. central	22,50x19,76*	9,20x9,72*	12,38x11,47*	14,95x14,99*
	Orla	8,36 a 7,18 post. y ant.* 10,86 a 7,6 ángulos 4,67 a 5,44 en los lados	1,38 a 2,76 post. y ant.* 2,27 a 3,58 ángulos 3,65 a 2,32 en los lados	6,01 a 5,04 post. y ant.* 4,85 a 5,18 ángulos 2,76 a 2,28 en los lados	10 a 11,17 post. y ant.* 8,62 a 7,57 ángulos 6,07 a 5,08 en los lados
	Ost. 7				
	Ost. total	37,20x29,48*	13,28x15,55*	21,61x17,99*	22,80x14,39*
	Fig. central	19,6x19,46*	8,29x11,90*	11,02x11,93*	12,25x10,01*
	Orla	7,74 a 8,32 post. y ant.* 8,41 a 8,99 ángulos 5,88 a 4,12 en los lados	1,8 post. y ant.* 2,95 a 1,93 ángulos 2,76 a 2,8 en los lados	4,56 a 4,66 post. y ant.* 4,59 a 5,96 ángulos 2,76 a 1,8 en los lados	6,75 a 3,27 post. y ant.* 2,51 a 4,69 ángulos 1,12 a 1 en los lados

Tabla 12. Húmero. (-) indica la ausencia total de esa estructura; (*) indica que ésta medida fue tomada con el software ImageJ; (rt) indica que esa estructura está rota.

(mm)	FMNH-P 14501	CC-MUFCA 676	CC-MUFCA 676
Lateralidad	izquierdo	izquierdo	derecho
LM	199	-	168,33 rt*
DTEP	45	-	-
DTmD	21,72	16,64*	16,74*
LPA	23,29*	17,67 rt*	17,90*
DTED	56,54	52,08*	51,62*
LFA	30,36*	32,62*	33,25*

Tabla 13. Fémur. (-) Ausencia total de esa estructura; (rt) estructura rota; (*) medida tomada con el software ImageJ.

(mm)	FMNH-P 14501	FMNH-P 14405	CC-MUFCA 609	CC-MUFCA 676
Lateralidad	izquierdo	derecho	derecho	derecho
LM	283	281	237,20*	235,70*
DTEP	-	123,29	86,13 rt*	88,46 rt*
DTmD	46,15	51,73	39,66*	31,61*
DTDTT	80,10	-	74,14*	55,60*
DTED	91,30	88,52	76,13 rt*	78,05 rt*

Tabla 14. Tibio-fibula. (*) Medida tomada con el software ImageJ.

(mm)	CC-MUFCA 609
Lateralidad	derecho
LM	138,39*
DTEP	68,95*
DTmT	29,81*
DTmF	16,51*
DTED	61,84*

Tabla 15. Tubo caudal. En las medidas de las figuras la primera cifra hace referencia al eje anteroposterior y la segunda al eje transversal. (df) deformado; (rt) estructura rota; (*) medida tomada con el software ImageJ.

(mm)	FMNH-P 14405	FMNH-P 14501	FMNH-P 14522	PVL 375	MACN 4853	MACN 16516	FMNH-P 14520
DDV a)	47,13	48,18	43,81	39,98*	46,34*	38*	54,00*
DDV b)	67,66	70,52	61,54	61,52*	65,83*	64,97*	66,48*
DDV c)	80,45	72,10	-	81,27*	73,52*	84,32*	82,08*
DT a)	63,62	51,95	52,60	49,91*	41,59*	40,59*	62,64*
DT b)	70,99	72,79	63,82	63,92*	61,74*	56,78*	68,84*
DT c)	81,92	77,79	-	76,45*	79,71*	67,63 df*	70,80*
LM	340	335	335	363,89*	345,31*	331,03*	328,59*
FCRP	16,52x8,96; 15,44x10,86; 16,61x8,46; 16,22x8,48; 17,82x8,96; 17,01x9,65*	19,83x10,96; 18,20x11,55; 21,64x15,40; 20,13x12,87; 22,52x17,50; 18,22x13,82*	15,79x11,95; 14,62x13,08x; 18,08x11,93; 15,02x11,01; 13,46x11,64; 18,08x13,10*	17,96x12,07; 19,89x11,36; 18,29x10,91; 19,50x13,67; 17,91x12,51; 17,23x11,69*	20,17x13,42; 17,64x10,6311 7,82x12,82; 19,82x14,89; 18,68x12,52; 18,68x12,92*	17,07x11,76; 17,65x12,54; 19,12x15,29; 18,51x12,94; 16,21x10,88; 17,68x10,84*	16,17x14,44; 24,24x14,53; 18,14x16,51; 18,03x12,81; 18,20x11,20; 16,01x9,20*
FPRP	3,2x2,8; 3,3x4; 2x4,3; 2,8x4,2; 2,5x3,8; 2,2x4,1*	5,58x4,80; 3,14x6,3; 3,36x7,54; 5,58x6,21; 4,32x3,24; 3,73x5,47*	5,68x4,49; 5,68x3,10; 4,93x4,63; 5,01x5,23; 3,85x5,17; 4,93x4,82*	5,3x6,1; 5,2x5,3; 4,2x5,4; 3,5x5,1; 4,5x4,3; 3,5x2,8*	3,38x4,95; 6,36x6,09; 5,14x5,48; 5,51x5,78; 4,1x4,21; 2,72x4,06*	8,82x7,06; 7,64x5,59; 7,06x6,47; 6,47x7,06; 4,60x3,82; 2,94x5,59*	7,60x6,05; 7,76x7,37; 8,48x6,9; 5,01x5,09; 8,8x4,94; 8,24x5,72*
FCRM	19,70x10,84; 15,82x9,66; 17,31x9,25; 19,41x11,94; 18,20x10,05; 16,63x10,02*	18,48x12,58; 18,84x13,36; 16,52x10,61; 16,13x11,40; 18,96x12,67; 19,25x12,60*	15,02x13,48; 14,24x11,54; 16,54x11,16; 15,79x11,56; 17,76x12,32; 16,54x10,03*	15,21x10,14; 17,52x13,66; 16,38x12,09; 20,27x12,07; 18,30x10,91; 19,95x15,23*	20,83x11,32; 19,56x10,91; 17,35x10,94; 18,11x10,49; 18,60x9,09; 16,35x10,03*	15,89x1,77; 15,88x11,76; 15,30x9,41; 15,59x9,11; 12,65x9,70; 17,07x9,70*	14,91x12,55; 17,64x11,13; 16,64x12,81; 18,20x10,76; 18,54x12,10; 15,38x10,97*
FPRM	3,9x3,1; 4,2x2,3; 6,2x2,7; 3,3x3,4; 5x3,9; 3,1x4,6*	4,92x6; 5,59x9,46; 4,04x4,80; 3,93x6,33; 6,33x4,18; 5,67x6,44*	5,77x4,62; 6,55x4,25; 5,01x3,46; 4,25x5,4; 2,43x4,14; 3,65x6,45*	3,4x6; 3,5x6,6; 4,1x5,9; 6x6,3; 5,6x5,5; 4x4,4*	4,7x4,1; 5,06x2,93; 6x4,3; 4,6x5,1; 4,54x4,5; 5,14x6,13*	8,82x7,06; 7,01x3,94; 3,64x4; 10,29x6,47; 3,83x3,82; 6,29x6,89*	6,81x4,41; 9,33x5,58; 7,35x6,81; 8,85x6,56; 6,05x8,40; 5,68x7,88*
P	29,89x11,55*	19,65x15,76*	16,94x13,85*	15,59x14,82*	11,32x10,48*	13,85x11,48*	-
1D	18,20x11,56*	19,31x11,79*	18,47x13,85*	19,89x14,84*	13,21x7,28*	16,17x12,38*	20,31x18,84*
1I	21,64x14,16*	17,92x22,45*	16,94 rt x13,85*	18,74x14,44*	13,69x11,76*	14,12x13,53*	24,90x18,94*

Stromaphorus ameghini (Ameghino, 1889)

Tabla 16. Cráneo. (-) Ausencia total de esa estructura; (rc) reconstruido; (rt) estructura rota.

(mm)	MLP-PV 29-X-10-1	MLP-PV 29-X-10-10	FMNH-P 14396	MLP-PV 29-X-8-1	MLP-PV 29-X-10-8
DTMN	84 rt	-	46,2	53	49
DVN	45 rt	-	29,5	39	37
DTFIO	88	-	63,8	68	65 rt
LM	227	-	191	247	162 rt
AC-Mf1	66	-	39,35	46	43
AC-Mf4-5	84	-	68,01	97	57
AC-Mf8	116	148	95,28	125	64
LP	162	-	157	168	146
LSD	155	-	131	143	139
DTP-Mf1	30	-	31,83	28	29
DTP-Mf4-5	28	-	28,11	26	25
DTP-Mf8	34	35	35,14	31	20
DTNI	40	43	38,39	40	24
DTIM	138 rc	-	91	101	92
DTB	182	-	125 rt	-	-
DTEPO	107 rc	-	58	47 rt	78
DTFM	38	39	-	32	-
AFM	37	30	-	18	-
DTO	99	84,70*	84	71	68,78 rt*

Tabla 17. Mandíbula. (-) Ausencia total de esa estructura; (rc) reconstruido; (*) medida tomada con el software ImageJ.

(mm)	MLP-PV 29-X-8-1	FMNH-P 14470a	FMNH-P 14470b
Lateralidad	derecha	izquierda	derecha
ARA	-	124,78 rc*	133,87*
ARAb	-	117,35*	105,91*
ARH_{Mf1}	-	26,52*	33,35 rc*
ARH_{Mf4-5}	52,7	45,61*	53,91*
ARH_{Mf8}	50,31	46,74*	47,88*
LAP	-	25,57*	26,19 rc*
LM	195,5	195,61*	181,59 rc*
LSDI	132,2	124,44*	122,16*
LSM	-	73,97*	82,29*
LRA	95,6	82,95 rc*	79,09*

Tabla 18. Escudete cefálico. En las medidas la primera cifra hace referencia al eje anteroposterior y la segunda al eje transversal. (rt) Estructura rota; (*) medida tomada con el software ImageJ.

(mm)	PVL 4905	MLP 29-X-10- 1	MPAT 002
LM	192,05 rt*	234,21*	192,07 rt*
DTMA	128,82 rt*	168,73*	128,82 rt*
DTMP	189,72 rt*	196,64*	185,03 rt*
DTEIO	152,24 rt*	192,08*	152,25 rt*
Osteodermo A	86,66 x 93,68*	89 x 70	65,58 x 86,66*
Osteodermo Bi	46,84 x 32,84*	67 x 63	59,82 x 53,87*
Osteodermo Bd	38,13 x 32,87 rt*	49 x 67	37,55 x 35,13*
Osteodermo Ci	51,53 x 49,18*	57 x 60	56,21 x 53,87*
Osteodermo Cc	63,24 x 65,58*	63 x 60	60,89 x 62,24*
Osteodermo Cd	56,99 x 42,44*	54 x 59	56,99 x 42,74*
Osteodermo Di	42,16 x 44,56*	34 x 36	42,16 x 42,16*
Osteodermo Dc	39,82 x 46,84*	46 x 46 / 38 x 44	37,47 x 44,50*
Osteodermo Dd	42,16 x 46,90*	43 x 49	39,82 x 42,16*

Tabla 19. Coraza dorsal. (*) Medida tomada con el software ImageJ; (rt) estructura rota.

(mm)	CCPCQ 03-DPA-Pv264	FMNH-P 14367 (juvenil)	FMNH-P 14439	MLP-PV 29-X-10-2
CSM	990,77*	593,16 rt*	1180,95*	1067,03*
LsC	-	-	1264,17*	-
DA	353,27 rt*	190,26 rt*	688,15*	359,49 rt*
DM	384,44 rt*	212,88 rt*	772,97*	428,26 rt*
DP	312,11 rt*	187,08 rt*	711,36*	347,28 rt*
AMC	387,07 rt*	223,92 rt*	774,56*	-
AP	191.784,47 mm ²	110.537,088 mm ²	834.125,99 mm ²	269.866,027 mm ²

Tabla 20. Ornamentación de la coraza dorsal. En las medidas de las figuras la primera cifra hace referencia al eje anteroposterior y la segunda al eje transversal. (*) Medida tomada con el software ImageJ; (rt) estructura rota. Los osteodermos medidos en ésta tabla se encuentran señalados en las Láminas XXXIX, XXXVII y XXXVIII; con excepción del CC-MUFCA 637 cuyas medidas se encuentran en su publicación original (Castellanos 1946, pags 8-9).

(mm)		CC-MUFCA 637	CCPCQ 03-DPA-Pv264	FMNH-P 14439	MLP 29-X-10-2
Ost. 1	Ost. total	33x41	38,35x37,79*	40,88x42,04*	42,15x42,69*
	Fig. central	22x27	24,20x26,49*	24,52x27,36*	21,37x22,43*
	Orla	4 a 7 post. y ant. 10 a 12 ángulos 5 a 8 en los lados	7 post. y ant.* 9 a 11 ángulos 5 a 6 en los lados	8 post. y 10 ant.* 9 a 11 ángulos 8 a 9 en los lados	8,6 a 10,4 post. y ant.* 17 a 14 ángulos 8 a 9 en los lados
Ost. 2	Ost. total	34x42	33,21x32,85*	44,56x44,73*	31,48x32,23*
	Fig. central	22x23,5	21,78x24,70*	30,30x25,79*	17,71x20,05*
	Orla	8 a 9 post. y ant. 7 en los lados	6,84 a 7,2 post. y ant.* 5,66 a 7 ángulos 4 a 5 en los lados	7 a 8 post. y ant.* 11 a 12 ángulos 8 a 10 en los lados	7,5 a 8 post. y ant.* 11 a 13 ángulos 7 a 9 en los lados
Ost. 3	Ost. total	31x35	35,73x38,44*	41,77x39,59*	41,19x37,67*
	Fig. central	21x24	21,72x23,40*	26,27x24,29*	21,28x23,47*
	Orla	8 a 9 post. y ant. 7 en los lados	6,8 a 9 post. y ant.* 14 a 15 ángulos 5 a 7 en los lados	9 a 11 post. y ant.* 10 a 12 ángulos 7 a 8 en los lados	9 a 11 post. y ant.* 12 a 15 angulos 9 a 10 en los lados
Ost. 4	Ost. total	42x40	30,93x38,35*	44,53x37,99*	43,84x46,14*
	Fig. central	22x30	21,37x24,34*	24,28x22,90*	20,78x24,52*
	Orla	8 post. y 10 ant. 9 ángulos 5 a 7 en los lados	4,79 a 5,9 post. y ant.* 7,94 a 10 ángulos 5,3 a 6,21 en los lados	10 a 12 post. y ant.* 12 a 14 ángulos 9 a 10 en los lados	10 a 13 post. y ant.* 16 a 17 ángulos 7 a 10 en los lados
Ost.5	Ost. total	30x29	36,79x32,14*	41x39,09*	40,07x31,77*
	Fig. central	19x21	18,90x20,79*	22,03x23,42*	21,49x22,01*
	Orla	5 a 8 ancho	5,4 a 8,29 post. y ant.* 10,3 a 11,6 ángulos 4,9 a 5,70 en los lados	9 post. y ant.* 10 a 11 ángulos 8 en los lados	8 a 10 post. y ant.* 11,7 a 12,2 ángulos 5 a 6,6 en los lados
Ost.6	Ost. total	26x29	33,64x32,61*	43,24x44,27*	40,36x31,16*

	Fig. central	18x20	20,50x19,36*	26,61x28,99*	23,25x22,55*
	Orla	4 a 8 ángulos	5,31 a 8,2 post. y ant.* 9,5 a 11 ángulos 6 a 7 en los lados	8 a 9 post. y ant.* 11,8 a 12,53 ángulos 6 a 8 en los lados	7,8 a 9,2 post. y ant.* 8,9 a 11 ángulos 4,3 a 5 en los lados
Ost. 7	Ost. total	17 (rt)x29	34,27x28,41*	44,23x44,70*	39x29,23*
	Fig. central	17x18	17,93x16,46*	26,74x25,67*	22,18x20,25*
	Orla	3 a 7 de ancho	5 a 8 post. y ant.* 7 angulos 4,8 a 5,7 en los lados	8 a 10,40 post. y ant.* 12 a 15 angulos 7 a 11 en los lados	6,6 a 8 post. y ant.* 10 a 11,4 ángulos 4 a 5 en los lados

Tabla 21. Tubo caudal. En las medidas de las figuras la primera cifra hace referencia al eje anteroposterior y la segunda al eje transversal. (*) Medida tomada con el software ImageJ; (df) deformado.

(mm)	MLP-PV 29-X-8-9	MLP-PV 29-X-10-1	FMNH-P 14414	PVL 2370
DDV a)	75,90*	78,3	51,05*	56,51*
DDV b)	93,84*	96,6	68,77*	89,14*
DDV c)	107,17*	103,2	91,34*	108,72*
DT a)	52,4*	62,7	47,57 df*	60,77*
DT b)	83,1*	95,3	57,25 df*	71,94*
DT c)	108,9*	127	64,82 df*	115,13*
LM	492,80*	523	338,77 df*	495,76*
FCRP	28,72x15,38; 32,31x16,92; 34,39x14,87; 31,86x18,46; 34,93x17,43*	37,9x31,5; 44,1x35,1; 40,1x29,0; 44,5x26,3; 41,3x30,1; 30,92x19,81	19,96x13,63; 23,23x13,62; 20x13,61; 24,14x13,31; 20,64x13,49; 22,88x14,29*	21,18x17,55; 24,90x18,34; 25,39x16,17; 33,40x19,33; 22,94x17,84; 26,97x17,25*
FPRP	6,1x4,9; 7,3x5,7; 6,5x6,1; 6,5x5,8; 5,7x4,5; 7x3,3*	6,3x4,7; 6,3x5; 7,8x5; 7x4,5; 8,5x8,3; 7,3x7,7	6,4x3,6; 5,7x3,6; 4,4x3,22; 6,4x3,6; 5,7x4,6; 4,9x4,2*	6,1x2,7; 7,8x3,1; 6,7x3,3; 7,8x5,2; 6,5x3,5; 7,3x4,1*
FCRM	24,62x16,92; 26,20x15,38; 24,61x13,34; 22,05x11,79; 24,11x12,32; 18,46x11,29*	23,6x14; 24,3x15,2; 30,3x16; 19,6x14,5; 18,4x11,6; 26,94x17,43	20,85x13,15; 19,79x11,20; 19,63x12,21; 22,57x11,41; 20,98x13,20; 19,18x12,38*	20,40x12,42; 26,80x16,01; 20,02x12; 22,53x13; 27,34x14,37; 23,40x12,56*
FPRM	7,8x4,9; 6,9x4,5; 6,6x4,1; 7,4x4,9; 7,4x5,3; 6,8x4,4*	8x5,5; 6,6x3,6; 7,2x6; 7,8x5,7; 7x3,7; 6,2x4,5	4,7x4,9; 5,2x4,1; 6,4x7,8; 7,22x3,2; 5,7x2; 4,3x2,4*	8,4x5,6; 5,1x3,4; 6,6x3,1; 6,4x3,9; 6,1x3,4; 2,3x4,7*
P	24,62x22,05*	26,95x22,99*	16,40x15,27*	19,18x19,58*
1D	28,22x21,54*	33,29x22,20*	22,86x17,73*	19,19x13,59*
1I	24,62x22,05*	30,15x20,62*	17,74x13,14*	21,09x17,59*

ANEXO 1: Listado de caracteres

Caracter de morfometría geométrica de la matriz filogenética

0- Carácter de morfometría geométrica en 2D; planteada en base a 7 landmarks y 21 semilandmarks de mandíbulas en vista lateral.

Lista de caracteres convencionales de la matriz filogenética

Cráneo y mandíbula:

1- Morfología de la región frontoparietal con una superficie convexa, en vista frontal (Núñez-Blasco et al., 2022): (0) ausente; (1) presente.

2- Ángulo entre el eje mayor del proceso descendente del arco cigomático y el plano a nivel de la serie dental $<80^\circ$, en vista frontal (Cuadrelli et al., 2020): (0) ausente; (1) presente.

3- Morfología del foramen infraorbitario (Zurita et al., 2014): (0) circular u oval; (1) oval con un canal inferior.

4- Neumatización del área rostral del cráneo (Zurita et al., 2013): (0) ausente; (1) presente.

5- Osificación de los cartílagos nasales (Zurita et al., 2013): (0) ausente; (1) presente.

6- Morfología del área distal de los nasales (modificado de Quiñones et al., 2020): (0) modificado en una única estructura globular; (1) modificado en una estructura globular con dos protuberancias.

7- Desarrollo anteroposterior de los cartílagos nasales osificados en vista dorsal en el plano sagital (Quiñones et al., 2020): (0) representando menos del 10% del total de la longitud del cráneo; (1) representando más del 10% del total de la longitud del cráneo.

8- Márgenes distales de las narinas (Quiñones et al., 2020): (0) formados por los nasales y los premaxilares; (1) formados por los cartílagos nasales osificados, los cuales se curvan hacia dentro; (2) formados por los cartílagos nasales osificados, los cuales son rectos.

9- Presencia de un surco en “V” que separa el área nasal modificada del resto del cráneo (Quiñones et al., 2022): (0) ausente; (1) presente.

10- Presencia de un tabique nasal evidente que separa ambos cartílagos nasales osificados (Quiñones et al., 2020): (0) ausente; (1) presente.

11- Presencia de tejido esponjoso en el área distal de los cartílagos nasales osificados (Quiñones et al., 2020): (0) ausente; (1) presente.

12- Borde ventral de la escotadura orbital (Quiñones et al., 2020): (0) coincidiendo con la mitad inferior de los cartílagos nasales osificados; (1) coincidiendo con el 50% del diámetro dorso-ventral de los cartílagos nasales osificados.

13- Distancia entre el borde anterior de la escotadura orbitaria y el borde posterior de los cartílagos nasales osificados en vista lateral (Quiñones et al., 2020): (0) mayor que el diámetro anteroposterior de la escotadura orbitaria; (1) menor que el diámetro anteroposterior de la escotadura orbitaria.

- 14- Distancia entre el foramen infraorbitario y el margen labial del Mf3 (Quiñones et al., 2020): (0): menor que el diámetro anteroposterior del Mf1-Mf2; (1): igual o mayor que el diámetro anteroposterior del Mf1-Mf2.
- 15- Proyección del plano del foramen infraorbitario con respecto a la hilera de dientes (Quiñones et al., 2020): (0) coincidente con el Mf4 (en adelante); (1): coincidente con el límite entre el Mf3-Mf4; (2): coincidente con el Mf3; (3): coincidente con el Mf2.
- 16- Perfil dorsal del cráneo en vista lateral (modificado de Cuadrelli et al., 2020): (0) nasal paralelo al frontal; (1) nasal tangente al frontoparietal.
- 17- Ángulo entre la región nasofrontal y la región parietal, localizada a nivel de la escotadura orbital, en vista lateral (Núñez-Blasco et al., 2021a): (0) ausente; (1) presente.
- 18- Ángulo entre el plano palatal y el plano rostral (Zamorano y Brandoni 2013): (0) menor de 45°; (1) mayor de 45°.
- 19- Morfología de la escotadura orbital en vista lateral (Zurita et al., 2017): (0) dorsoventralmente elongado; (1) circular.
- 20- Ángulo entre el margen posterior de la escotadura orbital y el plano palatal próximo a 90° (Núñez-Blasco et al., 2021a): (0) ausente; (1) presente.
- 21- Borde anterolateral de las aperturas nasales con un contorno sigmoidal (modificado de Zurita et al., 2013): (0) ausente; (1) presente.
- 22- Morfología del área dorsal localizada por delante de los orbitales (Zurita et al., 2013): (0) no cuadrangular; (1) cuadrangular; (2) sub rectangular.
- 23- El cráneo junto con los arcos zigomáticos presentan una morfología circular en vista dorsal (Cuadrelli et al., 2019): (0) ausente; (1) presente.
- 24- Morfología del paladar (modificado de Zurita et al., 2014): (0) con una expansión transversal del paladar ausente o limitada a uno de sus márgenes; (1) con una expansión transversal del paladar en ambos márgenes pero el margen posterior > que el anterior; (2) con una expansión transversal del paladar similar en ambos márgenes.
- 25- Superficie oclusal plana en todos los Mf (Fericola 2008): (0) ausente; (1) presente.
- 26- Dentición premaxilar (Fericola 2008): (0) ausente; (1) presente.
- 27- Comienzo evidente de trilobulation labiolingual (modificado de Zurita et al., 2017; Zamorano y Brandoni 2013): (0) Mf1; (1) Mf2; (2) Mf3; (3) Mf 4.
- 28- Eje labiolingual del Mf1 mayor o igual que el 75% del eje anteroposterior (modificado de Fericola 2008): (0) ausente; (1) presente.
- 29- Diámetro anteroposterior del Mf1 (modificado de Zurita et al., 2014): (0) <50% del diámetro anteroposterior del Mf2 con morfología circular; (1) <50% del diámetro anteroposterior del Mf2 con morfología oval; (2) >50% del diámetro anteroposterior del Mf2.
- 30- Trilobulación del Mf4-Mf8 (Barasoain et al., 2022a): (0) presente; (1) ausente.
- 31- El ángulo entre el eje mayor de la rama horizontal mandibular y el eje mayor de la rama ascendente (Fericola 2008): (0) <90°; (1) mayor o igual a 90°.

32- Relación entre la porción anterior edentada de la mandíbula y la longitud total (Fernicola 2008): (0) >10%; (1) <10%.

33- La barra postorbital forma un ángulo cercano a 90° respecto al plano sagital en vista dorsal (modificado de Núñez-Blasco et al., 2022): (0) ausente; (1) presente.

34-Morfología de la dentición en vista oclusal (Núñez-Blasco et al., 2024a): (0) todos redondeados; (1) algunos bilobados o trilobados.

Escudete cefálico:

35- Escudete cefálico constituido exclusivamente por pequeños osteodermos (Zurita et al., 2013): (0) ausente; (1) presente.

36- Escudete cefálico compuesto por osteodermos con figuras periféricas (modificado de Cuadrelli et al., 2020): (0) ausente; (1) presente.

37- Escudete cefálico (Zurita et al., 2013): (0) con morfología general sub-triangular; (1) con morfología general sub-rectangular.

38- Número de filas de figuras periféricas rodeando la figura central (Zamorano y Brandoni 2013): (0) sin filas. (1) 1-3 filas. (2) 4-7 filas.

39- Osteodermos del escudete cefálico con una figura central rugosa que ocupa más del 90% de la superficie expuesta, rodeada por al menos 2 filas de pequeñas figuras periféricas (Núñez-Blasco et al., 2024a): (0) ausente; (1) presente.

40- Osteodermos del margen posterior del escudete cefálico modificados en tubérculos cónicos (Núñez-Blasco et al., 2024a): (0) ausente; (1) presente.

41-El margen rugoso de cada osteoderma del escudete cefálico muestra (solo aplicable a los osteodermos lisos de estructura A, B, C, D): (0) una única hilera de forámenes; (1) dos hileras de forámenes. NUEVO CARACTER

42- Escudete cefálico con: (0) presencia de un osteoderma principal A constituido por 4 osteodermos pretéritos; (1) ausencia de un osteoderma principal A. NUEVO CARACTER

43- Osteoderma A del escudete cefálico: (0) eje anteroposterior mayor que el eje lateral; (1) ejes anteroposterior y lateral isométricos. NUEVO CARACTER

Esqueleto apendicular:

44- Foramen entepicondilar (Cuadrelli et al., 2020): (0) ausente; (1) presente.

45- El escafoides articula con el metacarpal del dedo V (Cuadrelli et al., 2020): (0) ausente; (1) presente.

46- El tercer trocánter ocupa más de un tercio de la longitud de la diáfisis (Cuadrelli et al., 2020): (0) ausente; (1) presente.

47- El tercer trocánter se extiende lateralmente más allá del punto externo del trocánter mayor (Núñez-Blasco et al., 2024a): (0) presente; (1) ausente.

Coraza dorsal:

48- Coraza dorsal anteroposteriormente elongada y sección transversa subcircular (modificada de Barasoain et al., 2022a y Quiñones et al., 2020): (0) presente; (1) ausente.

49- Coraza dorsal dividida en la región preiliaca y postiliaca, ocupando dos tercios y un tercio de la curvatura, respectivamente (Zurita et al., 2013): (0) ausente; (1) presente.

50- Convexidad de la coraza dorsal en vista lateral (Cuadrelli et al., 2020): (0) ausente; (1) presente.

51- Posición de la convexidad de la coraza dorsal en vista lateral (Cuadrelli et al., 2020): (0) convexidad en la zona anterior; (1) convexidad en la zona media; (2) convexidad en la zona posterior; (3) convexidad no expresada.

52- Bandas móviles en la coraza dorsal (Barasoain et al., 2022a): (0) presente; (1) ausente.

53- Región más anterolateral de la coraza dorsal extendida anterolateralmente (Quiñones et al., 2020): (0) ausente; (1) presente.

54- Escotadura cefálica compuesta de osteodermos tuberculares (Zurita et al., 2013): (0) ausente; (1) presente.

55- Número de figuras periféricas en la primera fila de osteodermos que constituyen la muesca cefálica (modificado de Zamorano y Brandoni 2013): (0) sin figuras; (1) hasta 12 figuras periféricas pequeñas; (2) más de 12 figuras periféricas pequeñas; (3) sin ornamentación.

56- Osteodermos del margen del caparazón dorsal modificados en un tubérculo (Zurita et al., 2013): (0) ausente o limitado a la muesca caudal; (1) presente a lo largo de todo el margen del caparazón dorsal.

57- Patrón de ornamentación de los osteodermos que componen la región dorsal de la coraza dorsal (Modificado de Zurita et al., 2017): (0) sin ornamentación; (1) con ornamentación.

58- Ornamentación con patrón reticular de los osteodermos que componen la región dorsal de la coraza dorsal (Núñez-Blasco et al., 2024a): (0) formado por 7 a 10 figuras en cada osteodermo; (1) más de 10 figuras en cada osteodermo.

59- Ornamentación con patrón en roseta de los osteodermos que componen la región dorsal de la coraza dorsal (Núñez-Blasco et al., 2024a): (0) una fila de figuras periféricas; (1) hasta 2 filas por osteodermo, siendo la segunda fila incompleta; (2) dos filas completas o más por cada osteodermo.

60- Desarrollo de los surcos centrales de los osteodermos en la zona dorsal de la coraza (modificado de Zurita et al., 2014): (0) ancho < 4mm; (1) entre 4-6mm; (2) sin surcos y con el margen del osteodermo interdigitado.

61- Región posterior de la coraza dorsal con una estructura glandular hipertrofiada en forma de domo (Núñez-Blasco, et al., 2021): (0) ausente; (1) presente.

62- Pequeños forámenes con distribución homogénea a lo largo de la superficie expuesta de los osteodermos de la coraza dorsal (solo aplicable a osteodermos sin patrón de ornamentación) (Núñez-Blasco et al., 2021a): (0) ausente; (1) presente.

63- Figuras periféricas de los osteodermos de la coraza dorsal con morfología circular (Núñez-Blasco et al., 2024a): (0) ausente; (1) presente.

64- Figuras periféricas de los osteodermos de la coraza dorsal con morfología poligonal (Núñez-Blasco et al., 2024a): (0) ausente; (1) presente con hasta 9 figuras; (2) presente con más de 9 figuras.

65- Superficie expuesta de los osteodermos de la región posterior de la coraza dorsal (modificado de Zurita et al., 2013): (0) plana; (1) convexa; (2) ampollada; (3) lisa con forámenes.

66- Ornamentación de la porción posterior de la coraza dorsal (Núñez-Blasco et al., 2024a): (0) sin ornamentación; (1) patrón simple de roseta; (2) patrón de roseta con más de una fila, la segunda fila en adelante incompleta; (3) patrón de roseta con más de una fila, todas completas.

67- Número de figuras periféricas en la primera fila de la región posterior del caparazón dorsal (Núñez-Blasco et al., 2024a): (0) sin ornamentación; (1) roseta simple, hasta 8 figuras periféricas; (2) roseta simple, más de 8 figuras periféricas; (3) roseta compuesta, hasta 15 figuras periféricas en la 1ª fila; (4) roseta compuesta, más de 15 figuras periféricas en la 1ª fila.

68- Figuras periféricas de los osteodermos que constituían la muesca caudal del caparazón dorsal (modificado de Cuadrelli et al., 2020): (0) osteodermos con figuras periféricas laterales y proximales; (1) osteodermos con figuras periféricas proximales solamente.

69- Ornamentación de los osteodermos marginales de la escotadura caudal (modificado de Zurita et al., 2013): (0) osteodermos con figuras periféricas presentes en la región lateral y proximal; (1) osteodermos con una serie de figuras periféricas en la región proximal; (2) osteodermos con dos a cuatro series de figuras periféricas; (3) osteodermos con cinco o más series de figuras periféricas; (4) sin ornamentación.

70- Figura central de los osteodermos que componen la escotadura caudal con morfología trapezoidal (Zurita et al., 2013): (0) ausente; (1) presente.

71- Porcentaje ocupado por la figura central en relación al total de la superficie del osteodermo próximo a la escotadura caudal (Cuadrelli et al., 2020): (0) <50%; (1) >50% pero <80%; (2) >80%; (3) sin ornamentación.

72- Escotadura caudal, en vista lateral (Zurita et al., 2014): (0) ventralmente inclinada; (1) dorsalmente inclinada.

73- Ornamentación de la coraza dorsal en comparación con la ornamentación de la armadura caudal (Zamorano y Brandoni 2013; Zurita 2017): (0) diferente; (1) similar.

Armadura caudal:

74- Morfología de la superficie expuesta de los osteodermos que componen los anillos caudales (modificado de Zurita et al., 2013): (0) plano y sin ornamentación; (1) plano con figuras periféricas; (2) serie distal de osteodermos con superficie tuberculosa; (3) carente de ornamentación y con forámenes.

75- Figuras periféricas en la superficie expuesta de la serie distal de los osteodermos que componen los anillos caudales (Cuadrelli 2020): (0) ausente; (1) presente.

76- Armadura caudal compuesta por anillos y un tubérculo terminal (Modificado de Barasoain et al., 2022a): (0) ausente; (1) presente.

77- Armadura caudal compuesta por anillos y un tubo caudal (Modificado de Barasoain et al., 2022a): (0) ausente; (1) presente.

78- Porcentaje ocupado por los anillos caudales en la armadura caudal (Modificado de Cuadrelli 2020): (0) los anillos representan más del 90% de la longitud total; (1) los anillos representan el 80% de la longitud total; (2) los anillos representan hasta un 60% o menos de la longitud total.

79- Grado de fusión de los anillos caudales componiendo el tubo caudal (Barasoain et al., 2022a): (0) without developing a complete tube: (1) desarrollo de un tubo corto completo con anillos muy visibles; (2) desarrollo de un tubo largo completo con anillos muy visibles; (3) desarrollo de un tubo largo completo y anillos aún visibles; (4) desarrollo de un tubo largo completo sin anillos visibles.

80- Sección transversal del tercio distal del tubo caudal (Núñez-Blasco et al., 2021a): (0) próximo a una morfología circular; (1) dorsoventralmente aplanado.

81- Suturas entre los anillos fusionados del tubo caudal (Barasoain et al., 2022a): (0) visibles; (1) no visibles.

82- Morfología de la figura central de la fila más proximal de osteodermos del tubo caudal (Zurita et al., 2017): (0) superficie lisa; (1) superficie rugosa.

83- Figuras centrales en la región dorsal del tubo caudal (modificado de Zamorano y Brandoni 2013): (0) ausente; (1) presente.

84- Superficie de las figuras centrales en la región dorsal del tubo caudal (modificado de Zamorano y Brandoni 2013): (0) con figura central lisa; (1) con figura central rugosa.

85- Osteodermos de la porción proximal del tubo caudal (vista dorsal) (Núñez-Blasco et al., 2024a): (0) figuras periféricas ausentes; (1) patrón en roseta con hilera de figuras periféricas alrededor de la central poco desarrollada, no rodeando completamente las figuras centrales; (2) patrón en roseta con hilera de figuras periféricas alrededor de la central completa pero compartida entre varias centrales; (3) patrón en roseta con hilera de figuras periféricas alrededor de la central completa y propia de cada figura central; (4) presencia de más de una hilera rodeando la figura central.

86- Osteodermos de la porción distal del tubo caudal (vista dorsal) (Núñez-Blasco et al., 2024a): (0) Figuras periféricas ausentes; (1) patrón en roseta con la hilera de figuras periféricas alrededor de la central poco desarrollada, no rodeando completamente las figuras centrales; (2) patrón en roseta con la hilera de figuras periféricas alrededor de la central completa pero compartida entre varias centrales; (3) patrón en roseta con la hilera de figuras periféricas alrededor de la central completa y propia de cada figura central. (4) presencia de más de una fila alrededor de la figura central.

87- Patrón de ornamentación de los osteodermos dorsales del tubo caudal (Núñez-Blasco et al., 2021a): (0) sin ornamentación; (1) patrón en roseta; (2) patrón reticular; (3) superficie lisa con numerosos forámenes.

88- Figuras periféricas del tubo caudal de morfología poligonal, con bordes rectos (Núñez-Blasco et al., 2024a): (0) ausente; (1) presente.

89- Número de figuras laterales del tubo caudal (modificado de Quiñones et al., 2020): (0) cinco o más figuras laterales lisas; (1) cuatro o menos figuras laterales lisas; (2) estructuras de inserción convexas; (3) estructuras de inserción cóncavas; (4) sin figuras laterales diferenciadas.

90- Figuras laterales del tubo caudal (modificado de Zurita et al., 2013): (0) sin figuras periféricas; (1) con pocas figuras periféricas, no rodean toda la figura; (2) las figuras periféricas rodean los márgenes dorsal y ventral; (3) las figuras periféricas rodean toda la figura central; (4) las figuras periféricas rodean toda la figura central y además hay varias filas alrededor de la figura central.

91- Características generales de la porción distal de la coraza caudal (modificado de Zurita 2007b, y Quiñones et al., 2020): (0) Tubo caudal compuesto por cuatro o cinco filas transversales de osteodermos con suturas observables y carente de figuras periféricas; (1) Tubo caudal cilíndrico-cónico compuesto por osteodermos anquilosados, con cinco a siete grandes figuras laterales; (2) Tubo caudal cilíndrico-cónico compuesto por osteodermos anquilosados con grandes depresiones laterales; (3) Tubérculo terminal compuesto por dos o tres filas transversales de osteodermos anquilosados.

92- Características de la superficie expuesta de las figuras laterales del tubo caudal (modificado de Zurita et al., 2017): (0) superficie lisa; (1) superficie rugosa con centro cóncavo; (2) superficie rugosa con centro convexo.

93- Presencia de depresiones con zona central convexa para inserción de espinas en la zona terminal del tubo caudal (modificado de Porpino et al., 2010): (0) ausente; (1) presente.

94- Presencia de una depresión cóncava para la inserción de espinas en la zona terminal de la armadura caudal (Cuadrelli et al., 2020): (0) ausente; (1) presente.

95- Tubérculo terminal de la armadura caudal (Cuadrelli et al., 2020): (0) Formada por dos anillos fusionados; (1) Formada por tres anillos fusionados.

96- Grandes figuras laterales en el ápice del tubo caudal (Barasoain et al., 2022a): (0) presente; (1) ausente.

97- Morfología de la porción distal del tubo caudal (modificada de Cuadrelli 2020): (0) sin expansión lateral; (1) ligeramente expandida transversalmente; (2) muy expandida transversalmente.

98- Ornamentación de la región próximo-ventral del tubo caudal, con figuras accesorias entre las filas dos y tres de los osteodermos (Quiñones et al., 2023): (0) numerosa y contigua; (1) aislada; (2) ausente.

ANEXO 2: Matriz filogenética

Matriz de caracteres: Coordenadas de los Landmarks empleados en el análisis cladístico (Parte A)

Carácter 0											
ESPECIE		L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	L8	L9	L10
<i>Euphractus sexcintus</i>	X	0,3554412	0,2988256	0,06713359	0,004513126	-0,0277847	-0,05333538	-0,07599441	-0,1017188	-0,127538	-0,1531043
	Y	0,1870241	0,1523559	-0,04135248	0,004723498	0,03052669	0,0521584	0,0681649	0,0791624	0,08252791	0,06595229
<i>Pampatherium humdboltii</i>	X	0,3337122	0,2985971	0,06376872	0,01004886	-0,0203016	-0,04971559	-0,07378841	-0,09760621	-0,1234769	-0,151097
	Y	0,1549719	0,1330308	-0,01702204	0,0180793	0,04176017	0,05762053	0,07262376	0,08466407	0,0930161	0,09160454
<i>Eucinepeltus petesatus</i>	X	0,2835024	0,2289411	0,06697159	0,02884119	-0,00022094	-0,01747496	-0,03735117	-0,06997683	-0,1013419	-0,1410778
	Y	0,1694938	0,1306323	-0,03140304	0,008442196	0,04108485	0,0699539	0,09262055	0,1059836	0,1097825	0,09174695
<i>Cochlops muricatus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Propalaeohoplophorus australis</i>	X	0,2669616	0,2237211	0,05801662	0,03390364	0,01730659	-0,003252006	-0,02626089	-0,06082117	-0,09745808	-0,1398605
	Y	0,163686	0,1451838	-0,03463244	0,01137806	0,04582031	0,07883207	0,1082828	0,1254011	0,1318329	0,1167336
<i>Hoplophorus euphractus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudoplohophorus absolutus</i>	X	0,2687288	0,2128224	0,06874949	0,02303811	0,0073395	-0,004976559	-0,02988172	-0,05947285	-0,09048207	-0,1336725
	Y	0,1794993	0,1339356	-0,03992265	-0,0009827878	0,03133598	0,06068618	0,0837614	0,09909739	0,1061594	0,08854248
<i>Glyptotherium texanum</i>	X	0,2461571	0,1853192	0,08239335	0,03699142	0,02388609	0,006510109	-0,02406482	-0,05505217	-0,08954857	-0,1251117
	Y	0,2174647	0,1661622	-0,04310477	0,01660246	0,04702665	0,0760858	0,09510091	0,1054804	0,103244	0,08001834
<i>Glyptotherium cylindricum</i>	X	0,2270581	0,1679845	0,07534383	0,03608414	0,02069701	0,01237292	-0,01140345	-0,03897697	-0,08466436	-0,132688
	Y	0,1886806	0,1455909	-0,06545014	-0,01152	0,02728232	0,05952314	0,08995064	0,1110068	0,1160165	0,09013429
<i>Boreostemma acostae</i>	X	0,2767333	0,2369249	0,05258127	0,01629886	0,01218194	-0,0006142345	-0,01751715	-0,04858445	-0,08184812	-0,1240523
	Y	0,1970179	0,1776973	-0,04398888	-0,003863878	0,02680461	0,05575414	0,08232462	0,09603197	0,1012376	0,08232757
<i>Boreostemma venezolensis</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Glyptodon munizi</i>	X	0,2426615	0,1835151	0,06467995	0,02873939	0,01023912	-0,002632036	-0,03043033	-0,05900945	-0,09278968	-0,1368215
	Y	0,1886912	0,1382957	-0,05833178	-0,003912488	0,03330704	0,06597217	0,08983359	0,1071032	0,1129493	0,09001958
<i>Glyptodon reticulatus</i>	X	0,2504931	0,1816648	0,07313683	0,007884561	-0,002872125	-0,01728394	-0,03531992	-0,05563347	-0,08518639	-0,1280845
	Y	0,1810904	0,1429575	-0,05650039	0,002039406	0,03543316	0,06369606	0,08979577	0,1117507	0,1239309	0,103569
<i>Glyptodon</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

<i>jatunkhirkhi</i>	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plohophorus figuratus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Doedicurus clavicaudatus</i>	X	0,2442696	0,1894423	0,0683813	0,03164841	0,01082899	-0,003990721	-0,02427182	-0,04594266	-0,08049759	-0,1271581
	Y	0,1813932	0,1238527	-0,0590459	-0,006039383	0,02934656	0,06180396	0,08892649	0,1114659	0,1213763	0,1084643
<i>Eleutherocercus solidus</i>	X	0,2336362	0,1873608	0,06655226	0,03684791	0,0162859	0,004023579	-0,01448491	-0,04154372	-0,08075141	-0,1310528
	Y	0,1796052	0,1128596	-0,04856237	-0,005277544	0,03098859	0,06389339	0,09381847	0,1158482	0,1239983	0,1034023
<i>Eleutherocercus antiquus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Panochthus intermedius</i>	X	0,2507138	0,1851573	0,08483623	0,02720132	0,005304418	-0,02068927	-0,04489474	-0,06762213	-0,1053861	-0,1439809
	Y	0,1589487	0,1177369	-0,05532484	0,01387236	0,04991243	0,07872639	0,1032977	0,1273854	0,1346396	0,1143485
<i>Panochthus tuberculatus</i>	X	0,273553	0,1738397	0,08203225	0,02897157	0,006931426	-0,02154318	-0,05688088	-0,08787045	-0,1214266	-0,1543528
	Y	0,1688711	0,09526787	-0,04610354	0,01021088	0,04958187	0,0805251	0,1016411	0,1147218	0,1211461	0,1110143
<i>Propanochthus bullifer</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	X	0,250467	0,1905814	0,08862914	0,04972467	0,0317854	-0,01026629	-0,04338459	-0,0662621	-0,09906732	-0,1381322
	Y	0,1644037	0,1075262	-0,06195176	-0,007523297	0,03666535	0,0674568	0,0920374	0,1157372	0,1316192	0,1171127
<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	X	0,2565835	0,1965396	0,07655259	0,02422731	0,002875906	-0,01914241	-0,04661491	-0,07143767	-0,09372465	-0,1326284
	Y	0,1729434	0,131626	-0,05431435	0,003690412	0,03706803	0,06237772	0,08586174	0,1010295	0,1118227	0,1002929
<i>Neosclerocalyptus gouldi</i>	X	0,2645445	0,2036053	0,08469822	0,03224248	0,009036502	-0,01110818	-0,04515054	-0,07269973	-0,0987029	-0,1369026
	Y	0,1636302	0,1162295	-0,05871321	-0,002350242	0,03733313	0,06772553	0,08966113	0,1055678	0,119233	0,1067404
<i>Neosclerocalyptus pseudornatus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Kelenkura castroi</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Stromaphorus ameghini</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Stromaphorus truessarti</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eosclerocalyptus proximus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eosclerocalyptus tapinocephalus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

<i>Palaeoplophorus meridionalis</i>	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Palaeoplophoroides rothi</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Nopactus coagmentatus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudoplophorus benvenutii</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Parapropalaeoplophorus septentrionalis</i>	X	0,2928507	0,2600495	0,06054071	0,02006091	-0,01046367	-0,03353419	-0,05842209	-0,09422045	-0,1235239	-0,1497047
	Y	0,1592078	0,1442862	-0,03016313	0,0198014	0,04763189	0,07126791	0,08831657	0,0899866	0,08836924	0,07523294
<i>Plophorus avellaneda</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Glyptodontidium tuberifer</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Nota: L, landmark; X, coordenada x; Y, coordenada y; ?,dato faltante.

Matriz de caracteres: Coordenadas de los Landmarks empleados en el análisis cladístico (Parte B)

Carácter 0											
ESPECIE		L11	L12	L13	L14	L15	L16	L17	L18	L19	L20
<i>Euphractus sexcintus</i>	X	-0,1353594	-0,122829	-0,1080706	-0,09375463	-0,09236403	-0,1102352	-0,1312034	-0,1586817	-0,1523454	-0,08936142
	Y	0,04721216	0,03850576	0,02447437	0,00840462	-0,007254372	-0,01212125	-0,01111009	-0,01035179	-0,02073315	-0,07448851
<i>Pampatherium humdboltii</i>	X	-0,1500767	-0,1304745	-0,1120945	-0,1041682	-0,1023743	-0,1223277	-0,1436881	-0,1601204	-0,160463	-0,1216059
	Y	0,06496031	0,03916919	0,01941818	0,00280576	-0,01446616	-0,02386515	-0,01130607	-0,01469565	-0,03162472	-0,07968135
<i>Eucinepeltus petesatus</i>	X	-0,142078	-0,1258997	-0,1099399	-0,1031492	-0,1010734	-0,1324806	-0,1614671	-0,1945887	-0,1912522	-0,1450539
	Y	0,06242415	0,05135554	0,03536197	0,01887259	-0,004869734	-0,01015594	0,01062817	0,01552806	-0,00014608	-0,09414904
<i>Cochlops muricatus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Propalaeohoplophorus australis</i>	X	-0,134411	-0,1235359	-0,1063735	-0,09277547	-0,09265078	-0,1071506	-0,1736356	-0,1917168	-0,1965668	-0,1500507
	Y	0,07911394	0,06051789	0,03889266	0,01444349	-0,008723399	-0,02551217	-0,009508162	0,006883226	-0,0146883	-0,103882
<i>Hoplophorus euphractus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudoplohophorus absolutus</i>	X	-0,1284894	-0,116465	-0,1085218	-0,1109871	-0,1239294	-0,1477849	-0,1851883	-0,2058875	-0,2003066	-0,1341113
	Y	0,07110963	0,06074275	0,04685481	0,03035298	0,01330019	0,003739583	0,01678487	0,0151497	0,00511058	-0,09097462
<i>Glyptotherium texanum</i>	X	-0,1198884	-0,1046366	-0,0951222	-0,09033429	-0,09411063	-0,1178653	-0,1569331	-0,1784749	-0,1748102	-0,1324918
	Y	0,06847717	0,05956934	0,04282041	0,02458673	0,005566011	-0,006031624	0,01099699	0,01045679	0,00021181	-0,08393785
<i>Glyptotherium cylindricum</i>	X	-0,1281921	-0,1126362	-0,1037581	-0,09902786	-0,1124443	-0,1384297	-0,1723404	-0,2030578	-0,1966633	-0,1284072
	Y	0,0738381	0,0645105	0,05329788	0,03744683	0,02006405	0,009583403	0,03426052	0,02882977	0,01721925	-0,09717631
<i>Boreostemma acostae</i>	X	-0,1258055	-0,1182579	-0,1096289	-0,1086726	-0,1194347	-0,1499009	-0,1683321	-0,1846506	-0,1844956	-0,135118
	Y	0,05698045	0,047056	0,0376861	0,0238354	0,00779996	-0,0001740836	0,01099848	0,01219128	0,00230030	-0,08014242
<i>Boreostemma venezolensis</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Glyptodon munizi</i>	X	-0,1320908	-0,1177461	-0,1088322	-0,1091225	-0,1159496	-0,145418	-0,1649417	-0,1887589	-0,1877393	-0,1256632
	Y	0,07135012	0,06401787	0,05169586	0,03534679	0,02108111	0,01259161	0,02325469	0,0249652	0,01347914	-0,09223436
<i>Glyptodon reticulatus</i>	X	-0,126095	-0,1178028	-0,1133782	-0,1139554	-0,1203845	-0,1387825	-0,1677744	-0,1897037	-0,1841047	-0,1251351
	Y	0,07690299	0,06301033	0,04598991	0,02582023	0,01051374	0,005103114	0,01991199	0,02124119	0,01131171	-0,09324986
<i>Glyptodon jatunkhirkhi</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plohophorus figuratus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

<i>Doedicurus clavicaudatus</i>	X	-0,1328768	-0,1249822	-0,1163649	-0,116856	-0,122504	-0,1475409	-0,1824872	-0,208843	-0,2059541	-0,1204846
	Y	0,07369598	0,06144778	0,04732944	0,03158757	0,01593898	0,004492845	0,01557967	0,0186701	0,00726904	-0,09676017
<i>Eleutherocercus solidus</i>	X	-0,128841	-0,1140352	-0,1016105	-0,09853123	-0,1027486	-0,1364373	-0,1880651	-0,2132081	-0,2125212	-0,1366328
	Y	0,07952894	0,06747495	0,05353917	0,03490226	0,01668772	0,002941207	0,01356259	0,01917599	0,003335731	-0,09792416
<i>Eleutherocercus antiquus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Panochthus intermedius</i>	X	-0,1406603	-0,1307155	-0,1223947	-0,1127144	-0,11016	-0,1368661	-0,1684349	-0,1973761	-0,1920479	-0,1123883
	Y	0,08419375	0,06457704	0,05088181	0,03722306	0,02002433	0,005180093	0,01165867	0,01381243	0,002443868	-0,09975513
<i>Panochthus tuberculatus</i>	X	-0,1486466	-0,1335882	-0,1245873	-0,1136704	-0,1005021	-0,1310167	-0,1624297	-0,1904706	-0,1842428	-0,1006728
	Y	0,07432348	0,05662098	0,04309623	0,03151834	0,006265967	-0,006504687	0,006916851	0,01239087	-0,005879653	-0,07977269
<i>Propanochthus bullifer</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	X	-0,1284518	-0,1190628	-0,1177897	-0,1154011	-0,1216684	-0,1467264	-0,1691555	-0,2058902	-0,1990599	-0,1307241
	Y	0,09411589	0,07028755	0,04780912	0,02904755	0,01275872	0,006787985	0,01604702	0,01911548	0,002905407	-0,1095408
<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	X	-0,1285573	-0,1199339	-0,1134697	-0,1060111	-0,1105692	-0,1331537	-0,1745381	-0,1992601	-0,1971285	-0,1268392
	Y	0,07944178	0,06139632	0,04477108	0,02671842	0,01038343	0,01131901	0,02423409	0,02309571	0,01164036	-0,0825405
<i>Neosclerocalyptus gouldi</i>	X	-0,1377671	-0,1328041	-0,1277329	-0,1265884	-0,1241453	-0,1345027	-0,1647264	-0,1936664	-0,1937432	-0,1211884
	Y	0,0736882	0,05819809	0,04542883	0,03146905	0,01630349	0,008186937	0,02294953	0,0256384	0,0107974	-0,09727645
<i>Neosclerocalyptus pseudornatus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Kelenkura castroi</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Stromaphorus ameghini</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Stromaphorus truessarti</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eosclerocalyptus proximus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eosclerocalyptus tapinocephalus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Palaehoplophorus meridionalis</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Palaehoplophoroides rothi</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

<i>Nopactus coagmentatus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudoplohophorus benvenutii</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Parapropalaeophlophorus septentrionalis</i>	X	-0,1435603	-0,1295774	-0,1175052	-0,1029593	-0,08931312	-0,1068374	-0,1666677	-0,1869885	-0,1888092	-0,1275128
	Y	0,06059659	0,04711259	0,03517614	0,02064061	0,004879382	-0,002946298	0,008992735	0,01056065	-0,0006958941	-0,08436445
<i>Plohophorus avellaneda</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Glyptodontidium tuberifer</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Nota: L, landmark; X, coordenada x; Y, coordenada y; ?,dato faltante.

Matriz de caracteres: Coordenadas de los Landmarks empleados en el análisis cladístico (Parte C)

Carácter 0										
ESPECIE		L21	L22	L23	L24	L25	L26	L27	L28	L29
<i>Euphractus sexcintus</i>	X	-0,1047357	-0,05548313	0,02118439	0,08053357	0,1186618	0,1538193	0,199453	0,2500165	0,3443172
	Y	-0,1335693	-0,1611264	-0,1676676	-0,1379136	-0,1140694	-0,08760213	-0,04716657	0,01406341	0,1712702
<i>Pampatherium humdboltii</i>	X	-0,1427283	-0,02664615	0,05580555	0,103181	0,1390256	0,1770287	0,2208344	0,2727151	0,3180365
	Y	-0,1066073	-0,1696136	-0,1713399	-0,1424178	-0,1136541	-0,08395841	-0,04314072	0,02523572	0,1244325
<i>Eucinepeltus petesatus</i>	X	-0,1150339	-0,04181531	0,05073364	0,1103291	0,1592173	0,1982306	0,2439925	0,2852583	0,2752576
	Y	-0,1770834	-0,230401	-0,1952712	-0,171798	-0,1427948	-0,09764677	-0,04280854	0,04496641	0,13965
<i>Cochlops muricatus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Propalaeohoplophorus australis</i>	X	-0,125409	-0,04202409	0,04948878	0,1104872	0,1586753	0,2012155	0,2357248	0,2574506	0,2510011
	Y	-0,195092	-0,238672	-0,207164	-0,1811897	-0,1441015	-0,09988451	-0,04017814	0,04164827	0,1345783
<i>Hoplophorus euphractus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudoplohophorus absolutus</i>	X	-0,1113042	-0,02950596	0,05788759	0,122379	0,167089	0,205798	0,2532519	0,2697996	0,2640838
	Y	-0,183422	-0,2263437	-0,2052956	-0,1878517	-0,1446234	-0,0970576	-0,03653949	0,05139126	0,1154595
<i>Glyptotherium texanum</i>	X	-0,1215299	-0,09350326	0,01794921	0,08651159	0,1671925	0,2145609	0,235493	0,236979	0,2335343
	Y	-0,1748594	-0,2491183	-0,2439724	-0,2369326	-0,1767651	-0,1029304	-0,03140842	0,05571635	0,1634737
<i>Glyptotherium cylindricum</i>	X	-0,09642747	-0,05270643	0,04246725	0,1166608	0,1844289	0,2219256	0,2443713	0,2421361	0,2202933
	Y	-0,1816695	-0,2481822	-0,2380291	-0,2196721	-0,1643886	-0,1093697	-0,03704539	0,04941111	0,1558564
<i>Boreostemma acostae</i>	X	-0,1107548	-0,04688233	0,03456044	0,1016744	0,1508723	0,1939979	0,2304717	0,2584141	0,2698392
	Y	-0,1668076	-0,220784	-0,2333809	-0,1892685	-0,1525676	-0,1066883	-0,04277649	0,04762789	0,174771
<i>Boreostemma venezolensis</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Glyptodon munizi</i>	X	-0,09989522	-0,03940997	0,0532116	0,122624	0,1760641	0,2211506	0,2521754	0,2639117	0,2382778
	Y	-0,1759346	-0,2433373	-0,2249733	-0,2071327	-0,1682398	-0,1156433	-0,0442836	0,05278566	0,1372832
<i>Glyptodon reticulatus</i>	X	-0,09678102	-0,03623186	0,05760372	0,1246563	0,1744611	0,2151235	0,2542456	0,2663238	0,2489163
	Y	-0,1756157	-0,2438441	-0,2220793	-0,2007354	-0,1672396	-0,1118387	-0,04424963	0,0458648	0,1354197
<i>Glyptodon jatunkhirkhi</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plohophorus figuratus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?

<i>Doedicurus clavicaudatus</i>	X	-0,1009895	-0,01946413	0,06040332	0,1212047	0,1657591	0,2234506	0,2628449	0,262774	0,2402012
	Y	-0,1825383	-0,2194351	-0,1996955	-0,192129	-0,1701686	-0,1139868	-0,0426861	0,04844947	0,1313945
<i>Eleutherocercus solidus</i>	X	-0,1098308	-0,03719127	0,05576274	0,1228487	0,1817727	0,2277793	0,2480036	0,2415058	0,2251065
	Y	-0,1859625	-0,2463748	-0,221877	-0,1983915	-0,1614694	-0,1080882	-0,03371641	0,04797882	0,1441023
<i>Eleutherocercus antiquus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Panochthus intermedius</i>	X	-0,08474419	-0,008094487	0,07477876	0,140125	0,1895229	0,2215216	0,2400717	0,2427828	0,2371542
	Y	-0,186187	-0,2308046	-0,2187441	-0,1970028	-0,1581082	-0,1064945	-0,04509047	0,02938847	0,07926019
<i>Panochthus tuberculatus</i>	X	-0,08430816	-0,03671623	0,05763146	0,1237316	0,1925637	0,2293941	0,2515792	0,2621348	0,2705628
	Y	-0,1578381	-0,2118441	-0,2012581	-0,1975918	-0,1601887	-0,1074946	-0,04091938	0,04024951	0,091033
<i>Propanochthus bullifer</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	X	-0,09736177	-0,01605194	0,07835262	0,1373367	0,1738563	0,2023524	0,2268397	0,2415047	0,2530263
	Y	-0,187514	-0,2349547	-0,2167787	-0,1824579	-0,1448405	-0,1034783	-0,05090893	0,02265314	0,1458625
<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	X	-0,08914794	-0,04160993	0,06405279	0,127976	0,1805206	0,216765	0,2463965	0,2529517	0,2583253
	Y	-0,1792524	-0,2310149	-0,2208644	-0,1983386	-0,1613683	-0,1109695	-0,04887423	0,03574665	0,1520779
<i>Neosclerocalyptus gouldi</i>	X	-0,09394576	-0,01420472	0,07011019	0,1274171	0,1719234	0,2088079	0,2413168	0,2558611	0,2600156
	Y	-0,1838325	-0,2264356	-0,2120244	-0,1850302	-0,150987	-0,1086579	-0,04977194	0,0314367	0,1448623
<i>Neosclerocalyptus pseudornatus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Kelenkura castroi</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Stromaphorus ameghini</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Stromaphorus truessarti</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eosclerocalyptus proximus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eosclerocalyptus tapinocephalus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Palaehoplophorus meridionalis</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Palaehoplophoroides rothi</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?

<i>Nopactus coagmentatus</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudoplohophorus benvenutii</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Parapropalaehoplophorus septentrionalis</i>	X	-0,09028968	-0,03392132	0,04283219	0,1002294	0,1589277	0,209144	0,2409185	0,2807219	0,2875355
	Y	-0,1514953	-0,2019506	-0,1940746	-0,1665944	-0,1522847	-0,1112643	-0,04994723	0,03440543	0,1393161
<i>Plohophorus avellaneda</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Glyptodontidium tuberifer</i>	X	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Y	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Nota: L, landmark; X, coordenada x; Y, coordenada y; ?,dato faltante.

Matriz de caracteres: matriz de caracteres de los taxones empleada en el análisis cladístico (Parte 1)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Euphractus sexcintus</i>	0	-	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	0	1	-	0	0	0
<i>Pampatherium humdboltii</i>	0	-	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	0	1	-	0	0	0
<i>Eucinepeltus petesatus</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	0	1	-	0	0	0
<i>Cochlops muricatus</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	0	1	-	0	0	0
<i>Propalaeohoplophorus australis</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	0	1	-	0	0	0
<i>Hoplophorus euphractus</i>	0	?	0	1	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	1	?	1	0	0	0
<i>Pseudoplohophorus absolutus</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	0	1	-	0	0	0
<i>Glyptotherium texanum</i>	0	1	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	3	1	-	0	1	0
<i>Glyptotherium cylindricum</i>	0	?	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	?	1	-	?	?	?
<i>Boreostemma acostae</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	0	1	-	0	0	0
<i>Boreostemma venezolensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Glyptodon munizi</i>	0	1	1	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	3	1	-	0	1	0
<i>Glyptodon reticulatus</i>	0	1	1	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	3	1	-	0	1	0
<i>Glyptodon jatunkhirkhi</i>	0	1	1	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	3	1	-	0	1	0
<i>Plohophorus figuratus</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	2	1	-	0	0	0
<i>Doedicurus clavicaudatus</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	1	1	-	0	0	1
<i>Eleutherocercus solidus</i>	1	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	1	0	0	0	0	1
<i>Eleutherocercus antiquus</i>	1	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	1	0	0	0	0	1
<i>Panochthus intermedius</i>	0	0	0	1	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	1	0	1	1	0	0
<i>Panochthus tuberculatus</i>	0	0	0	1	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	1	0	1	1	0	0
<i>Propanochthus bullifer</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	-	-	1	0	0
<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	-	-	1	0	0
<i>Neosclerocalyptus gouldi</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	-	-	1	0	0
<i>Neosclerocalyptus pseudornatus</i>	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	-	-	1	0	0
<i>Kelenkura castroi</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	?	1	-	0	0	0
<i>Stromaphorus ameghini</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	2	1	-	0	0	0
<i>Stromaphorus trouessarti</i>	?	?	?	?	?	-	-	?	?	?	?	?	-	?	?	?	-	?	?	?
<i>Eosclerocalyptus proximus</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	1	1	-	0	0	0
<i>Eosclerocalyptus tapinocephalus</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	1	1	-	0	0	0
<i>Palaehoplophorus meridionalis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Palaehoplophoroides rothi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Nopachtus coagmentatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudoplohophorus benvenutii</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	?	0	1	-	0	0	0

<i>Parapropalaeohoplophorus septentrionalis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plohophorus avellaneda</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	2	1	-	0	0	0
<i>Glyptodontidium tuberifer</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Nota: ?, dato faltante; -, estado no aplicable.

Matriz de caracteres: matriz de caracteres de los taxones empleada en el análisis cladístico (Parte 2)

	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
<i>Euphractus sexcintus</i>	0	0	0	0	0	1	-	1	2	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Pampatherium humboldtii</i>	0	0	0	0	0	1	-	1	2	1	1	1	0	0	1	1	0	?	0	0
<i>Eucinepeltus petesatus</i>	0	0	0	0	1	0	3	1	2	0	0	?	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Cochlops muricatus</i>	0	0	0	0	1	0	2	1	2	0	0	?	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>Propalaeohoplophorus australis</i>	0	0	0	1	1	0	3	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>Hoplophorus euphractus</i>	1	0	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudoplohophorus absolutus</i>	0	0	0	1	1	0	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Glyptotherium texanum</i>	0	1	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	1	?	?	0	?	0	0
<i>Glyptotherium cylindricum</i>	?	?	?	?	1	0	1	0	?	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?
<i>Boreostemma acostae</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	?	0	0
<i>Boreostemma venezolensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Glyptodon munizi</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1
<i>Glyptodon reticulatus</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1
<i>Glyptodon jatunkhirkhi</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	2	0	0	?	0	1	?	?	?	?	?	?
<i>Plohophorus figuratus</i>	0	0	0	0	1	0	2	1	0	0	0	?	0	1	?	?	?	?	?	?
<i>Doedicurus clavicaudatus</i>	0	0	0	2	1	0	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Eleutherocercus solidus</i>	0	0	0	2	1	0	2	1	1	0	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?
<i>Eleutherocercus antiquus</i>	0	0	0	2	1	0	2	1	1	0	0	?	1	1	?	?	?	?	?	?
<i>Panochthus intermedius</i>	1	0	0	?	1	0	?	0	2	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Panochthus tuberculatus</i>	1	0	0	2	1	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	1	0	2	1	0
<i>Propanochthus bullifer</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	2	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	2	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>Neosclerocalyptus gouldi</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	2	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>Neosclerocalyptus pseudornatus</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	?	0	0	?	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>Kelenkura castroi</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	?	0	0	?	0	1	?	?	?	?	?	?
<i>Stromaphorus ameghini</i>	0	0	0	0	1	0	2	1	0	0	0	?	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Stromaphorus trouessarti</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eosclerocalyptus proximus</i>	0	2	0	0	1	0	1	1	0	0	0	?	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Eosclerocalyptus tapinocephalus</i>	0	2	0	0	1	0	1	1	0	0	0	?	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Palaehoplophorus meridionalis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

<i>Palaeohoplophoroides rothi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Nopactus coagmentatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pseudoplohophorus benvenutii</i>	0	0	0	1	1	0	?	1	0	0	?	?	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Parapropalaeohoplophorus septentrionalis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plohophorus avellaneda</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Glyptodontidium tuberifer</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Nota: ?, dato faltante; -, estado no aplicable.

Matriz de caracteres: matriz de caracteres de los taxones empleada en el análisis cladístico (Parte 3)

	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
<i>Euphractus sexcintus</i>	-	-	-	1	1	0	0	1	-	-	-	0	-	0	1	0	1	-	0	0
<i>Pampatherium humdboltii</i>	-	-	-	1	1	0	?	1	-	-	-	0	-	0	1	0	1	-	0	0
<i>Eucinepeltus petesatus</i>	0	0	1	?	?	?	?	1	0	?	?	1	0	0	1	0	1	-	0	0
<i>Cochlops muricatus</i>	-	1	-	?	?	0	0	1	0	?	?	1	0	0	1	0	1	-	0	0
<i>Propalaeohoplophorus australis</i>	-	1	-	1	?	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	-	0	0
<i>Hoplophorus euphractus</i>	?	?	?	1	?	?	?	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	-	0	0
<i>Pseudoplohophorus absolutus</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	?	1	0	0	1	0	1	-	1	0
<i>Glyptotherium texanum</i>	?	?	?	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	-	0	0
<i>Glyptotherium cylindricum</i>	?	?	?	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	-	0	0
<i>Boreostemma acostae</i>	-	1	-	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	-	0	0
<i>Boreostemma venezolensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	-	0	0
<i>Glyptodon munizi</i>	-	1	-	0	0	1	1	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1	0	-	1
<i>Glyptodon reticulatus</i>	-	1	-	0	0	1	1	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1	0	-	1
<i>Glyptodon jatunkhirkhi</i>	?	?	?	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	?	1	1	1	-	0	0
<i>Plohophorus figuratus</i>	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	-	1	0
<i>Doedicurus clavicaudatus</i>	-	1	-	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	3	0	0	-	-	2
<i>Eleutherocercus solidus</i>	-	1	-	?	?	1	1	1	0	1	?	1	0	0	3	0	0	-	-	2
<i>Eleutherocercus antiquus</i>	?	?	?	?	?	1	?	1	0	1	?	1	0	0	3	0	0	-	-	2
<i>Panochthus intermedius</i>	-	1	-	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	2	0	1	1	-	0
<i>Panochthus tuberculatus</i>	-	1	-	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	2	0	1	1	-	0
<i>Propanochthus bullifer</i>	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	?	1	0	?	2	0	1	?	?	0
<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	-	1	-	1	1	1	1	0	0	0	3	1	1	0	1	0	1	-	0	0
<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	-	1	-	1	1	1	1	0	0	0	3	1	1	0	1	0	1	-	0	0
<i>Neosclerocalyptus gouldi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	1	?	0	1	0	1	-	0	0
<i>Neosclerocalyptus pseudornatus</i>	-	1	-	1	?	1	1	1	0	0	3	1	1	0	1	0	1	-	0	0
<i>Kelenkura castroi</i>	?	?	?	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	-	0	0

<i>Stromaphorus ameghini</i>	0	0	1	?	?	?	?	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	-	1	0
<i>Stromaphorus trouessarti</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	0	0	1	-	1	0
<i>Eosclerocalyptus proximus</i>	1	0	0	1	?	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	-	0	0
<i>Eosclerocalyptus tapinocephalus</i>	1	?	?	1	?	1	1	?	?	?	?	?	?	?	1	0	?	-	?	0
<i>Palaeohoplophorus meridionalis</i>	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	?	1	0	0	1	?	1	-	0	?
<i>Palaeohoplophoroides rothi</i>	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	?	1	0	0	1	?	1	-	0	?
<i>Nopactus coagmentatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	1	0	?	?	1	0	0	1	0	1	-	2	0
<i>Pseudoplohophorus benvenutii</i>	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	?	?	?	1	-	1	0
<i>Parapropalaeohoplophorus septentrionalis</i>	?	?	?	?	?	0	0	?	?	?	?	1	0	0	?	?	1	-	0	0
<i>Plohophorus avellaneda</i>	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	?	1	?	0	?	0	1	-	1	0
<i>Glyptodontidium tuberifer</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	1	?	?	?	0

Nota: ?, dato faltante; -, estado no aplicable.

Matriz de caracteres: matriz de caracteres de los taxones empleada en el análisis cladístico (Parte 4)

	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
<i>Euphractus sexcinctus</i>	0	-	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	-	-	0	-	-
<i>Pampatherium humdboltii</i>	0	-	0	1	0	1	1	0	0	0	0	-	1	0	0	-	-	0	-	-
<i>Eucinepeltus petesatus</i>	0	-	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	-
<i>Cochlops muricatus</i>	0	-	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0
<i>Propalaeohoplophorus australis</i>	0	-	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	-
<i>Hoplophorus euphractus</i>	0	-	0	2	0	1	2	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	2	4	1
<i>Pseudoplohophorus absolutus</i>	0	-	1	0	0	1	2	0	0	0	?	0	1	?	?	0	1	2	4	0
<i>Glyptotherium texanum</i>	0	-	0	1	1	1	1	1	1	0	2	1	0	2	0	1	0	0	-	-
<i>Glyptotherium cylindricum</i>	0	-	0	1	1	1	1	1	1	0	2	1	0	2	0	1	0	0	-	-
<i>Boreostemma acostae</i>	0	-	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	2	0	1	0	0	-	-
<i>Boreostemma venezolensis</i>	0	-	0	1	0	1	1	1	1	1	?	0	?	2	0	1	0	0	-	-
<i>Glyptodon munizi</i>	0	-	0	1	0	1	1	1	1	0	2	0	0	2	0	1	0	0	-	-
<i>Glyptodon reticulatus</i>	0	-	0	1	0	1	1	1	1	0	2	0	0	2	0	1	0	0	-	-
<i>Glyptodon jatunkhirkhi</i>	0	-	0	1	0	1	1	1	1	0	2	0	0	2	0	1	0	0	-	-
<i>Plohophorus figuratus</i>	0	-	1	0	0	2	2	0	0	0	1	0	1	?	?	0	1	2	4	0
<i>Doedicurus clavicaudatus</i>	0	0	0	0	3	0	0	-	4	0	3	0	1	3	-	0	1	2	4	1
<i>Eleutherocercus solidus</i>	1	1	0	0	3	0	0	-	4	0	3	?	0	?	?	0	1	2	4	1
<i>Eleutherocercus antiquus</i>	1	1	0	0	3	0	0	-	4	0	3	?	0	?	?	0	1	2	4	1
<i>Panochthus intermedius</i>	0	-	0	2	0	3	3	0	3	0	0	0	1	1	1	0	1	2	4	1
<i>Panochthus tuberculatus</i>	0	-	0	2	0	-	-	0	3	0	0	0	1	1	1	0	1	2	4	1

<i>Propanochthus bullifer</i>	0	-	0	2	0	3	3	0	3	0	0	?	1	?	?	0	1	2	4	1
<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	0	-	0	2	0	1	2	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	2	4	0
<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	0	-	0	2	0	1	2	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	2	4	0
<i>Neosclerocalyptus gouldi</i>	0	-	0	2	0	1	2	0	0	0	0	?	1	1	1	0	1	2	4	0
<i>Neosclerocalyptus pseudornatus</i>	0	-	0	2	0	1	2	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	2	4	0
<i>Kelenkura castroi</i>	0	-	0	1	0	1	1	0	?	0	1	0	1	1	1	0	1	2	3	0
<i>Stromaphorus ameghini</i>	0	-	1	0	2	2	4	0	2	0	1	0	1	1	1	0	1	2	4	0
<i>Stromaphorus trouessarti</i>	0	-	1	0	2	2	4	0	2	0	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eosclerocalyptus proximus</i>	0	-	0	2	0	1	2	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	2	4	0
<i>Eosclerocalyptus tapinocephalus</i>	0	-	0	2	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Palaehoplophorus meridionalis</i>	0	-	0	1	0	1	1	0	?	0	1	?	1	1	1	0	1	2	2	0
<i>Palaehoplophoroides rothi</i>	0	-	0	1	0	1	1	0	?	0	1	?	1	1	1	0	1	2	2	0
<i>Nopachtus coagmentatus</i>	0	-	0	2	0	3	3	?	?	0	?	?	1	?	?	0	1	?	4	1
<i>Pseudoplohophorus benvenutii</i>	0	-	1	0	0	2	2	?	?	?	?	?	1	1	1	0	1	2	4	0
<i>Parapropalaehoplophorus septentrionalis</i>	0	-	0	1	0	1	1	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plohophorus avellaneda</i>	0	-	1	0	0	2	3	?	?	?	?	?	1	?	?	0	1	?	4	0
<i>Glyptodontidium tuberifer</i>	0	-	0	1	1	1	1	0	1	0	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Nota: ?, dato faltante; -, estado no aplicable.

Matriz de caracteres: matriz de caracteres de los taxones empleada en el análisis cladístico (Parte 5)

	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98
<i>Euphractus sexcintus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pampatherium humdboltii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eucinepeltus petesatus</i>	0	0	?	?	0	0	?	0	?	?	?	?	?	?	-	1	?	?
<i>Cochlops muricatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	-	1	0	1
<i>Propalaehoplophorus australis</i>	0	0	?	0	0	0	-	?	4	0	0	0	0	0	-	1	-	-
<i>Hoplophorus euphractus</i>	1	0	1	0	3	2	1	1	2	4	1	0	1	0	-	0	0	?
<i>Pseudoplohophorus absolutus</i>	1	0	1	0	2	2	1	0	1	2	1	0	0	0	-	0	0	1
<i>Glyptotherium texanum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	1	-	-	-
<i>Glyptotherium cylindricum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	1	-	-	-
<i>Boreostemma acostae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-
<i>Boreostemma venezolensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	-	-	-	?	-	-	-
<i>Glyptodon munizi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	0	-	-	-
<i>Glyptodon reticulatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	0	-	-	-
<i>Glyptodon jatunkhirkhi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	0	-	-	-

<i>Plohophorus figuratus</i>	1	0	1	0	2	2	1	0	1	2	1	0	0	0	-	0	0	0
<i>Doedicurus clavicaudatus</i>	1	-	-	0	-	-	3	1	3	-	2	1	0	1	-	-	2	-
<i>Eleutherocercus solidus</i>	1	0	1	0	2	2	1	1	3	2	2	1	0	1	-	-	1	2
<i>Eleutherocercus antiquus</i>	1	0	1	0	2	2	1	1	3	2	2	1	0	1	-	-	1	2
<i>Panochthus intermedius</i>	1	1	1	1	4	4	2	1	2	4	1	2	1	0	-	-	0	0
<i>Panochthus tuberculatus</i>	1	1	1	1	4	4	2	1	2	4	1	2	1	0	-	-	0	0
<i>Propanochthus bullifer</i>	1	1	1	0	4	3	2	1	2	4	1	2	1	0	-	-	0	0
<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	1	0	1	0	2	2	1	1	0	3	1	0	0	0	-	0	0	1
<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	1	0	1	0	2	2	1	1	0	3	1	0	0	0	-	0	0	1
<i>Neosclerocalyptus gouldi</i>	1	0	1	0	2	2	1	1	0	3	1	0	0	0	-	0	0	?
<i>Neosclerocalyptus pseudornatus</i>	1	0	1	0	2	1	1	1	0	3	1	0	0	0	-	0	0	?
<i>Kelenkura castroi</i>	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	-	1	0	1
<i>Stromaphorus ameghini</i>	1	0	1	0	2	2	1	0	1	2	1	0	0	0	-	0	0	1
<i>Stromaphorus trouessarti</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	-	?	?	?
<i>Eosclerocalyptus proximus</i>	1	0	1	0	2	1	1	1	0	3	1	0	0	0	-	0	0	1
<i>Eosclerocalyptus tapinocephalus</i>	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	-	?	?	?
<i>Palaehoplophorus meridionalis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	4	0	0	0	0	0	-	1	0	1
<i>Palaehoplophoroides rothi</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	?	0	0	0	0	0	-	1	0	?
<i>Nopachtus coagmentatus</i>	1	?	1	0	?	2	1	1	2	?	1	0	1	0	-	-	0	?
<i>Pseudoplohophorus benvenutii</i>	1	0	1	0	2	2	1	0	1	2	1	0	0	0	-	0	0	1
<i>Parapropalaehoplophorus septentrionalis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Plohophorus avellaneda</i>	1	0	1	0	3	2	1	0	?	?	1	0	0	0	-	0	0	0
<i>Glyptodontidium tuberifer</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Nota: ?, dato faltante; -, estado no aplicable.

ANEXO 3: Biocrones

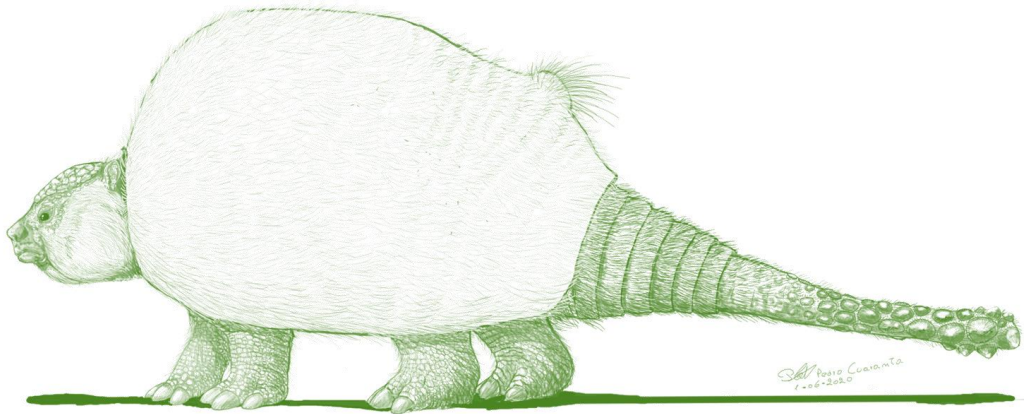
Lista de los taxones incluidos en el análisis cladístico y sus biocrones correspondientes, empleados para la calibración cronológica con R. Los intervalos de edades de las SALMAS siguen la propuesta de Boscaini et al., 2019.

Taxon	Biocrón		SALMA	Fuente bibliográfica
<i>Euphractus sexcintus</i>	1,8	0	Ensenadense (1,8-0,4)-Actual	Redford y Wetzel, 1985; Carlini y Scillato-Yané, 1999
<i>Pampatherium humdboltii</i>	0,128	0,0085	Lujanense (0,128-0,0085)	Góis-Lima, 2013
<i>Eucinepeltus petesatus</i>	19	16	Santacruzense (19-16)	Scott, 1903; González-Ruiz, 2010; Vizcaíno et al., 2012
<i>Cochlops muricatus</i>	19	16	Santacruzense (19-16)	Scott, 1903; González-Ruiz, 2010; Vizcaíno et al., 2012
<i>Propalaeohoplophorus australis</i>	19	16	Santacruzense (19-16)	Scott, 1903; González-Ruiz, 2010; Vizcaíno et al., 2012
<i>Hoplophorus euphractus</i>	0,128	0,0085	Lujanense (0,128-0,0085)	Porpino et al., 2010
<i>Pseudoplohophorus absolutus</i>	9	5,3	Huayqueriense (9-5,3)	Toriño y Perea, 2018
<i>Glyptotherium texanum</i>	4,9	0,24	Blancano (4,9-1,8) Irvingtoniense (1,8-0,24)	Gillette y Ray, 1981; Gillette et al., 2016
<i>Glyptotherium cylindricum</i>	0,24	0,011	Rancholabreaense (0,24-0,011)	Carlini et al., 2008b; Gillette y Ray, 1981; Gillette et al., 2016; Zurita et al., 2018
<i>Boreostemma acostae</i>	13,8	11,8	Laventense (13,8-11,8)	Villarroel, 1983; Zurita et al., 2013
<i>Boreostemma venezolensis</i>	13,8	11,8	Laventense (13,8-11,8)	Zurita et al., 2013
<i>Glyptodon munizi</i>	1,8	0,4	Ensenadense (1,8-0,4)	Ameghino, 1881; Soibelzon et al., 2006
<i>Glyptodon reticulatus</i>	0,4	0,0085	Bonaerense (0,4-0,128)-Lujanense (0,128-0,0085)	Cuadrelli et al., 2019
<i>Glyptodon jatunkhirkhi</i>	0,128	0,0085	Pleistoceno Tardío/ Lujanense (0,128-0,0085)	Cuadrelli et al., 2020
<i>Plohophorus figuratus</i>	5,3	3,3	Montehermosense (5,3-4,5) Chapadmalense (4,5-3,3)	Ameghino, 1888; Zurita et al., 2017
<i>Doedicurus clavicaudatus</i>	0,128	0,0085	Lujanense (0,128-0,0085)	Carlini y Scillato-Yané, 1999
<i>Eleutherocercus solidus</i>	5,59	3	Huayqueriense (9-5,3) Chapadmalense (4,5-3,3)	Núñez-Blasco et al., 2020; Núñez-Blasco et al., 2022.
<i>Eleutherocercus antiquus</i>	5,3	3,3	Montehermosense (5,3-4,5) Chapadmalense (4,5-3,3)	Núñez-Blasco et al., 2022. Zurita et al., 2014
<i>Panochthus intermedius</i>	1,8	0,4	Ensenadense (1,8-0,4)	Zamorano y Brandoni, 2013; Zamorano et al., 2014
<i>Panochthus tuberculatus</i>	0,128	0,0085	Lujanense (0,128-0,0085)	Zamorano y Brandoni, 2013; Zamorano et al., 2014
<i>Propanochthus bullifer</i>	5,3	3,3	Montehermosense (5,3-4,5) Chapadmalense (4,5-3,3)	Zamorano 2013; Cruz, 2013; Cruz et al., 2018
<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	1,8	0,4	Ensenadense (1,8-0,4)	Zurita et al., 2009a
<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	0,128	0,0085	Lujanense (0,128-0,0085)	Zurita, 2002; Zurita et al., 2011b
<i>Neosclerocalyptus gouldi</i>	0,4	0,128	Bonaerense (0,4-0,128)	Zurita et al., 2008
<i>Neosclerocalyptus pseudornatus</i>	1,8	0,4	Ensenadense (1,8-0,4)	Zurita, 2007a,b; Zurita et al., 2009a
<i>Kelenkura castroi</i>	10	9	Chasiense (10-9)	Barasoain et al., 2022a
<i>Stromaphorus ameghini</i>	9,14	3	Huayqueriense (9-5,3) Chapadmalense (4,5-3,3)	Núñez-Blasco et al., 2020; Bonini, 2014.
<i>Stromaphorus truessarti</i>	5,3	4,5	Montehermosense (5,3-4,5)	Zamorano et al., 2011.
<i>Eosclerocalyptus proximus</i>	8	3	Huayqueriense (9-5,3) Montehermosense (5,3-4,5) Chapadmalense (4,5-3,3)	Zurita, 2007a,b; Núñez-Blasco et al., 2020; esta tesis
<i>Eosclerocalyptus tapinocephalus</i>	9	5,3	Huayqueriense (9-5,3)	Zurita, 2007a,b
<i>Palaehoplophorus meridionalis</i>	16,3	15,5	Friasiense (16,3-15,5)	Scillato-Yané y Carlini, 1998.
<i>Palaehoplophoroides rothi</i>	16,3	15,5	Friasiense (16,3-15,5)	Scillato-Yané y Carlini, 1998.
<i>Nopachtus coagmentatus</i>	5,3	3,3	Montehermosense (5,3-4,5) Chapadmalense (4,5-3,3)	Zamorano et al., 2011; Zamorano et al., 2017; Cruz et al., 2018
<i>Pseudoplohophorus benvenutii</i>	9	5,3	Huayqueriense (9-5,3)	Toriño, 2015 Toriño y Perea, 2018
<i>Parapropalaeohoplophorus septentrionalis</i>	19	16	Santacruzense (19-16)	Croft, Flynn y Wyss, 2007
<i>Plohophorus avellaneda</i>	3,3	2,53	Marplatense (3,3-1,8)	Quiñones et al., 2023
<i>Glyptodontidium tuberifer</i>	5,59	4	Huayqueriense (9-5,3) Chapadmalense (4,5-3,3)	Núñez-Blasco et al., 2024b

**DIVERSIDAD, HISTORIA EVOLUTIVA Y
BIOESTRATIGRAFÍA DE LOS GLYPTODONTIDAE
(MAMMALIA, XENARTHRA) DE LA CUENCA
VILLAVIL-QUILLAY (CATAMARCA, ARGENTINA)**

LÁMINAS

**TRABAJO DE TESIS DOCTORAL
ALIZIA NÚÑEZ BLASCO**



**DIRECTOR: ALFREDO E. ZURITA
CO-DIRECTOR: ÁNGEL R. MIÑO BOILINI
SUB-DIRECTOR: RICARDO A. BONINI**

**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES Y AGRIMENSURA
UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE (UNNE)**

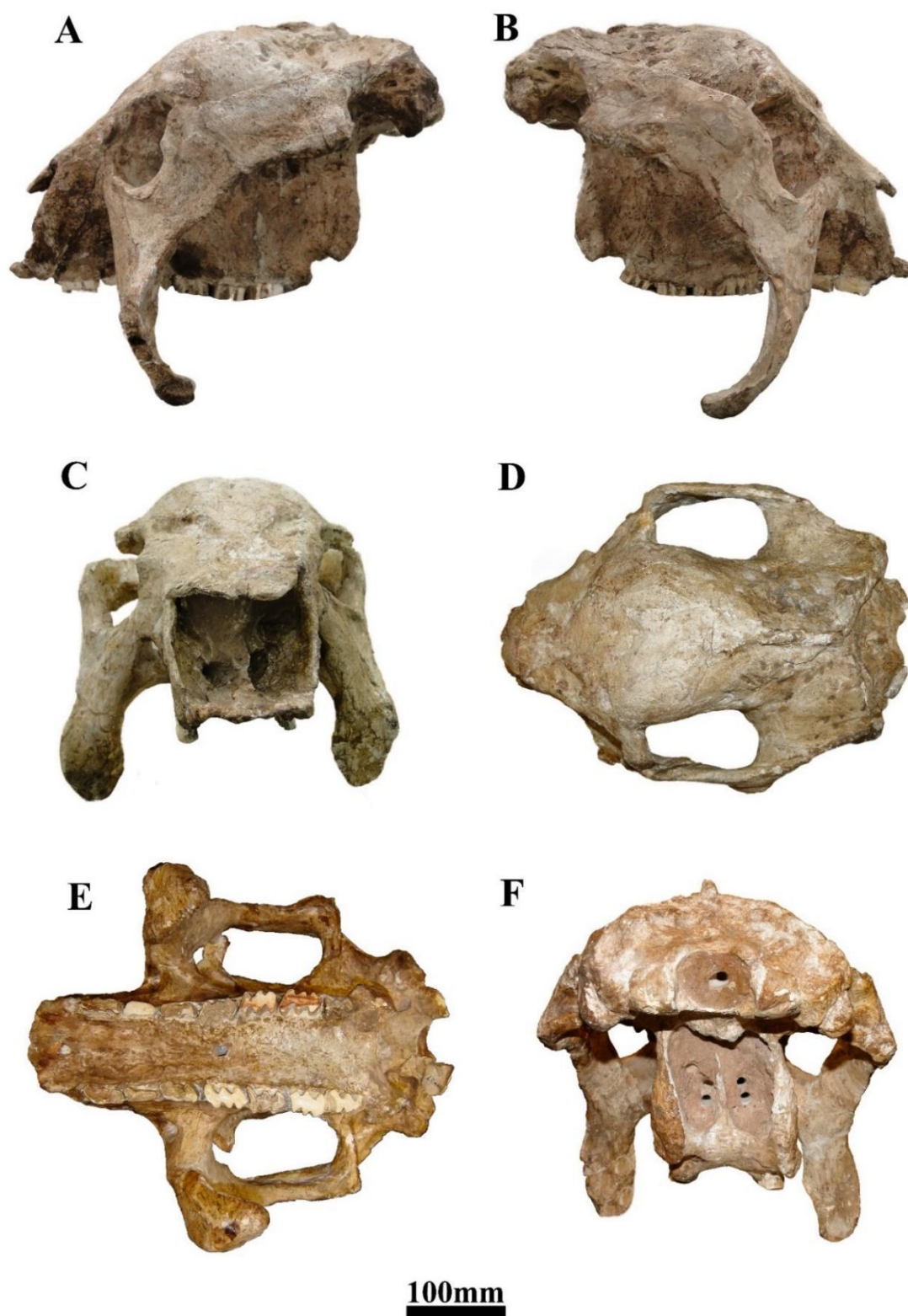


Lámina I. Cráneo de *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914) [FMNH-P 14437]: **A)** vista lateral izquierda; **B)** vista lateral derecha; **C)** vista frontal; **D)** vista dorsal; **E)** vista oclusal y **F)** vista occipital. Escala 100mm.

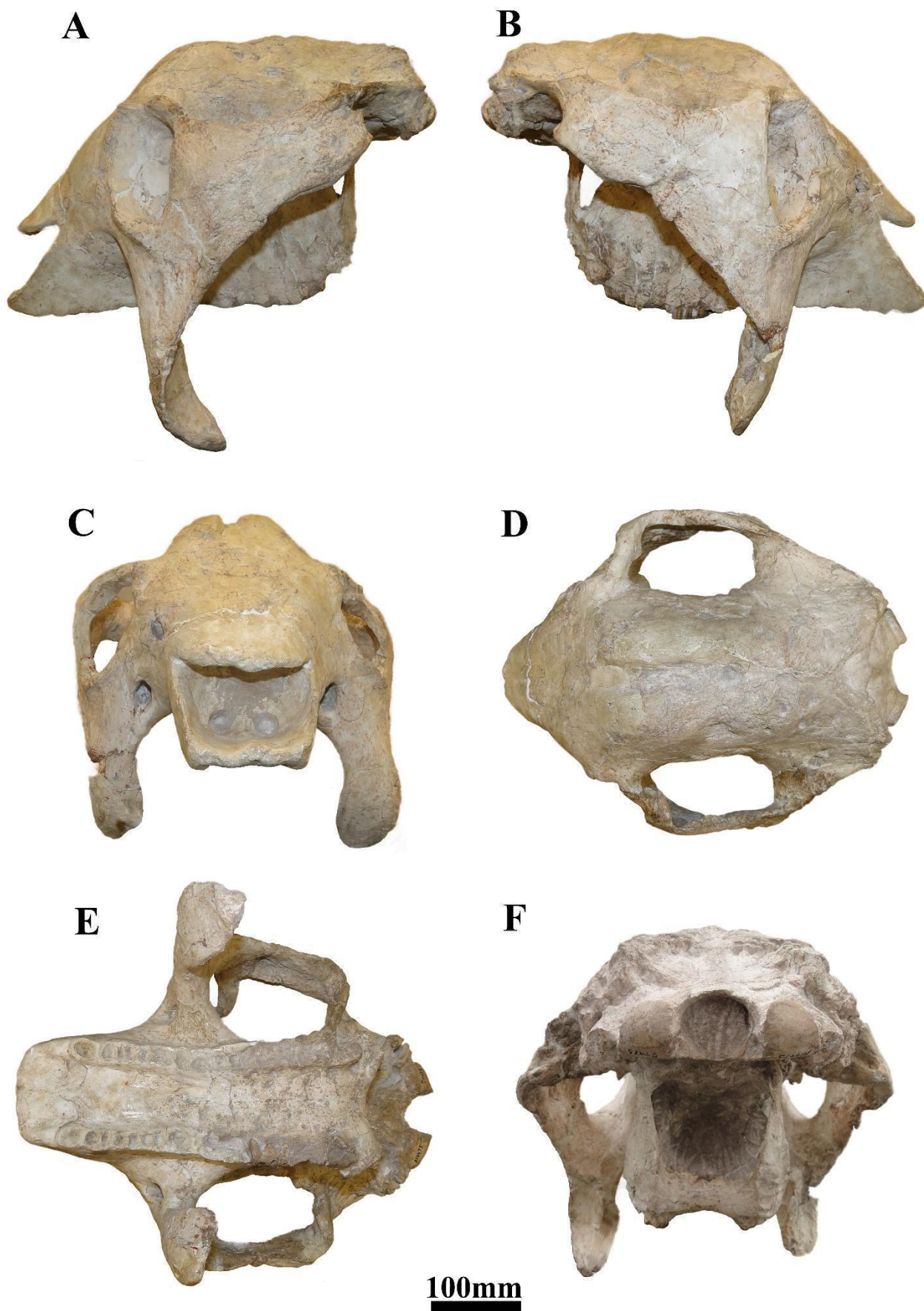


Lámina II. Cráneo de *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914) [FMNH-P 14475]: **A)** vista lateral izquierda. **B)** vista lateral derecha. **C)** vista frontal. **D)** vista dorsal. **E)** vista oclusal. **F)** vista occipital. Escala 100mm.

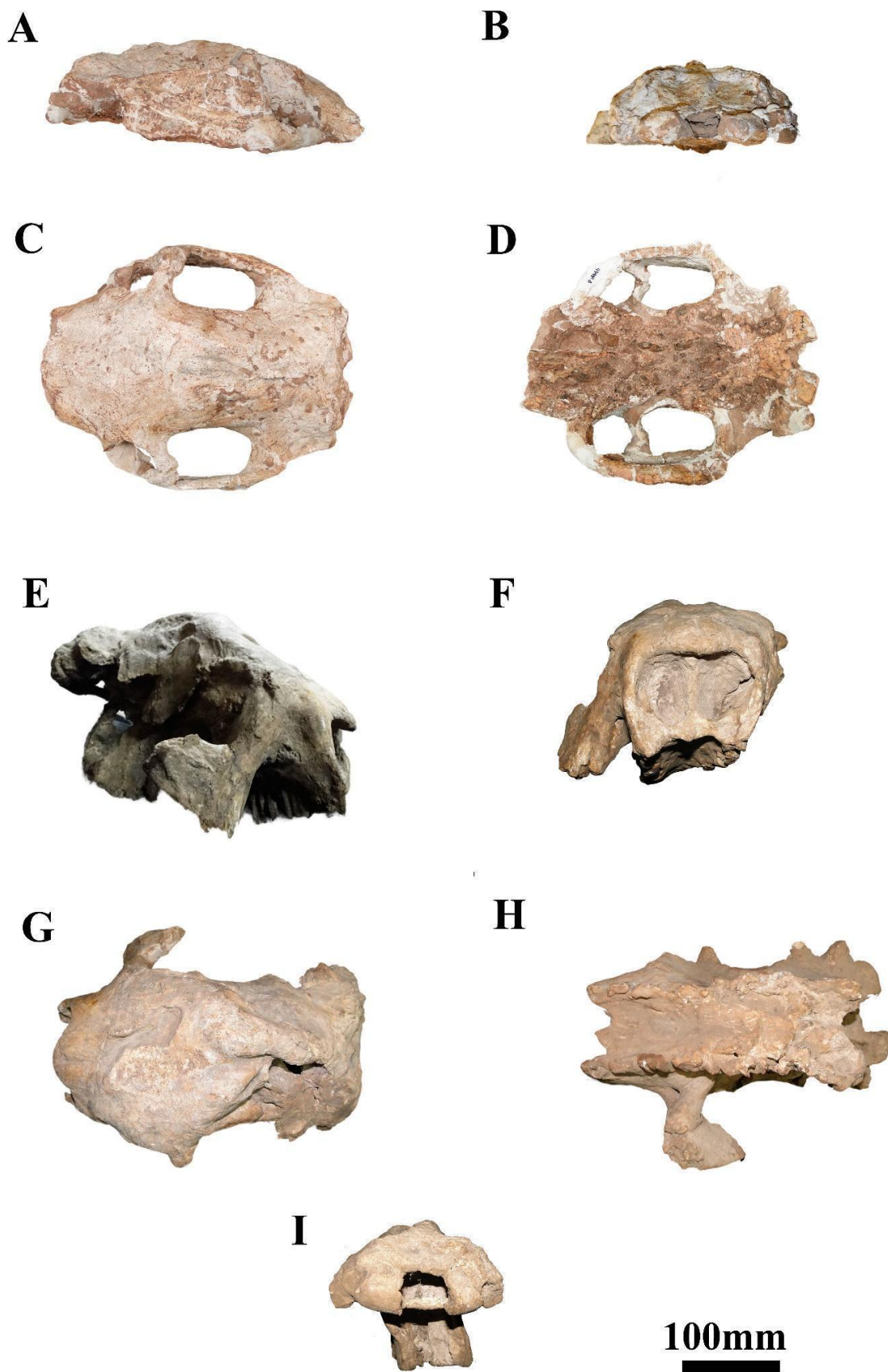


Lámina III. Cráneo de *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914) [FMNH-P 14446]: **A)** vista lateral derecha; **B)** vista occipital; **C)** vista dorsal; **D)** vista oclusal. [MLP-PV 29-X-10-9]: **E)** vista lateral derecha; **F)** vista frontal; **G)** vista dorsal; **H)** vista oclusal; **I)** vista occipital. Escala 100mm.

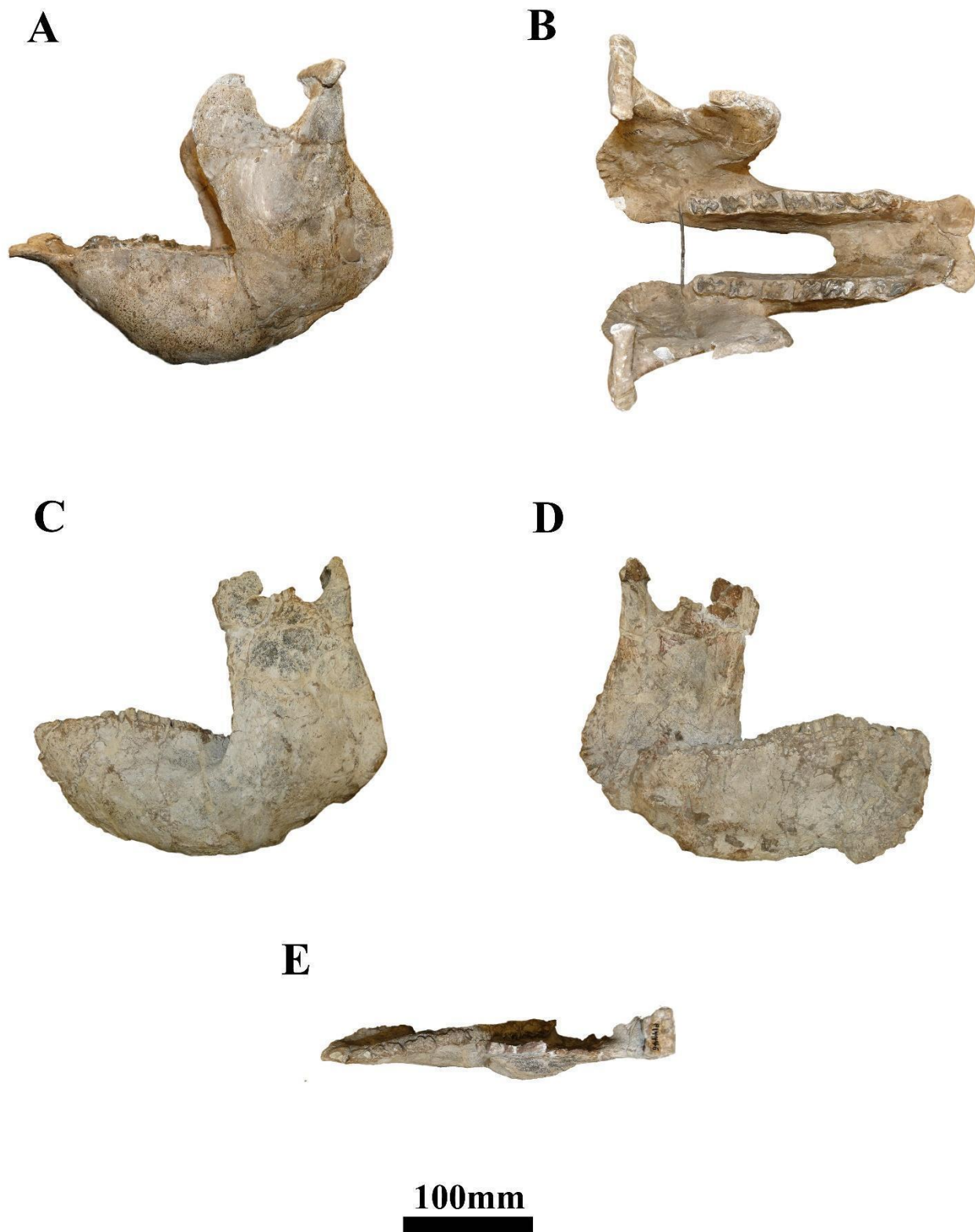


Lámina IV. Mandíbula de *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914) [FMNH-P 14437]: **A)** vista externa lateral; **B)** vista oclusal. Hemimandíbula izquierda *E. solidus* [FMNH-P 14446]: **C)** vista lateral bucal; **D)** vista lateral lingual; **E)** vista oclusal. Escala 100mm.

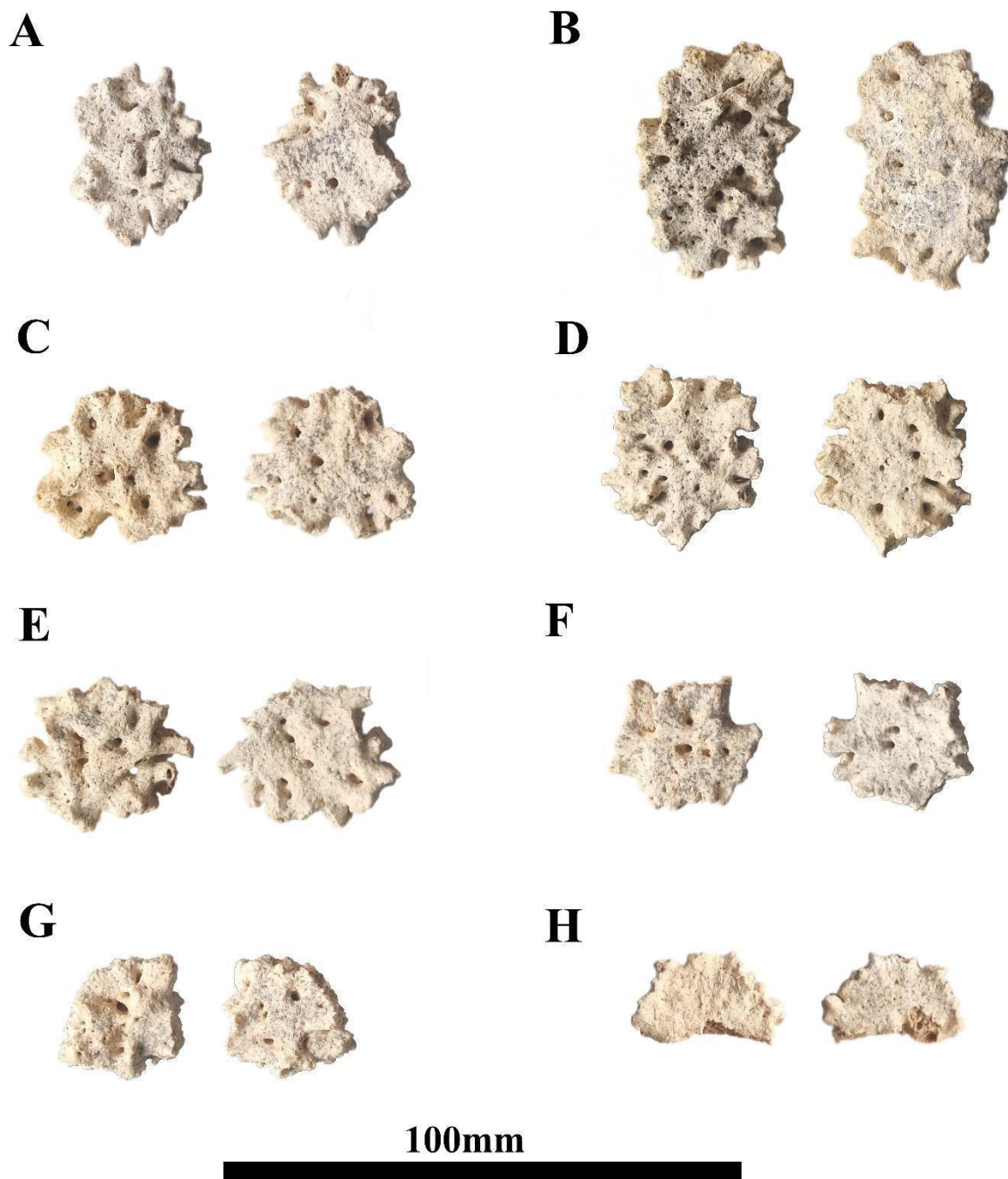


Lámina V. Escudete cefálico de *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914) [MCH-P 327]: **A)** osteodermo 1: d, dorsal y v, ventral; **B)** osteodermo 2: d, dorsal y v, ventral; **C)** osteodermo 3: d, dorsal y v, ventral; **D)** osteodermo 4: d, dorsal y v, ventral; **E)** osteodermo 5: d, dorsal y v, ventral; **F)** osteodermo 6: d, dorsal y v, ventral; **G)** osteodermo 7: d, dorsal y v, ventral; **H)** osteodermo 8: d, dorsal y v, ventral. Escala 100mm.

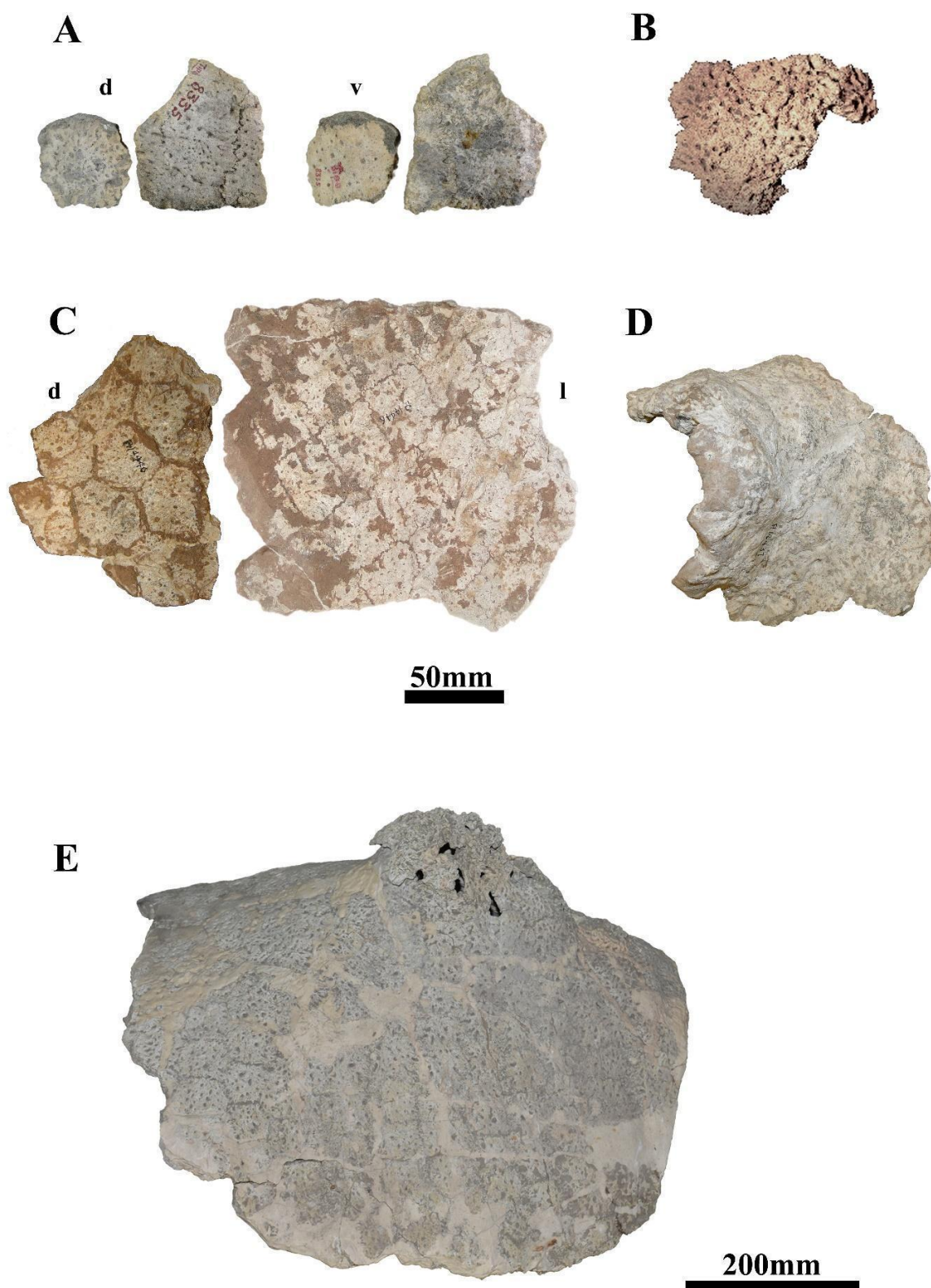


Lámina VI. Coraza dorsal de *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914). **A)** Pequeño fragmento de coraza dorsal, HOLOTIPO [MACN 8335]: d, dorsal y v, ventral. **B)** Pequeño fragmento de coraza dorsal [MCH-P 188]. **C)** Fragmentos de coraza [FMNH-P 14446]: d, dorsal y l, lateral. **D)** Fragmento posterodorsal de la coraza con parte del domo glandular [FMNH-P 14437]. Escala 50mm. **E)** Mitad posterior de coraza dorsal [CC-MUFCA 781], región anterior hacia la izquierda. Escala 200mm.

A



B



C



D



100mm

Lámina VII. Fémur de *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914) [FMNH-P 14437]: **A)** fémur derecho, vista anterior; **B)** fémur derecho, vista posterior; **C)** fémur izquierdo, vista anterior; **D)** fémur izquierdo, vista posterior. Escala 100mm.

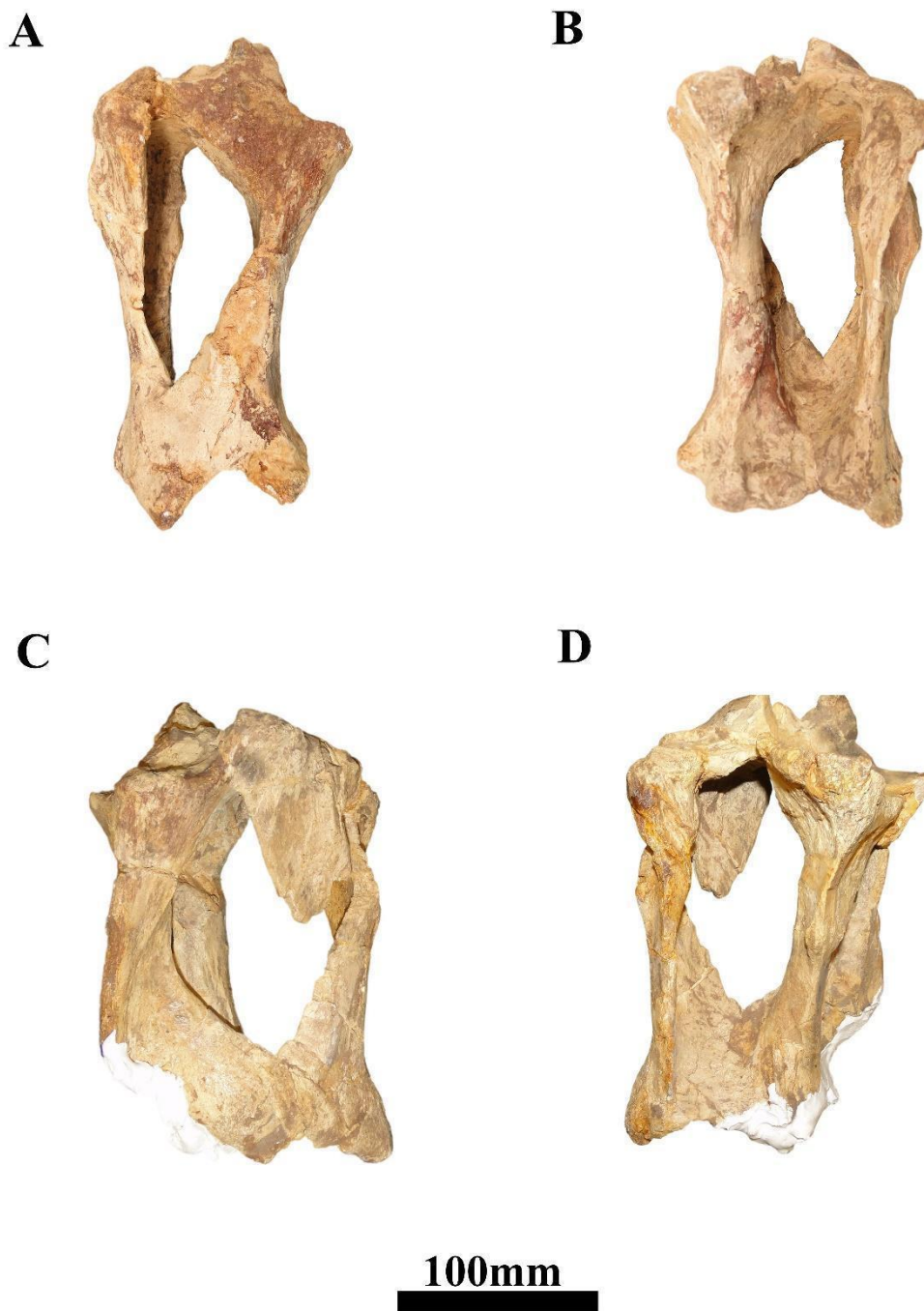


Lámina VIII. Tibio-fíbula de *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914) [FMNH-P 14437]: **A)** tibio-fíbula derecha, vista anterior; **B)** tibio-fíbula derecha, vista posterior; **C)** tibio-fíbula izquierda, vista anterior; **D)** tibio-fíbula izquierda, vista posterior. Escala 100mm.

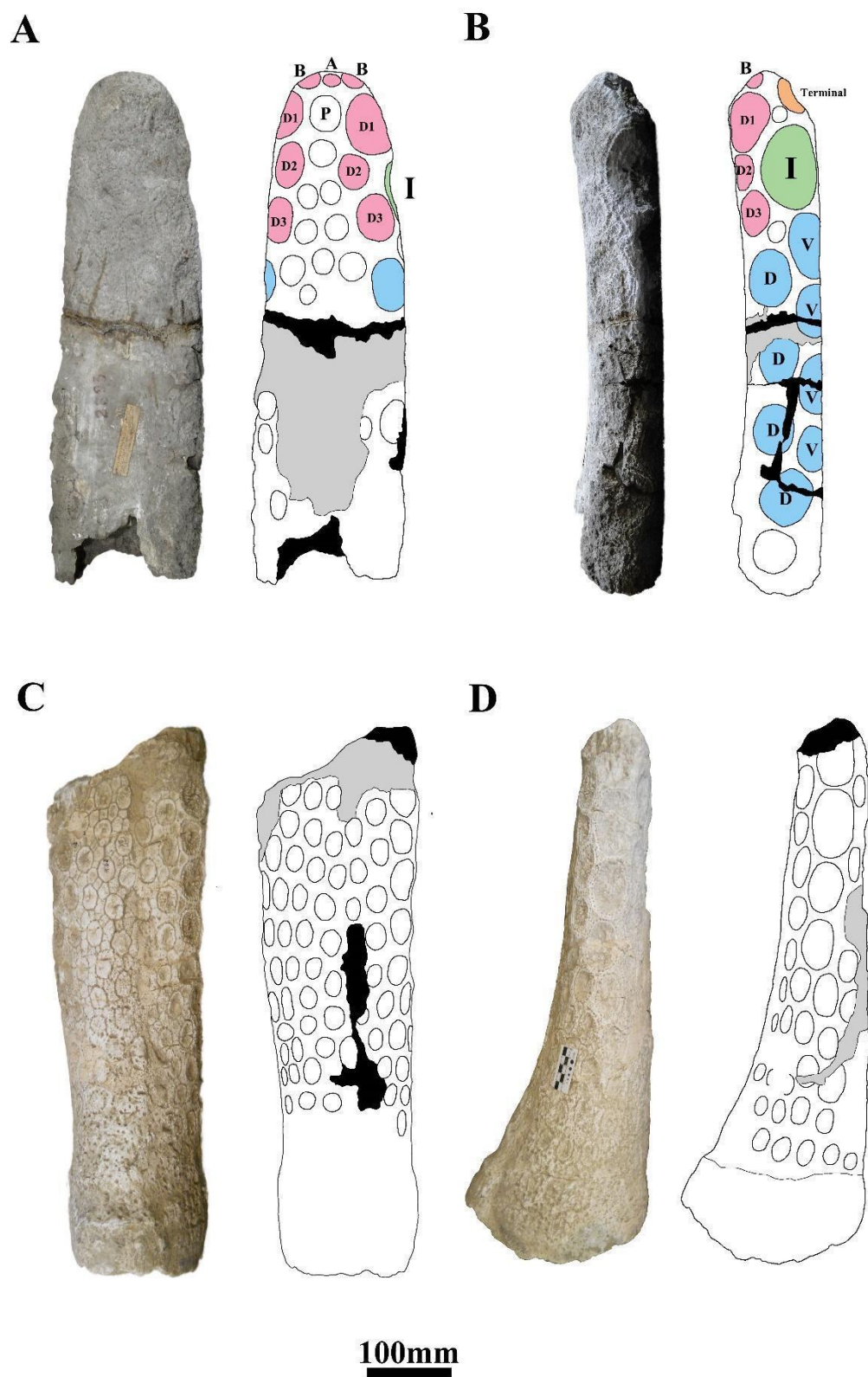


Lámina IX. Tubo caudal de *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914). [MACN 2893] (holotipo de *E. tucumanus* Castellanos, 1927): **A)** vista dorsal; **B)** vista lateral. [MLP-PV 29-X-10-21]: **C)** vista dorsal; **D)** vista lateral. Escala 100mm. A, figura apical central; B, figura apical lateral; P, figura posterior; D, figura dorsal; V, figura ventral; I, 1° figura lateral. Escala 100mm.

A



B



C



D



E

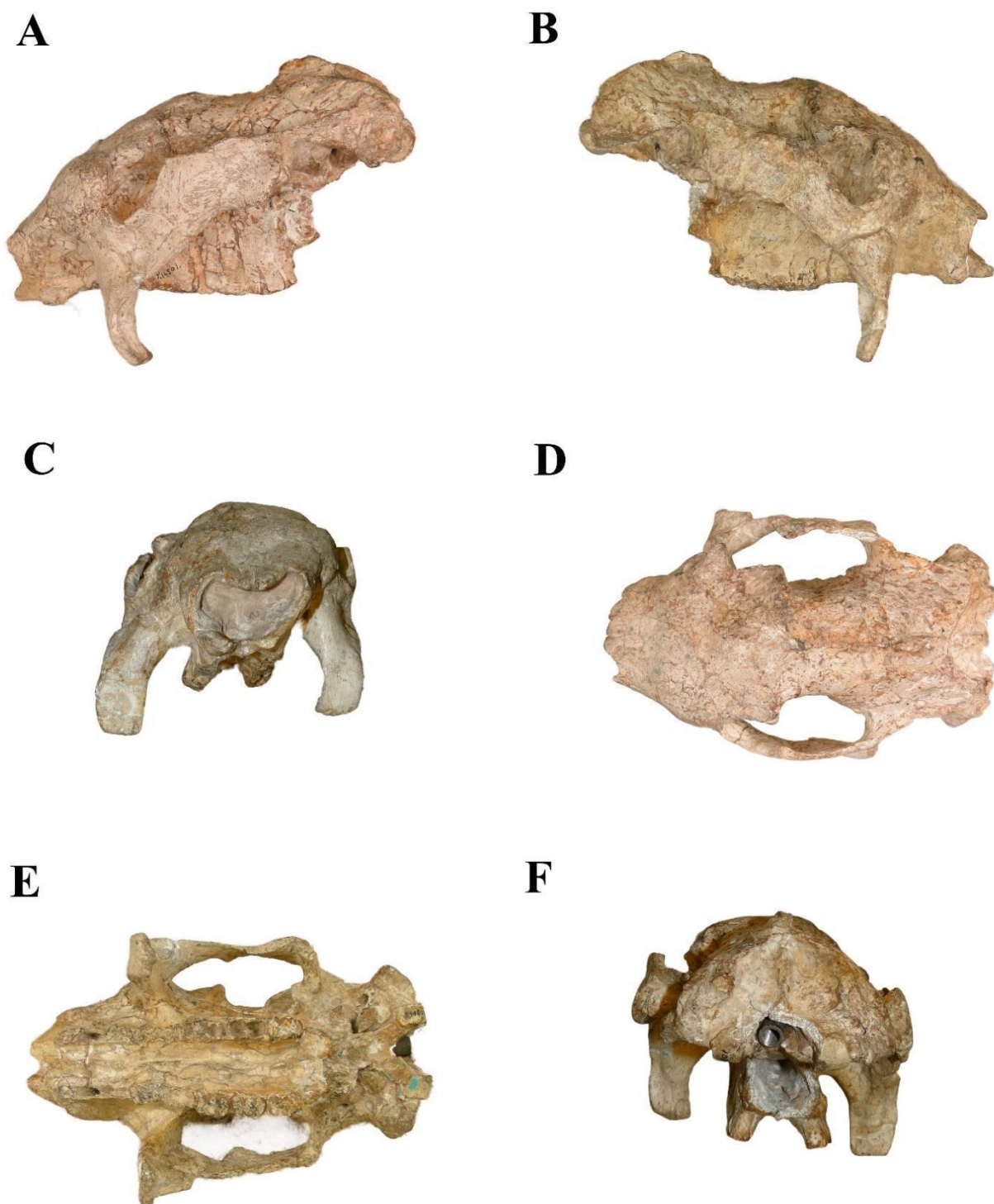


F



100mm

Lámina X. Cráneo de *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891) [CC-MUFCA 703]: **A)** vista lateral izquierda; **B)** vista lateral derecha; **C)** vista frontal; **D)** vista dorsal; **E)** vista oclusal; **F)** vista occipital. Escala 100mm.



100mm

Lámina XI. Cráneo de *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891) [FMNH-P 14501]: **A)** vista lateral izquierda; **B)** vista lateral derecha; **C)** vista frontal; **D)** vista dorsal; **E)** vista oclusal; **F)** vista occipital. Escala 100mm.

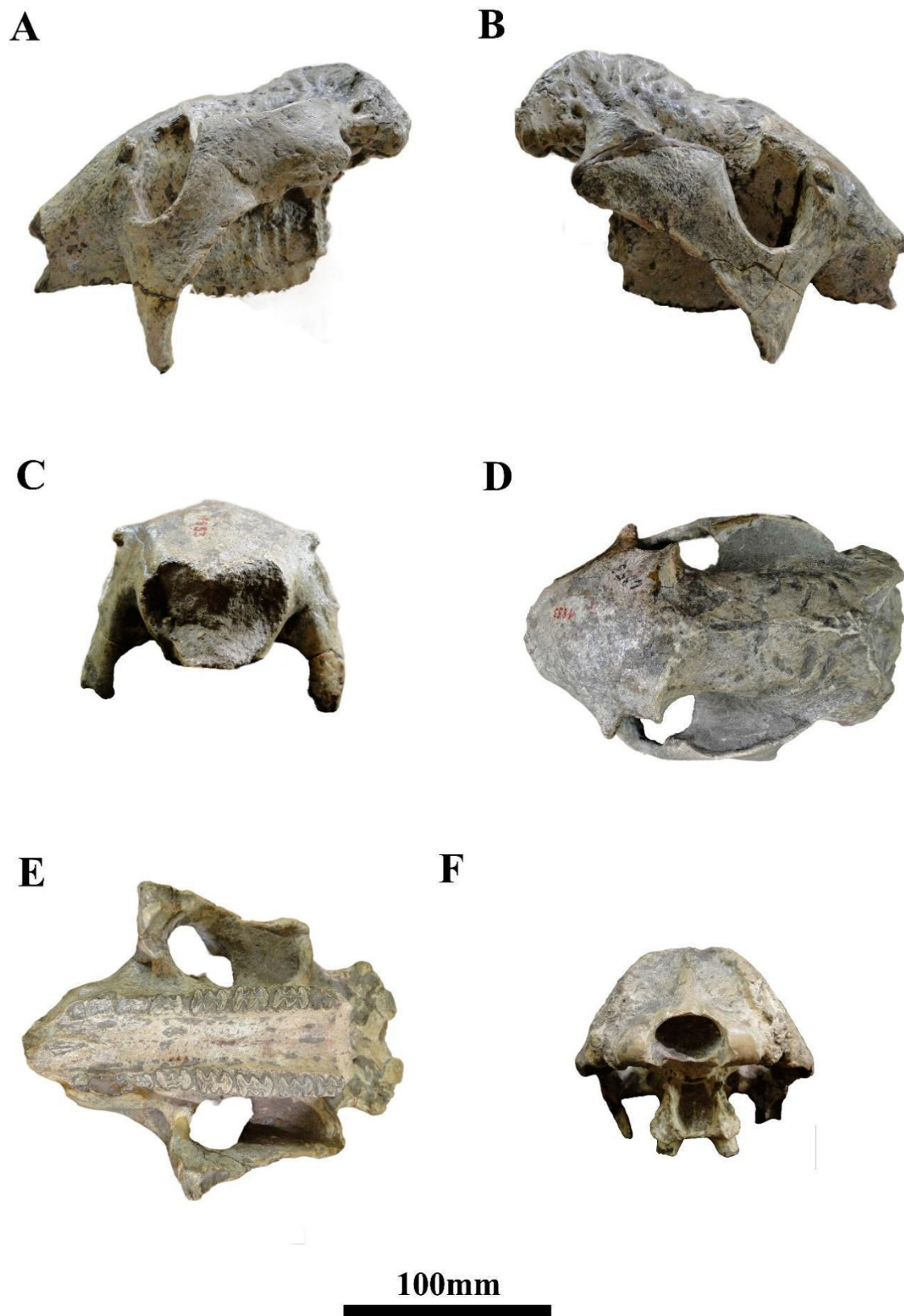


Lámina XII. Cráneo de *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891) [MACN 4853] (HOLOTIPO de *Eosclerocalyptus lilloi* Ameghino, 1919): **A)** vista lateral izquierda; **B)** vista lateral derecha; **C)** vista frontal; **D)** vista dorsal; **E)** vista oclusal; **F)** vista occipital. Escala 100mm.

A



B



C



D



E



F



100mm

Lámina XIII. Cráneo de *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891) [MLP-PV 31-XI-12-19]: **A)** vista lateral izquierda; **B)** vista lateral derecha; **C)** vista frontal; **D)** vista dorsal; **E)** vista oclusal; **F)** vista occipital. Escala 100mm.

A



B



C



D



E



F



100mm



Lámina XIV. Cráneo de *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891) [MLP-PV 29-X-10-24]: **A)** vista lateral izquierda; **B)** vista lateral derecha; **C)** vista frontal; **D)** vista dorsal; **E)** vista oclusal; **F)** vista occipital. Escala 100mm.

A



B



C



D



E



100mm

Lámina XV. Cráneo de *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891) [PVL 375]: **A)** vista lateral izquierda; **B)** vista lateral derecha; **C)** vista frontal; **D)** vista dorsal; **E)** vista oclusal; **F)** vista occipital. Escala 100mm.

A



B



C



D



E



F



100mm

Lámina XVI. Cráneo y hemimandíbula izquierda de *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891) [MLP-PV 16-129] (HOLOTIPO de *Neuryurus proximus* Moreno y Mercerat, 1891): **A)** vista lateral izquierda; **B)** vista lateral derecha; **C)** vista oclusal; **D)** vista bucal; **E)** vista lingual; **F)** vista oclusal. Escala 100mm.

A



B



C



D



E



100mm

Lámina XVII. *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891) hemimandíbula derecha [CC-MUFCA 703]: **A)** vista lateral bucal, **B)** vista lateral lingual. *Eo. proximus* hemimandíbula izquierda [PVL 3252]: **C)** vista lateral bucal, **D)** vista lateral lingual, **E)** vista oclusal. Escala 100mm.

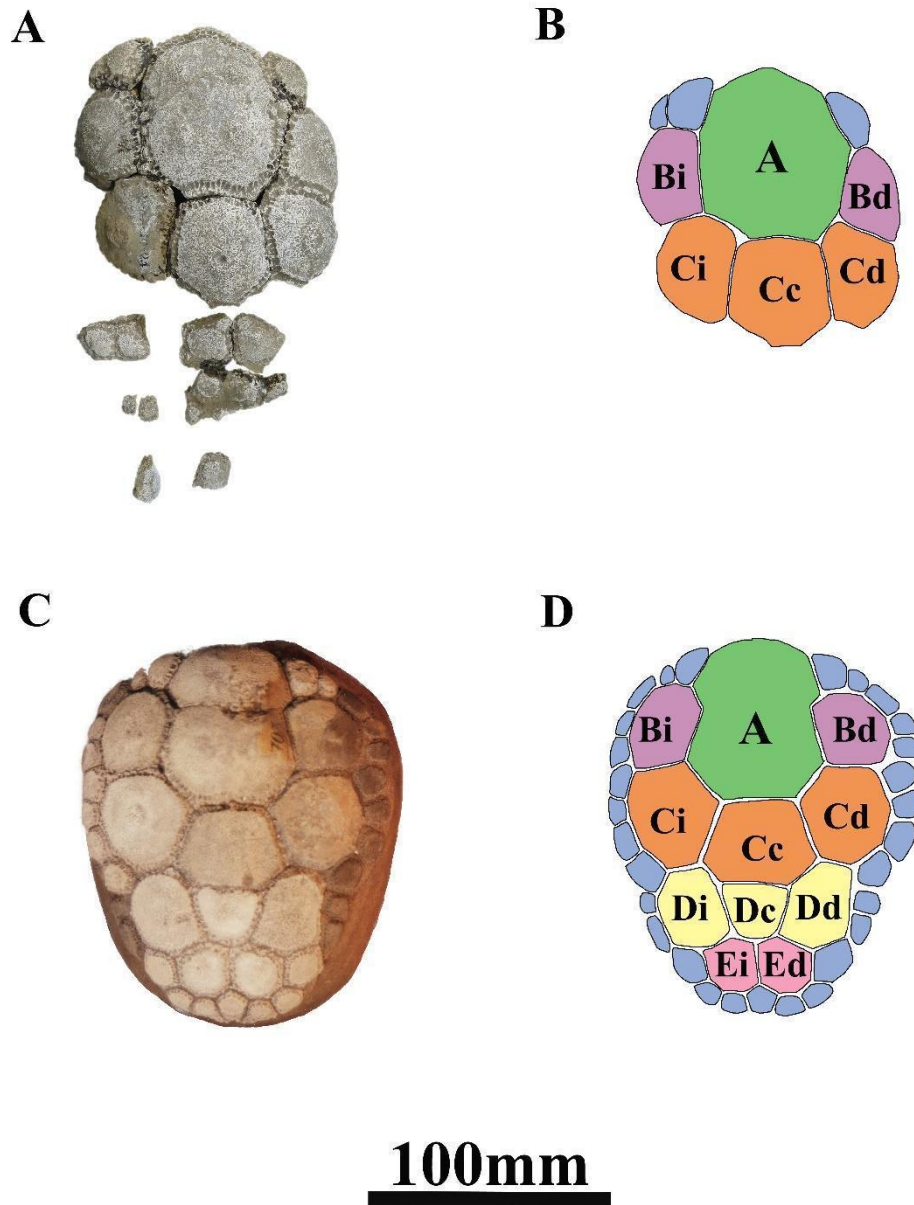


Lámina XVIII. Escudete cefálico de *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891) [MLP 29-X-10-24]: **A)** vista dorsal; **B)** vista dorsal esquema. [CC-MUFCA 703]: **C)** vista dorsal; **D)** vista dorsal esquema. Escala 100mm. A, osteoderma A (verde); B, osteoderma B (morado); C, osteoderma C (naranja); D, osteoderma D (amarillo); E, osteoderma E (rosado); en azul los osteodermos menores accesorios; i, osteoderma izquierdo; d, osteoderma derecho; c, osteoderma central.

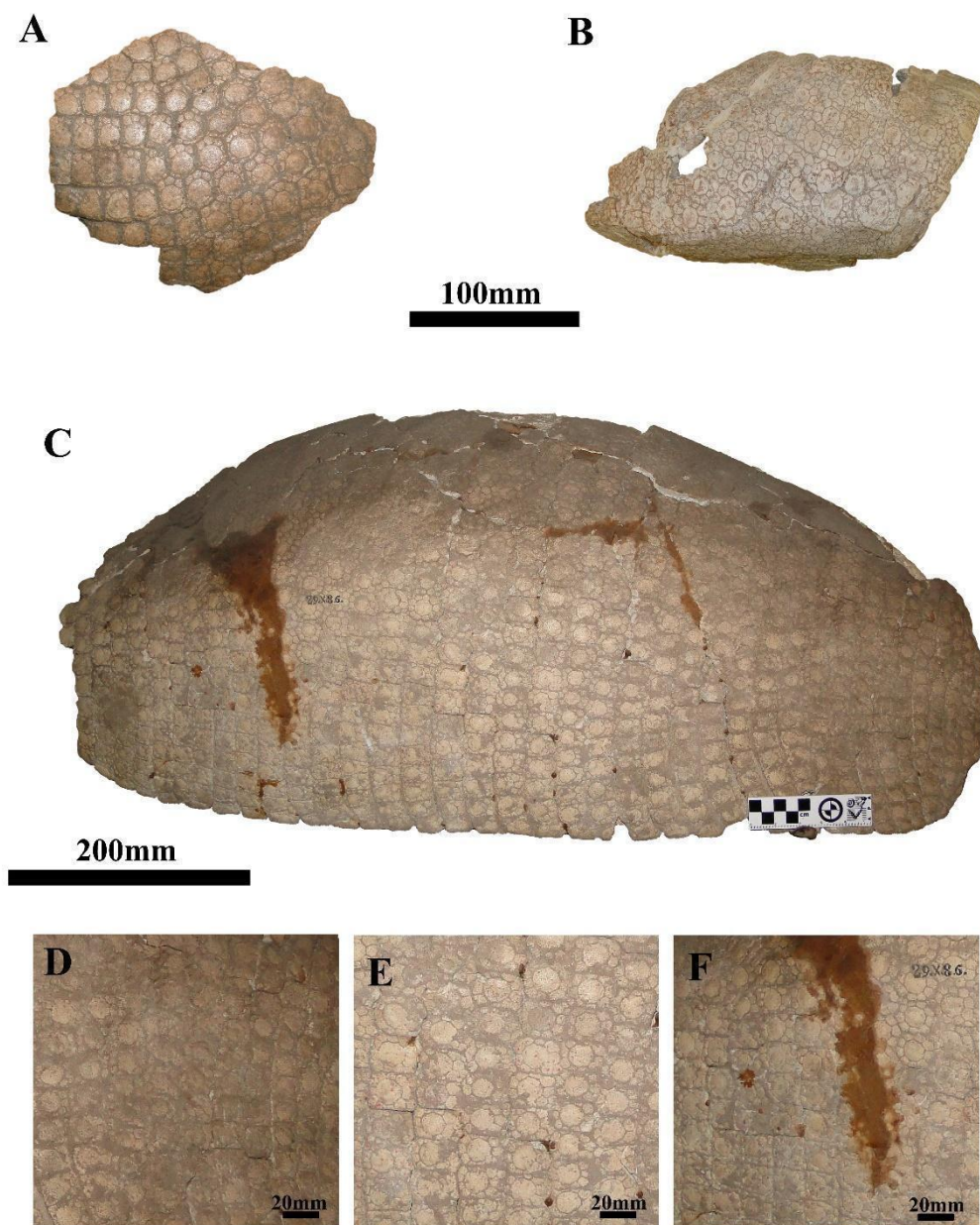


Lámina XIX. Coraza dorsal de *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891): **A)** Fragmento de coraza dorsal [MACN 2939] (HOLOTIPO de *Sclerocalyptus planus* Rovereto, 1914) y **B)** Fragmento de coraza dorsal [FMNH-P 14501].Escala 100mm. **C)** Mitad derecha de coraza dorsal MLP-PV 29-X-8-6, escala 200mm; **D)** detalle de la porción anterior; **E)** detalle de la porción media; **F)** detalle de la porción posterior, escala de los detalles 20mm.

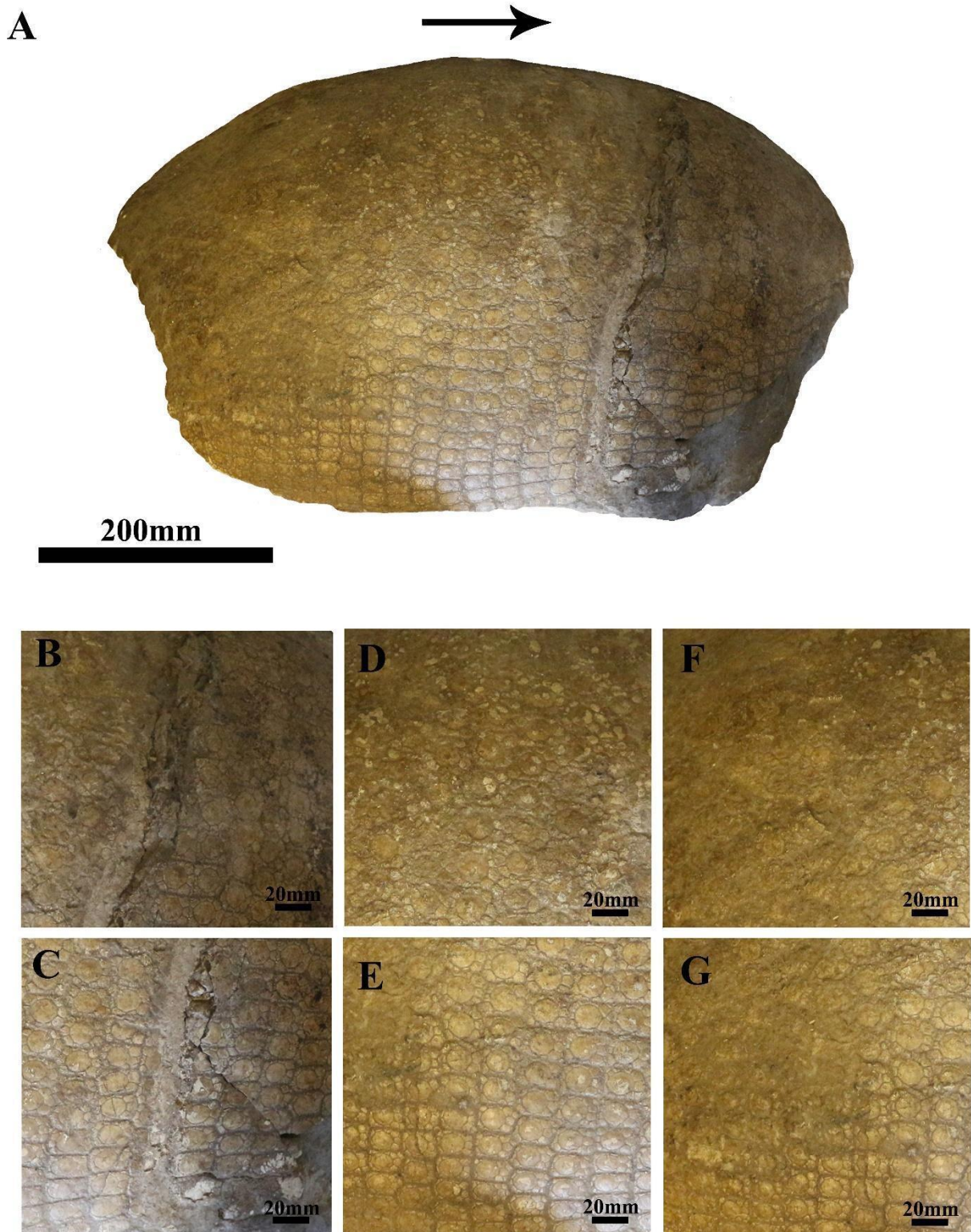


Lámina XX. Coraza dorsal de *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891) [PVL 375]: **A)** vista lateral. Escala 200mm; **B)** detalle de la porción anterodorsal; **C)** detalle de la porción anteroventral; **D)** detalle de la porción dorsomedial; **E)** detalle de la porción medioventral; **F)** detalle de la porción posterodorsal; **G)** detalle de la porción posteroventral. Escala de los detalles 20mm.

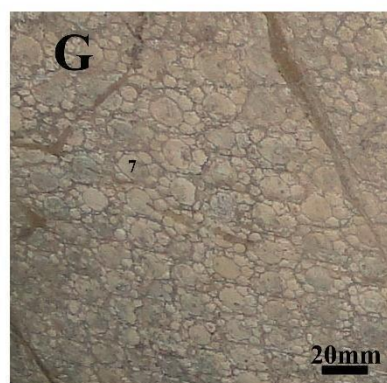
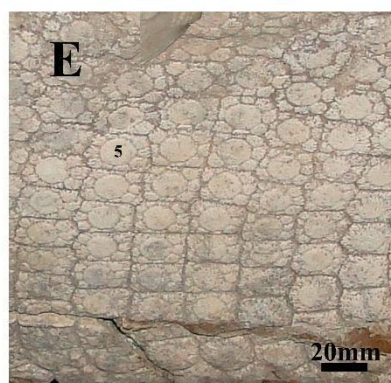
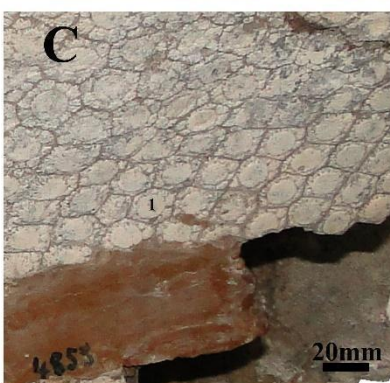
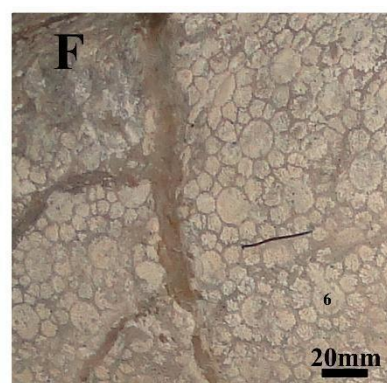
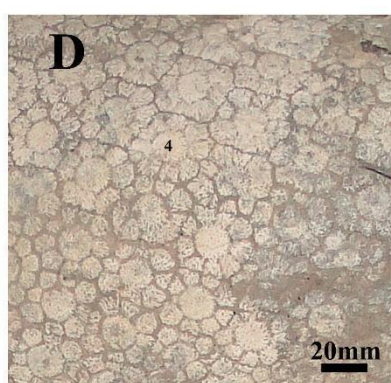
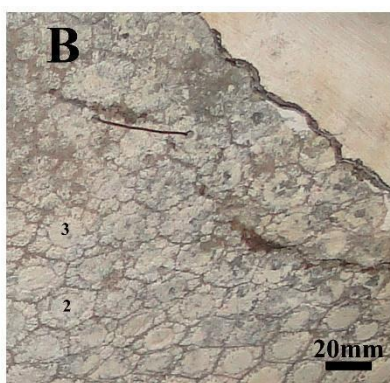
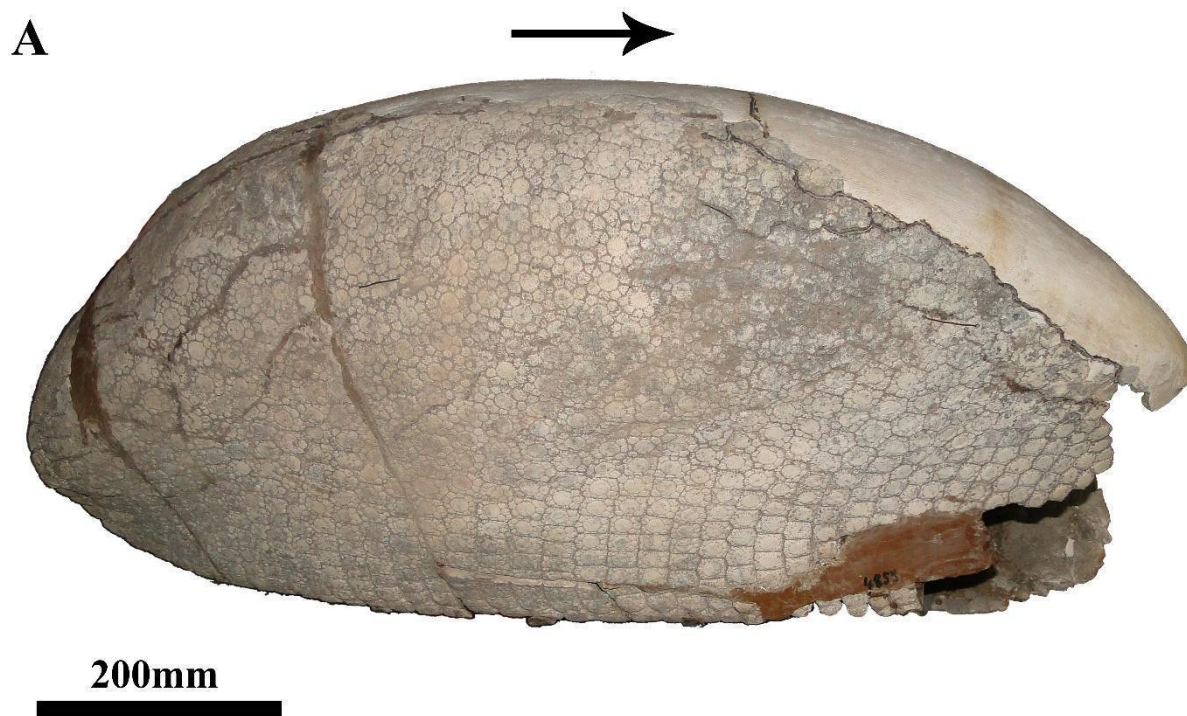


Lámina XXI. Coraza dorsal de *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891) [MACN 4853] (HOLOTIPO de *Eosclerocalyptus lilloi* Ameghino, 1919): **A)** vista lateral derecha, la flecha señala hacia la región anterior. Escala 200mm. **B)** detalle de la porción anterodorsal; **C)** detalle de la porción anteroventral; **D)** detalle de la porción dorsomedial; **E)** detalle de la porción medioventral; **F)** detalle de la porción posterodorsal; **G)** detalle de la porción posteroventral. Escala de los detalles 20mm.

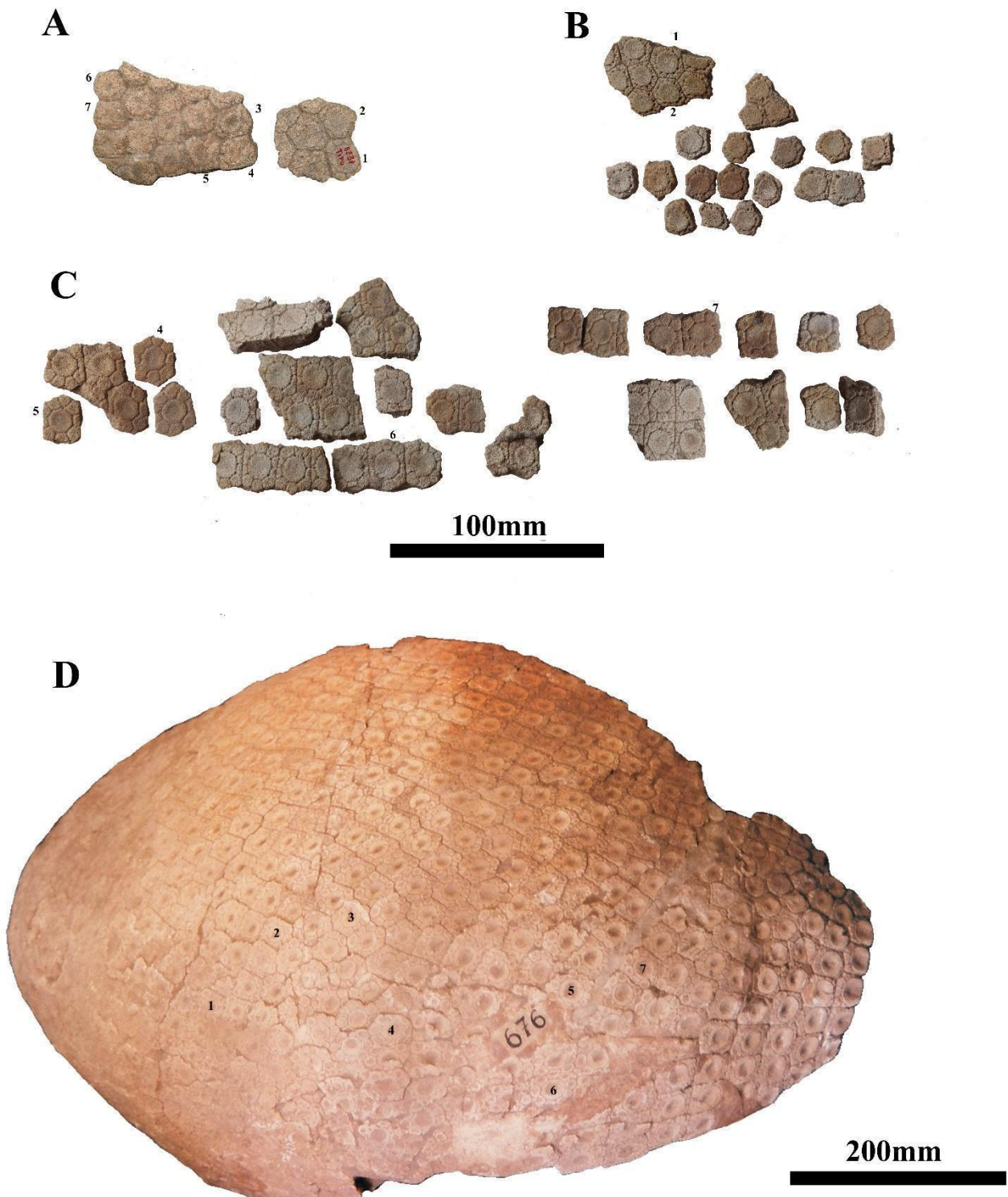


Lámina XXII. Coraza dorsal de *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891). **A)** MACN-Pv 8331 (HOLOTIPO de *Lomaphorus corallinus* Rovereto, 1914). **B)** MCH-P 388, osteodermos de la porción anterior. **C)** MCH-P 388, osteodermos de la región lateral. Escala 100mm **D)** [CC-MUFCA 676] (HOLOTIPO de *Eosclerophorus paulacoutoi* Castellanos, 1948) coraza dorsal en vista lateral. Escala 200mm. Los números indican los osteodermos medidos para la tabla 11 del capítulo 10.

A



B



C



D



200mm

Lámina XXIII. Comparación de las corazas de *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891). **A)** MACN 4853. **B)** MLP-PV 29-X-8-6. **C)** CC-MUFCA 676. **D)** PVL 375. Escala 200mm.

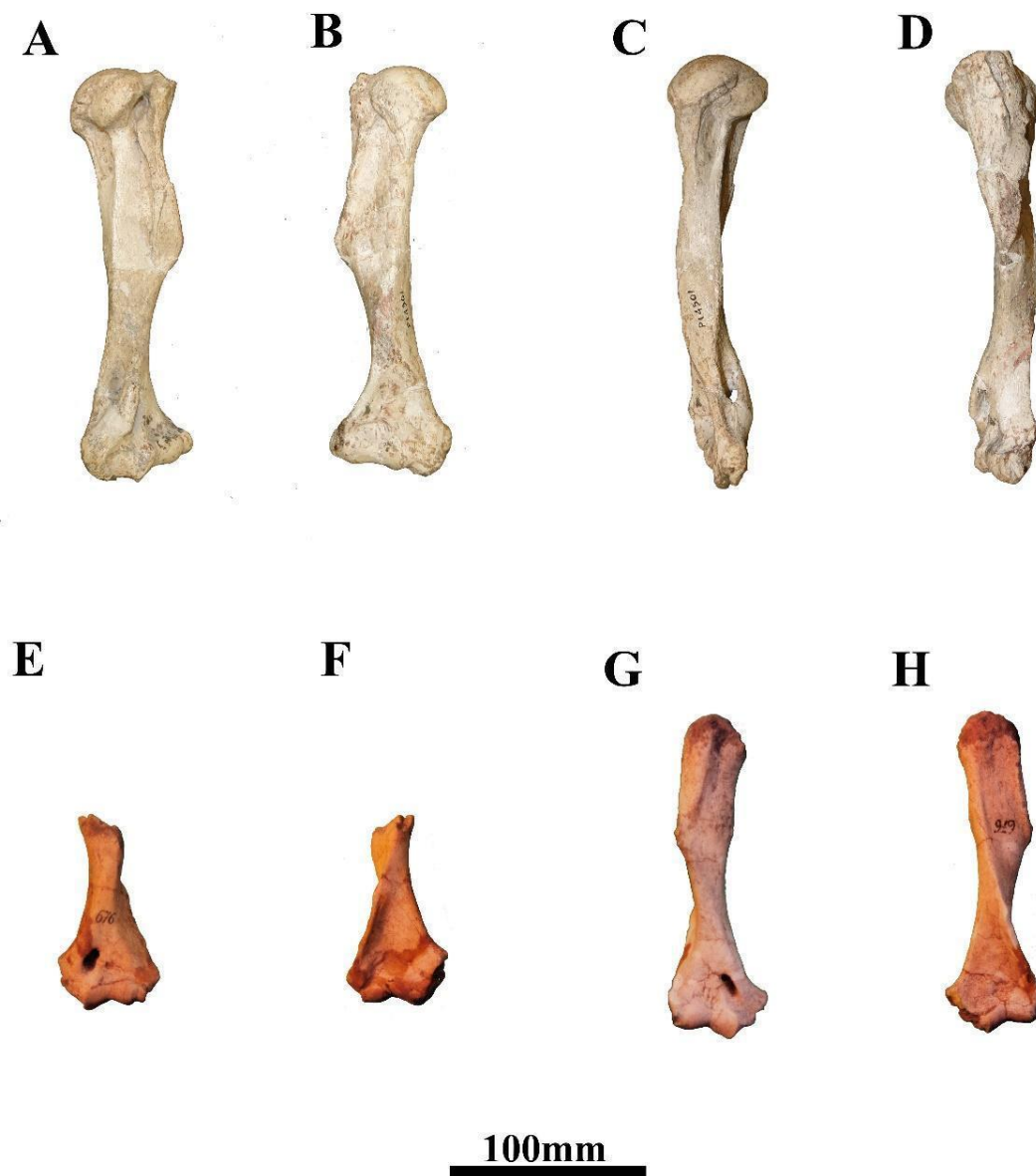


Lámina XXIV. Húmero de *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891) [FMNH-P 14501]: **A)** húmero izquierdo, vista anterior; **B)** húmero izquierdo, vista posterior; **C)** húmero izquierdo, vista lateral; **D)** húmero izquierdo, vista lateral. *Eo. proximus* [CC-MUFCA 676] (HOLOTIPO de *Eosclerophorus paulacoutoi* Castellanos, 1948) (juvenil): **E)** húmero izquierdo, vista anterior; **F)** húmero izquierdo, vista posterior; **G)** húmero derecho, vista anterior; **H)** húmero derecho, vista posterior. Escala 100mm.



Lámina XXV. Fémur de *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891) [FMNH-P 14501]: **A)** fémur izquierdo, vista anterior; **B)** fémur izquierdo, vista posterior. *Eo. proximus* [FMNH-P 14405]: **C)** fémur derecho, vista anterior; **D)** fémur derecho, vista posterior. [CC-MUFCA 609] (juvenil): **E)** fémur derecho, vista anterior; **F)** fémur derecho, vista posterior. *Eo. proximus* [CC-MUFCA 676] (HOLOTIPO de *Eosclerophorus paulacoutoi* Castellanos, 1948) (juvenil): **G)** fémur derecho, vista anterior; **H)** fémur derecho, vista posterior. Tibio-fíbula de *Eo. proximus*. [CC-MUFCA 609]: **I)** tibio-fíbula derecha, vista anterior. **J)** tibio-fíbula derecha, vista posterior. **K)** tibia derecha vista lateral. **L)** fíbula derecha vista lateral. Escala 100mm.

A



B



C



D



E



F



100mm

Lámina XXVI. Anillos caudales de *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891). **A)** FMNH-P 14501. **B)** MCH-P 29. **C)** MCH-P 173. **D)** MCH-P 388 (individuo juvenil). **E)** MCH-P 396. **F)** MCH-P 399. Escala 100mm.

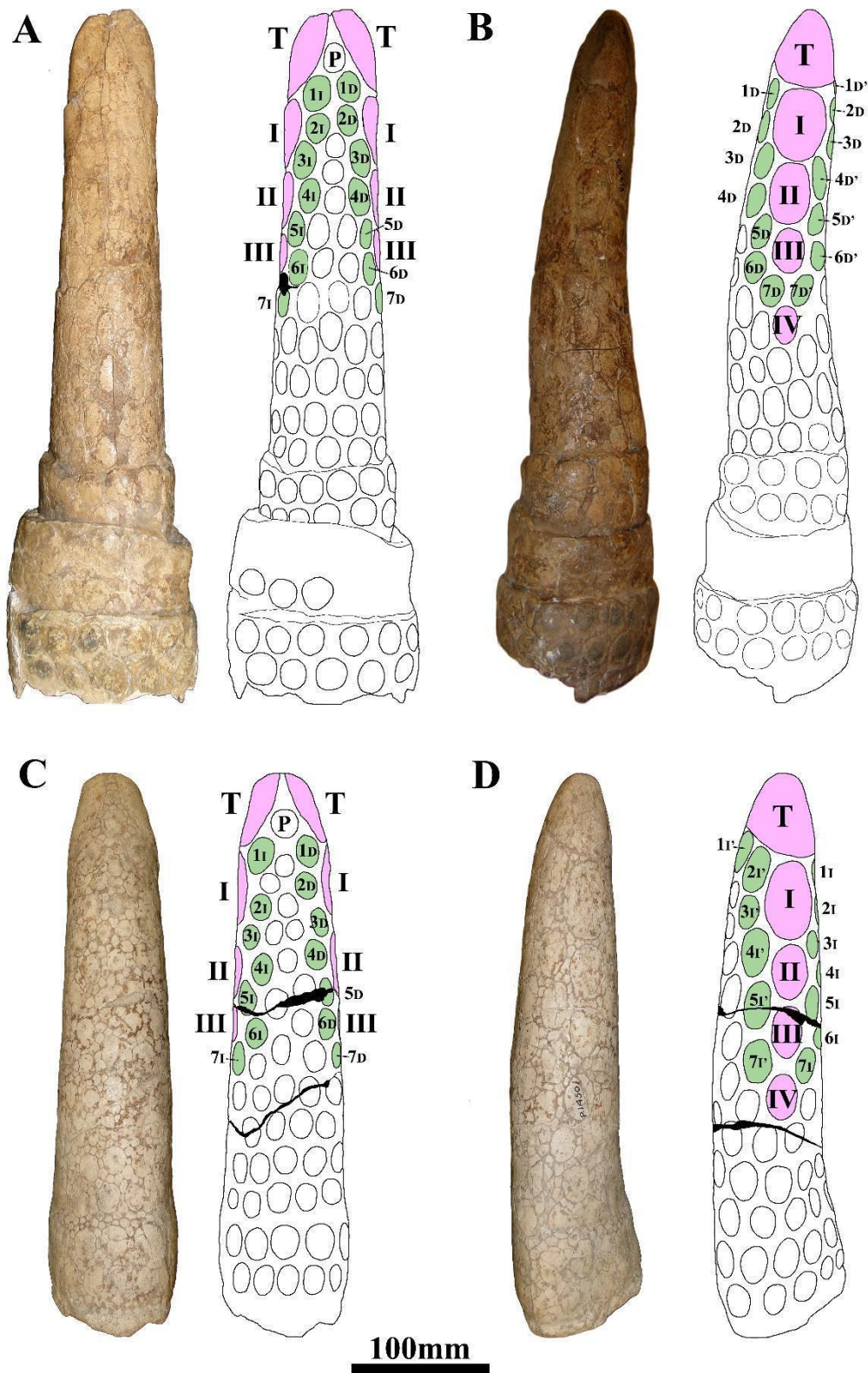


Lámina XXVII. Tubo caudal de *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891). FMNH-P 14405 (con anillos caudales): **A)** vista dorsal; **B)** vista lateral derecha. FMNH-P 14501: **C)** vista dorsal; **D)** vista lateral izquierda. Escala 100mm. T, figura terminal; I, 1º figura lateral; II, 2º figura lateral; III, 3º figura lateral; IV, 4º figura lateral; P, figura posterior; D, derecha; I, izquierda; en negro se encuentran señaladas las fracturas o zonas muy alteradas.

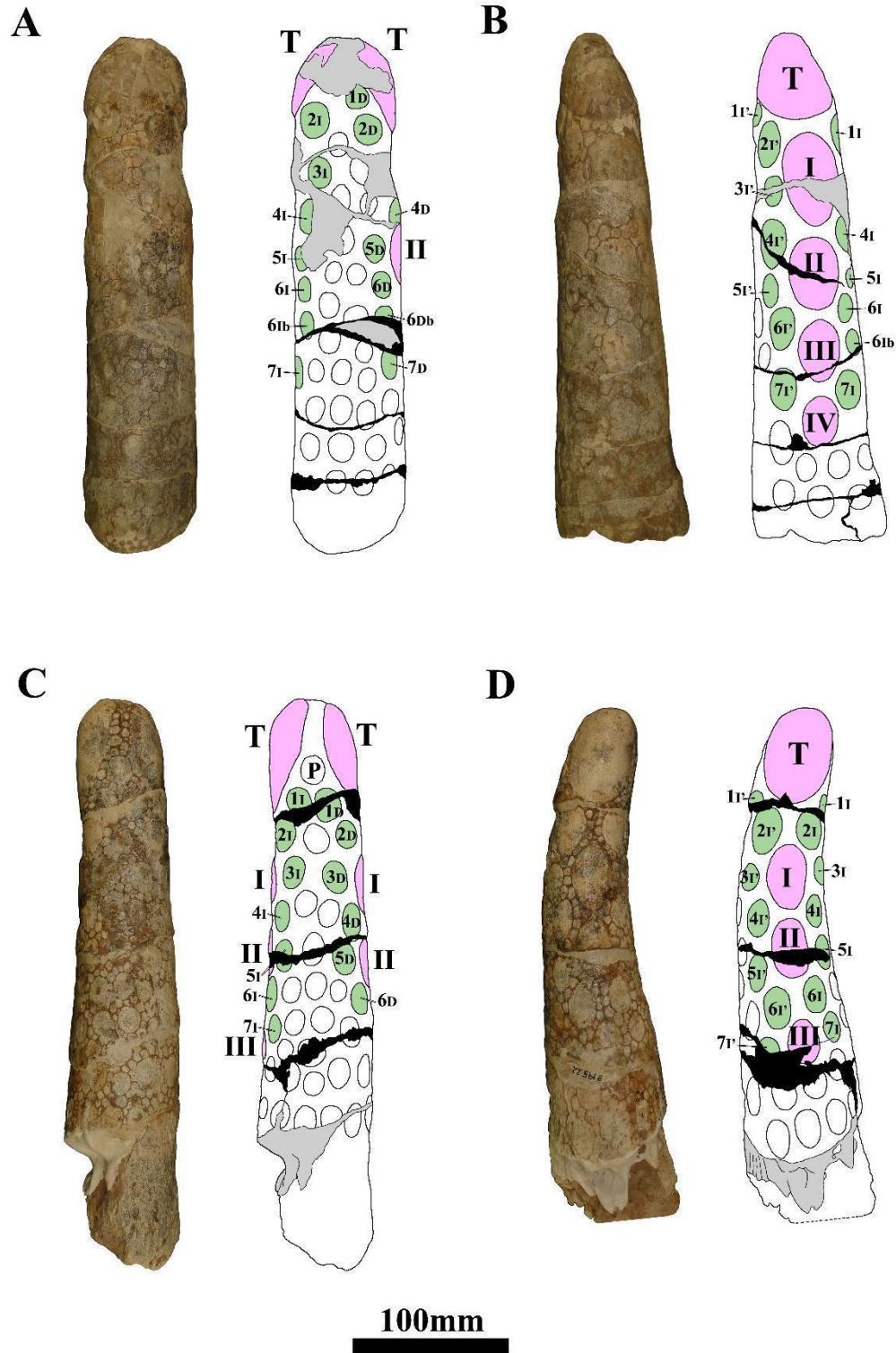


Lámina XXVIII. Tubo caudal de *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891). FMNH-P 14520: **A)** vista dorsal; **B)** vista lateral izquierda. FMNH-P 14522: **C)** vista dorsal; **D)** vista lateral izquierda. Escala 100mm. T, figura terminal; I, 1° figura lateral; II, 2° figura lateral; III, 3° figura lateral; IV, 4° figura lateral; D, derecha; I, izquierda; en negro y gris se encuentran señaladas las fracturas, zonas muy alteradas o reconstruidas.

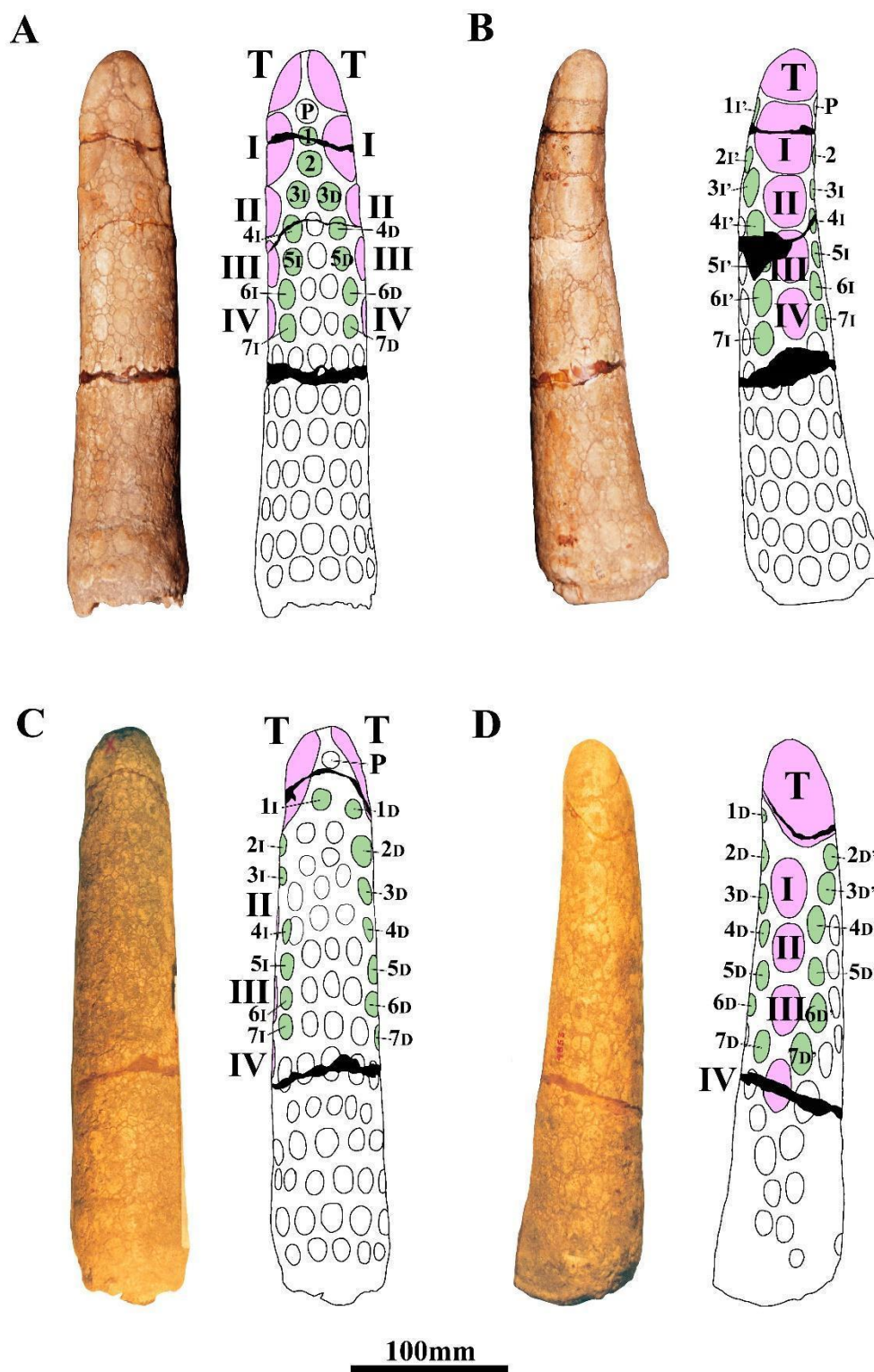


Lámina XXIX. Tubo caudal de *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891). PVL 375: **A**) vista dorsal; **B**) vista lateral izquierda. MACN 4853 (HOLOTIPO de *Eosclerocalyptus lilloi* Ameghino, 1919): **C**) vista dorsal; **D**) vista lateral derecha. Escala 100mm. T, figura terminal; I, 1° figura lateral; II, 2° figura lateral; III, 3° figura lateral; IV, 4° figura lateral; D, derecha; I, izquierda; en negro y gris se encuentran señaladas las fracturas, zonas muy alteradas o reconstruidas

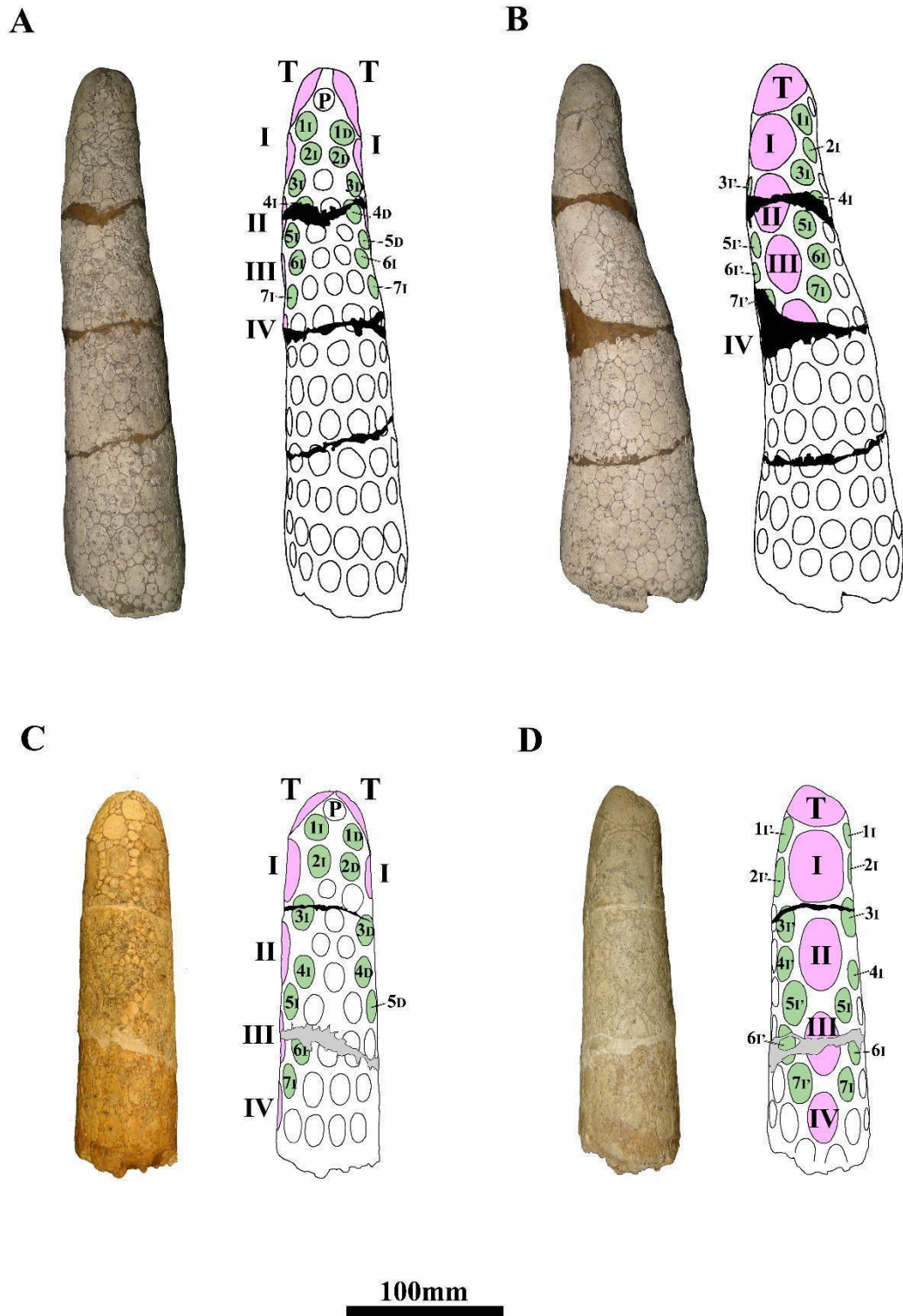


Lámina XXX. Tubo caudal de *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891). MACN 16516: **A)** vista dorsal; **B)** vista lateral izquierda. FMNH-P 14494: **C)** vista dorsal; **D)** vista lateral izquierdo. Escala 100mm. T, figura terminal; I, 1° figura lateral; II, 2° figura lateral; III, 3° figura lateral; IV, 4° figura lateral; D, derecha; I, izquierda; en negro y gris se encuentran señaladas las fracturas, zonas muy alteradas o reconstruidas.

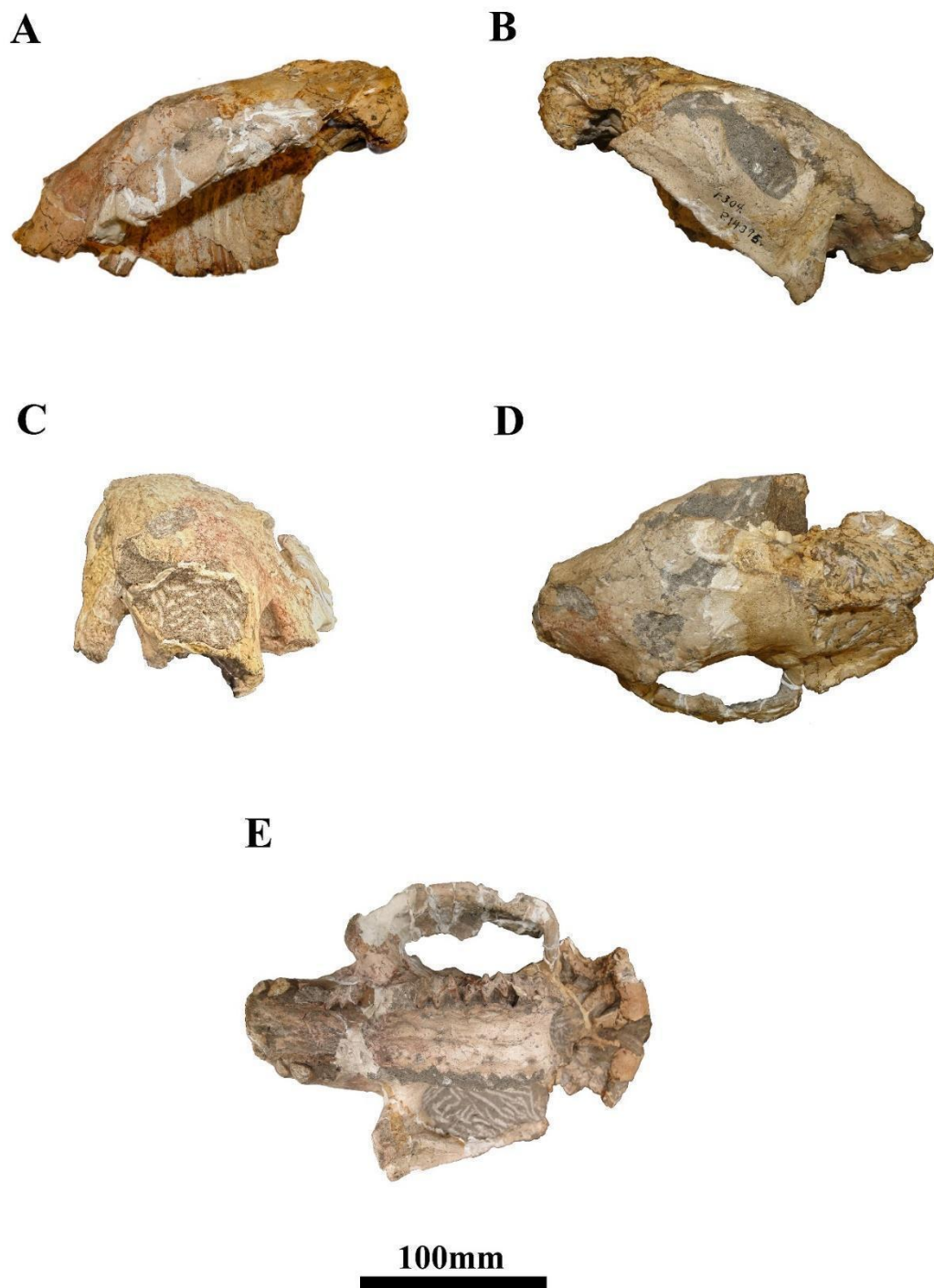


Lámina XXXI. Cráneo de *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889) [FMNH-P 14396]: **A)** vista lateral izquierda; **B)** vista lateral derecha; **C)** vista frontal; **D)** vista dorsal; **E)** vista oclusal; **F)** vista occipital. Escala 100mm.

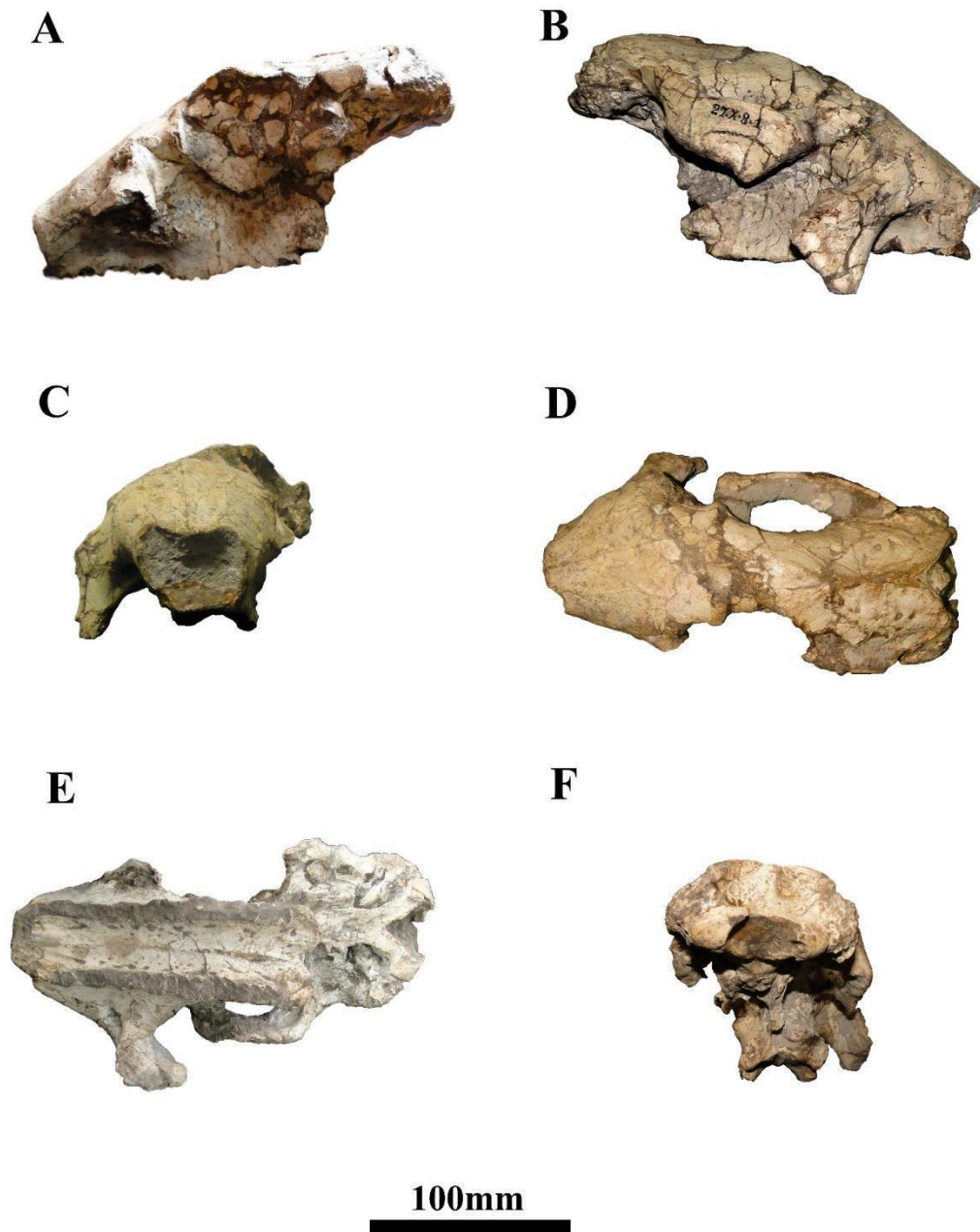


Lámina XXXII. Cráneo de *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889) [MLP-PV 29-X-8-1]: **A)** vista lateral izquierda; **B)** vista lateral derecha; **C)** vista frontal; **D)** vista dorsal; **E)** vista oclusal; **F)** vista occipital. Escala 100mm.

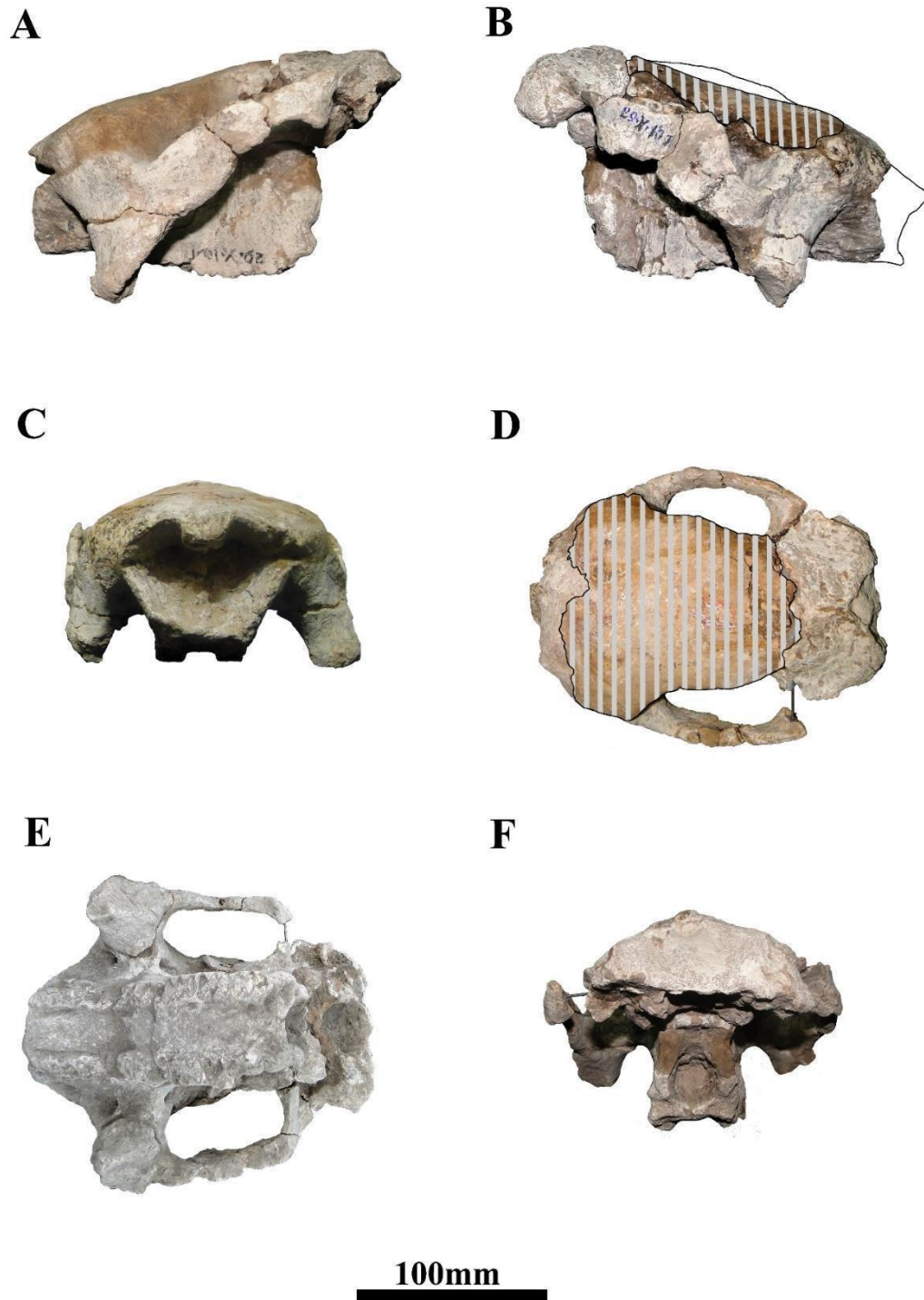


Lámina XXXIII. Cráneo de *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889) [MLP-PV 29-X-10-1]: **A)** vista lateral izquierda; **B)** vista lateral derecha; **C)** vista frontal; **D)** vista dorsal; **E)** vista oclusal; **F)** vista occipital. En negro se encuentra reconstruida la morfología que debería tener el perfil derecho del ejemplar, mientras que las barras grises señalan la zona compuesta artificialmente. Escala 100mm.

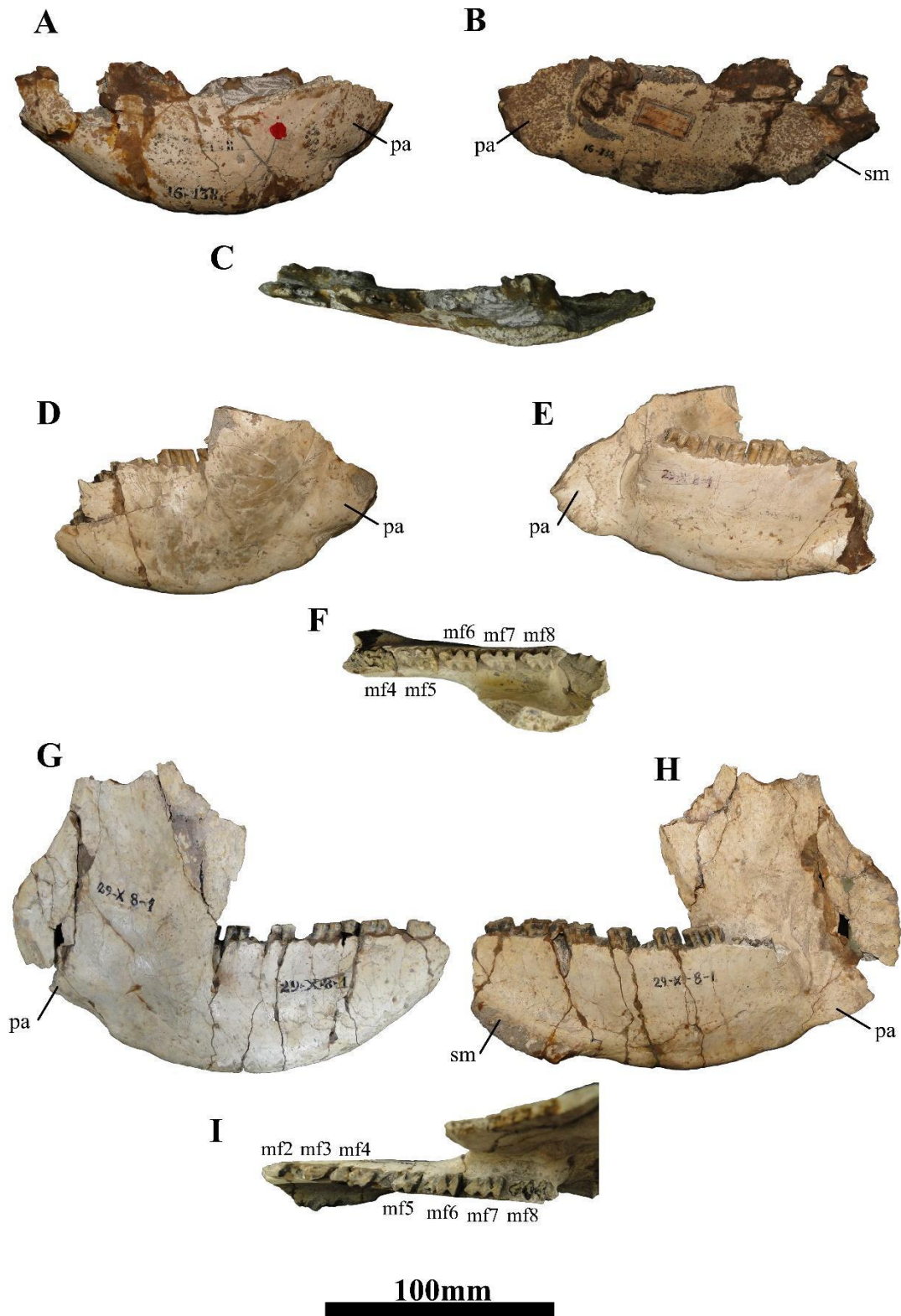


Lámina XXXIV. Mandíbula de *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889) [MLP-PV 16-138] (HOLOTIPO de *Neuryurus compressidens* Moreno y Mercerat, 1891): **A)** vista bucal, **B)** vista lingual, **C)** vista oclusal. *S. ameghini* [MLP-PV 29-X-8-1] heminandíbula izquierda: **D)** vista bucal, **E)** vista lingual, **F)** vista oclusal. *S. ameghini* [MLP-PV 29-X-8-1] heminandíbula derecha: **G)** vista bucal, **H)** vista lingual, **I)** vista oclusal. mf, molariforme inferior; pa, proceso angular y sm, sínfisis mandibular. Escala 100mm.

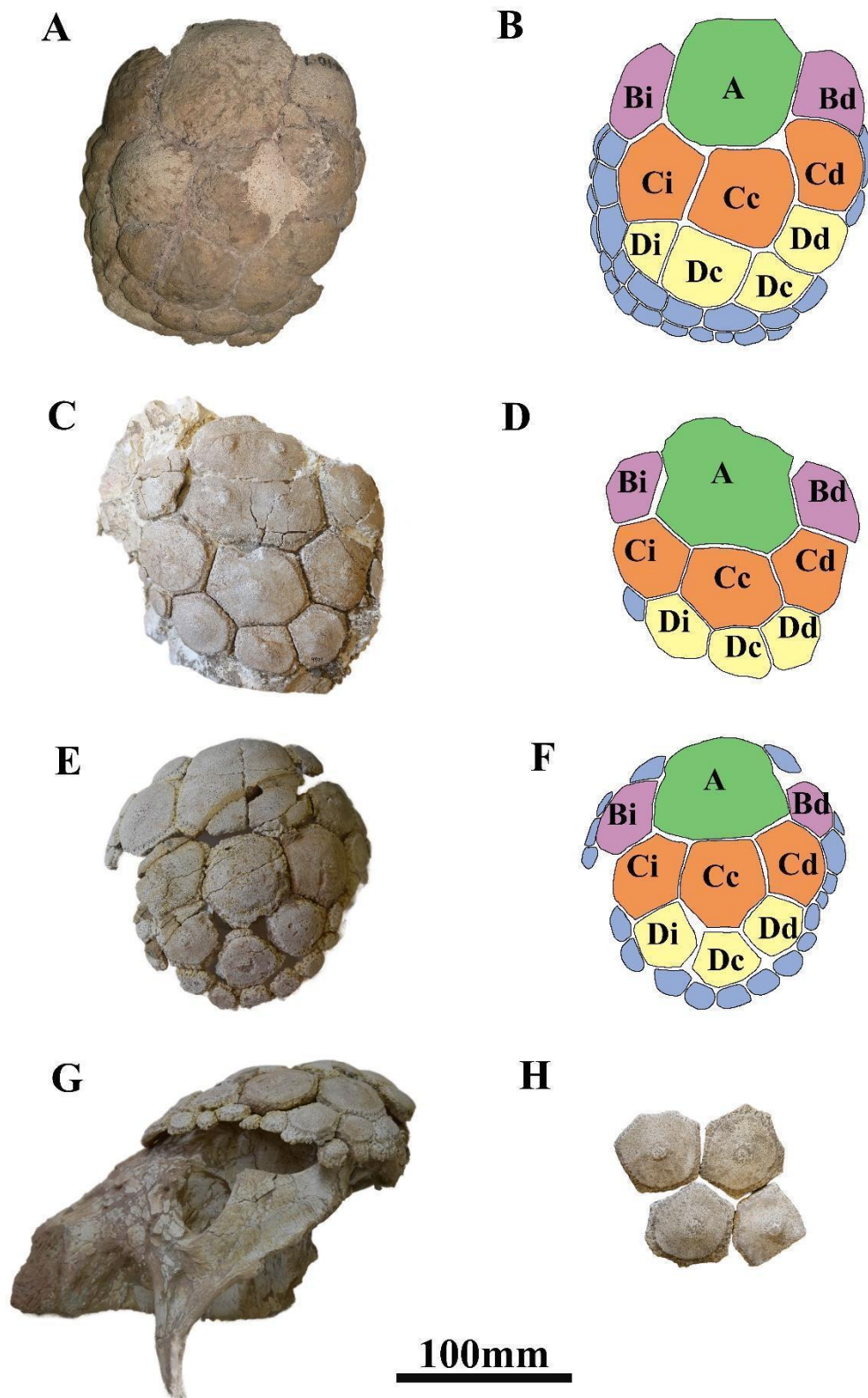


Lámina XXXV. Escudete cefálico de *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889) [MLP-PV 29-X-10-1]: **A)** vista dorsal; **B)** vista dorsal esquema. *S. ameghini* [PVL 4905]: **C)** vista dorsal; **D)** vista dorsal esquema. *S. ameghini* [MPAT 002]: **E)** vista dorsal; **F)** vista dorsal esquema; **G)** vista lateral. *S. ameghini* [PVL 3269]: **H)** vista dorsal. Escala 100mm. A, osteodermo A (verde); B, osteodermo B (morado); C, osteodermo C (naranja); D, osteodermo D (amarillo); E, osteodermo E (rosado); en azul los osteodermos menores accesorios; i, osteodermo izquierdo; d, osteodermo derecho; c, osteodermo central.

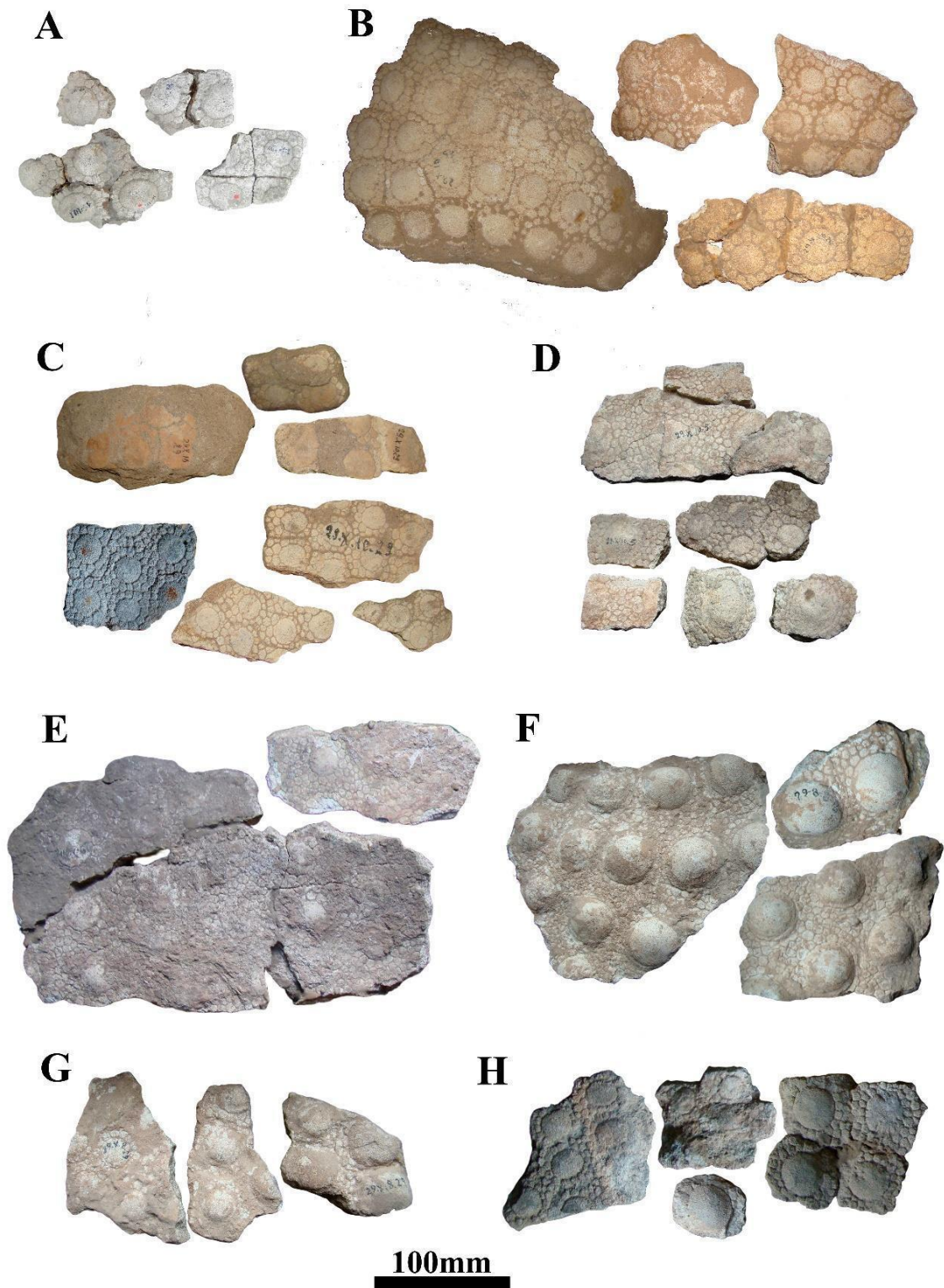


Lámina XXXVI. Coraza dorsal de *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889) **A)** Pequeños fragmentos de coraza dorsal y un osteodermo aislado, HOLOTIPO [MLP-PV 16-101]. **B)** *S. ameghini* MLP-PV 29-X-10-1. **C)** *S. ameghini* MLP-PV 29-X-10-29. **D)** *S. ameghini* MLP-PV 29-X-10-5. **E)** *S. ameghini* MLP-PV 29-X-10-6. **F)** *S. ameghini* MLP-PV 29-VIII-8-2. **G)** *S. ameghini* MLP-PV 29-X-8-29. **H)** *S. ameghini* MLP-PV 29-X-10-40a. Escala 100mm.

A

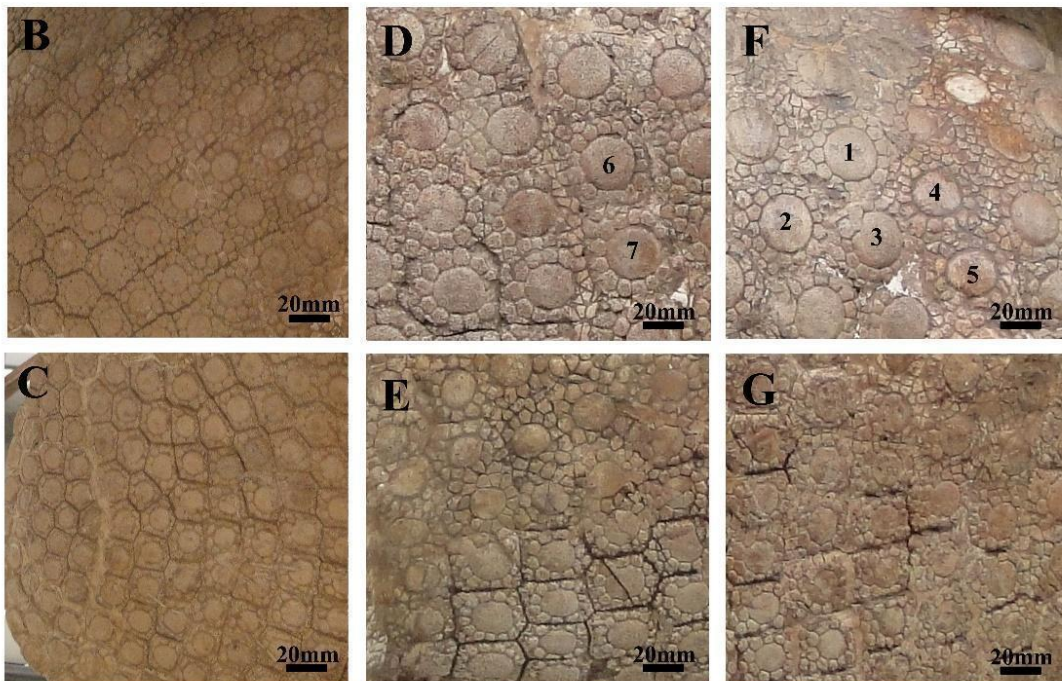


Lámina XXXVII. Coraza dorsal de *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889) FMNH-P 14439: **A)** vista lateral, región anterior hacia la izquierda. Escala 200mm; **B)** detalle de la porción anterodorsal; **C)** detalle de la porción anteroventral; **D)** detalle de la porción dorsomedial; **E)** detalle de la porción medioventral; **F)** detalle de la porción posterodorsal; **G)** detalle de la porción posteroventral. Escala 20mm.

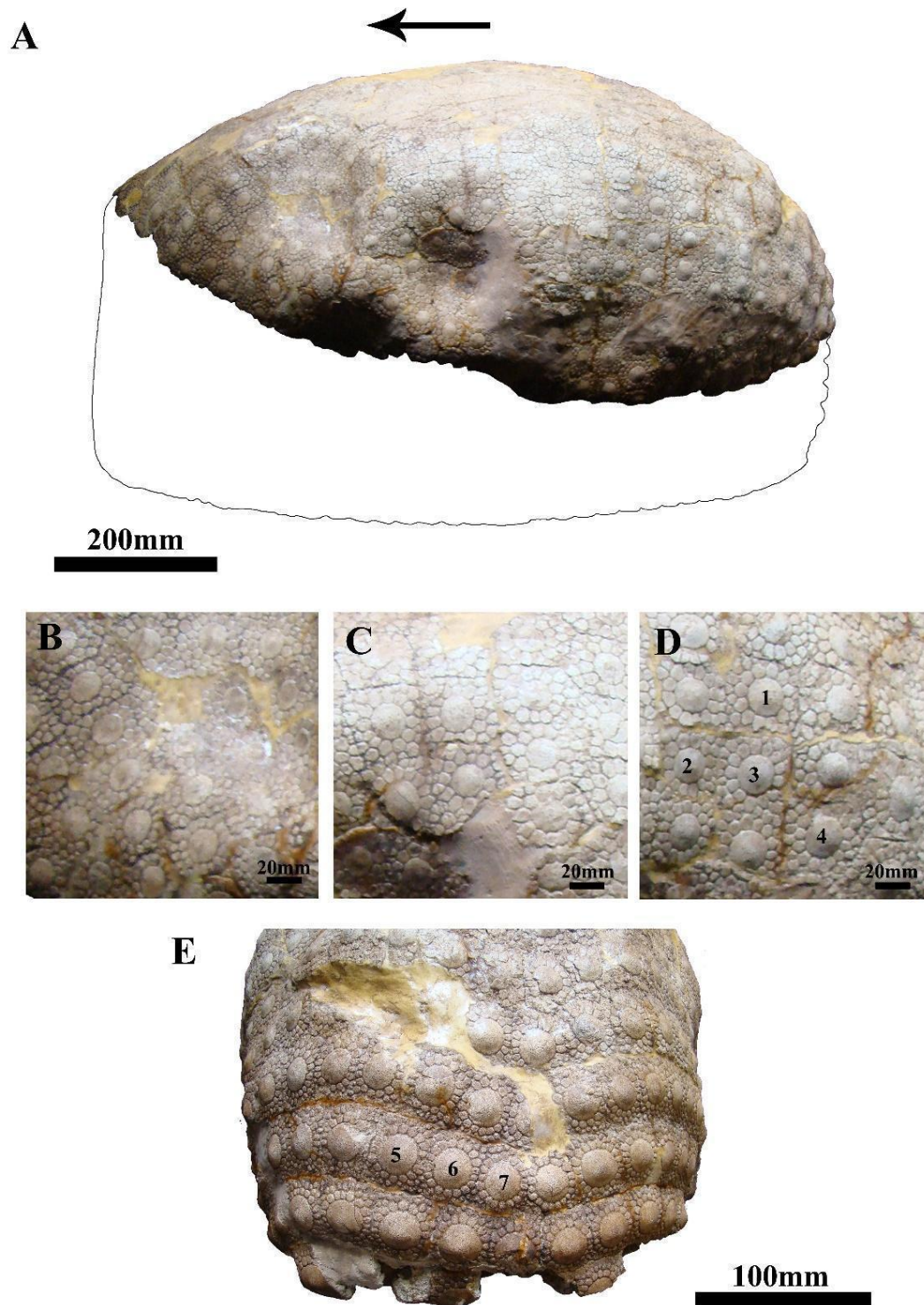


Lámina XXXVIII. Coraza dorsal de *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889) MLP-PV 29-X-10-2: **A)** vista lateral, escala 200mm.; **B)** detalle de la porción anterior; **C)** detalle de la porción media; **D)** detalle de la porción posterior, escalas 20mm.; **E)** vista posterior. Escala 100mm.

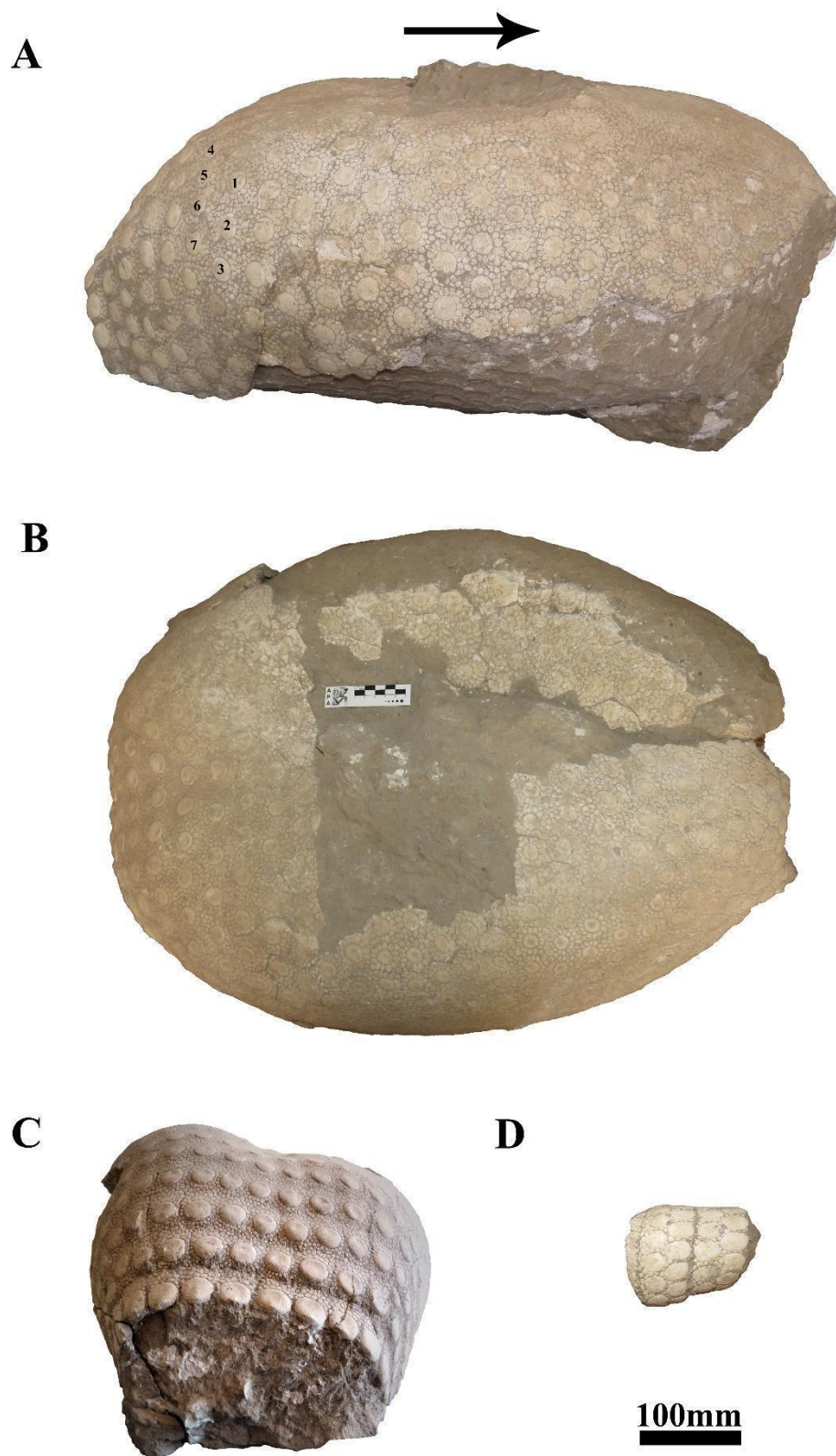


Lámina XXXIX. *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889), individuo juvenil [CCPCQ 03-DPA-Pv264]: **A)** lateral derecho de la coraza; **B)** vista dorsal de la coraza; **C)** vista posterior de la coraza; **D)** anillos caudales. Escala 100mm.

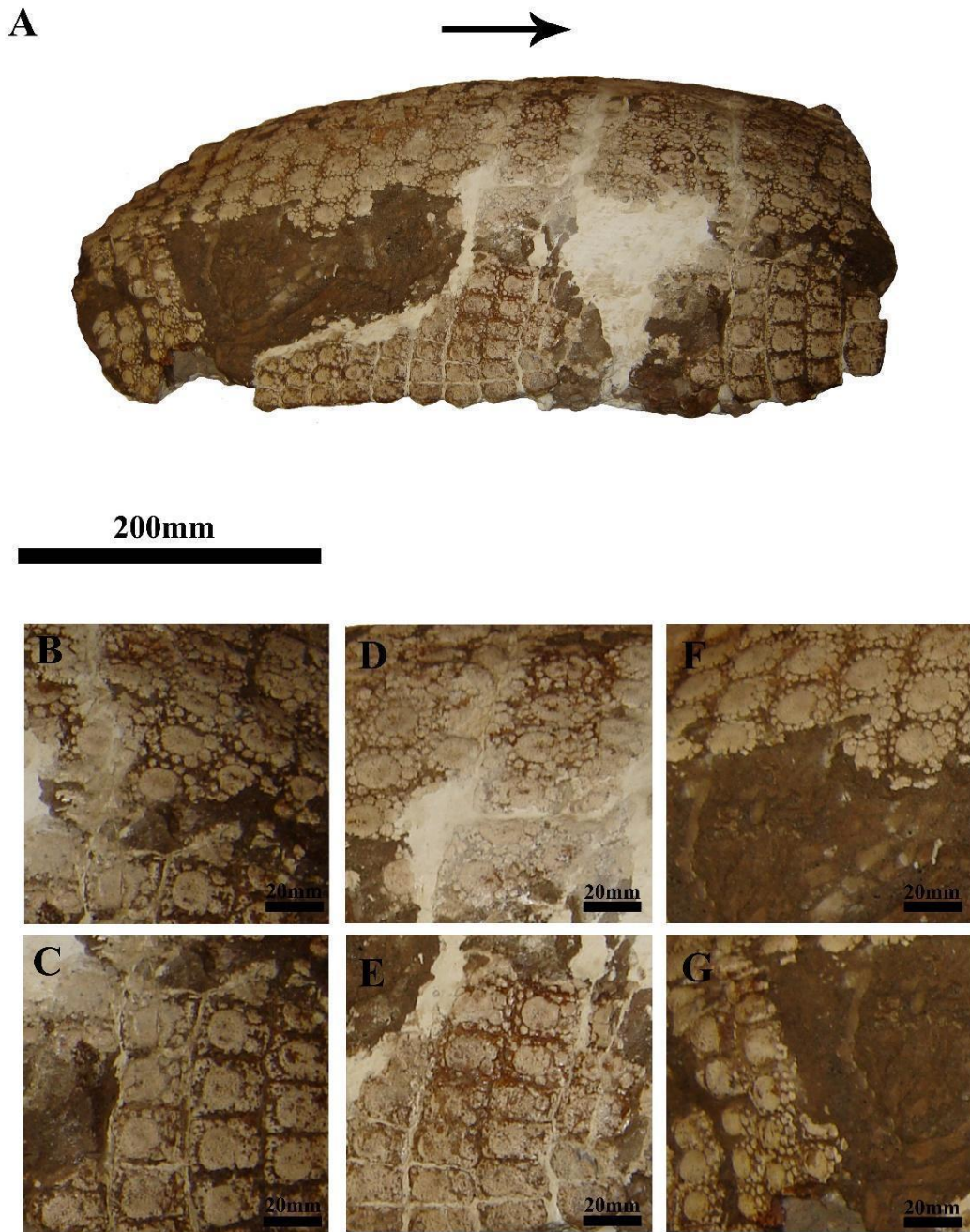


Lámina XL. *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889) juvenil FMNH-P 14367: **A)** vista del lateral derecho de la coraza de un juvenil. Escala 200mm. **B)** detalle de la porción anterodorsal; **C)** detalle de la porción anteroventral; **D)** detalle de la porción dorsomedial; **E)** detalle de la porción medioventral; **F)** detalle de la porción posterodorsal; **G)** detalle de la porción posteroventral. Escala 20mm.

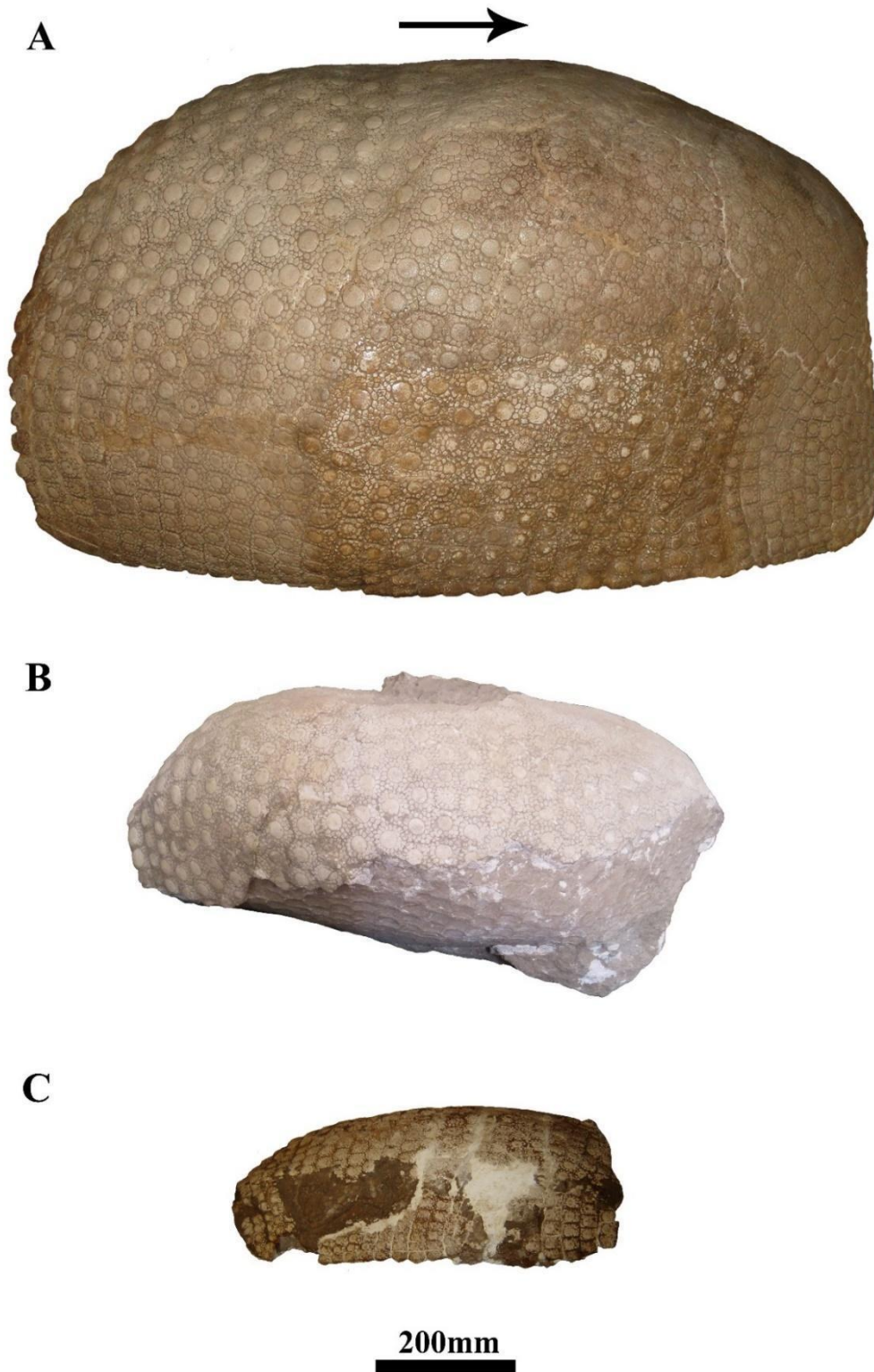


Lámina XLI. Comparación de las corazas de *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889): **A)** FMNH-P 14439 lateral izquierdo (espejada) de la coraza de un adulto. **B)** *S. ameghini* CCPCQ 03-DPA-Pv264 lateral derecho de la coraza de un individuo juvenil. **C)** *S. ameghini* FMNH-P 14367 lateral derecho de la coraza de un individuo juvenil. Escala 200mm.

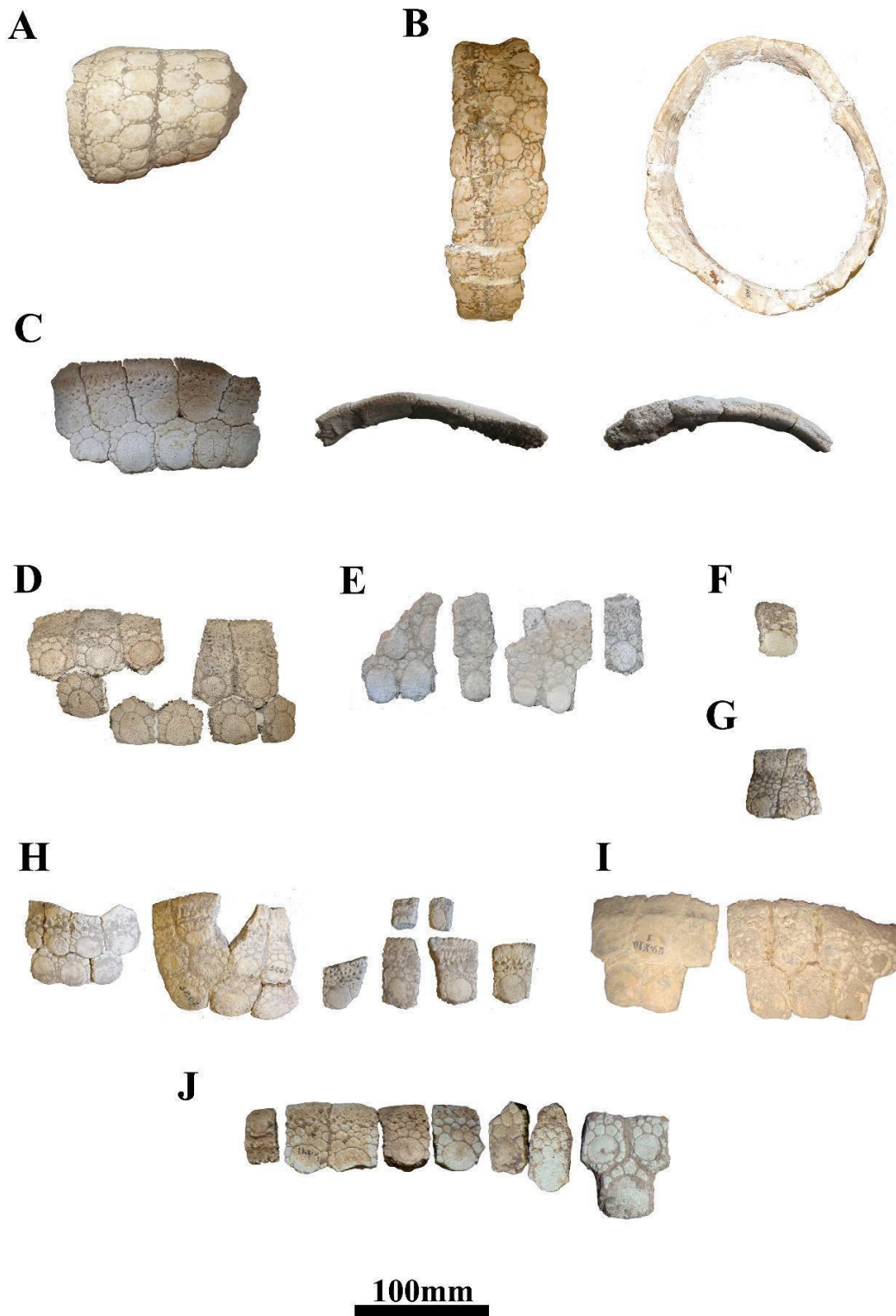


Lámina XLII. Anillos caudales de *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889) **A)** [CCPCQ 03-DPA-Pv264]: dos anillos caudales de individuo juvenil, vista lateral. **B)** *S. ameghini* [FMNH-P 14414], vista lateral y sección. **C)** *S. ameghini* [MCH-P 401] fragmento de anillo caudal, vista dorsal, borde proximal y borde distal. **D)** *S. ameghini* [FMNH-P 14439], fragmentos de anillo y osteoderms aislados. **E)** *S. ameghini* [MCH-P 328], fragmentos de anillo y osteoderms aislados. **F)** *S. ameghini* [MCH-P 365], osteodermo aislado. **G)** *S. ameghini* [PVL 3269], fragmento de anillo caudal. **H)** *S. ameghini* [PVL 3267], fragmentos de anillo y osteoderms aislados. **I)** *S. ameghini* [MLP-PV 29-X-10-1], fragmentos de anillos caudales. **J)** *S. ameghini* [MLP-PV 29-X-10-3], fragmentos de anillos caudales. Escala 100mm.

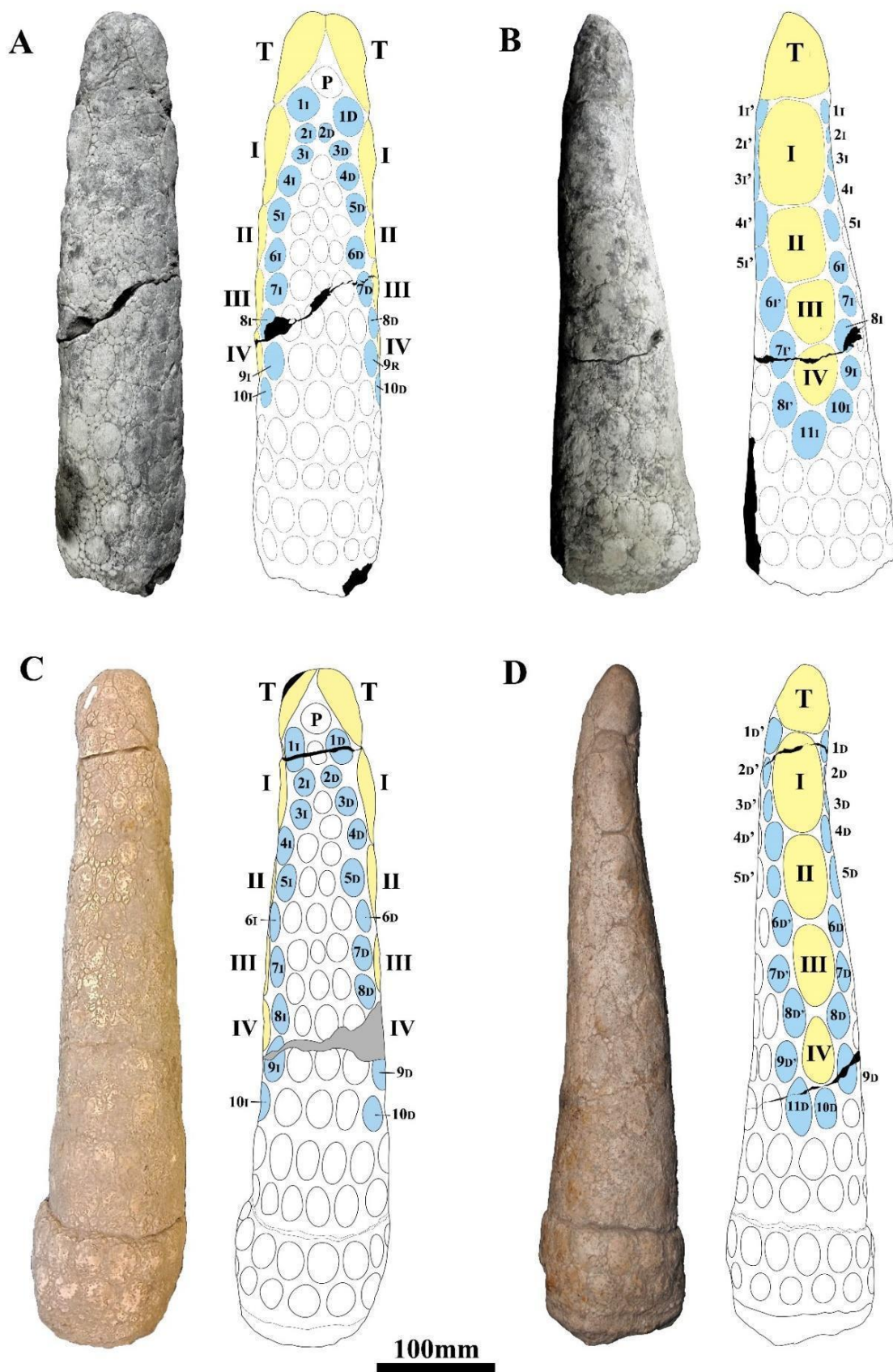


Lámina XLIII. Tubo caudal de *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889). [MLP-PV 29-X-10-1]: **A)** vista dorsal; **B)** vista lateral. *S. ameghini* [MLP-PV 29-X-8-9]: **C)** vista dorsal; **D)** vista lateral. Escala 100mm. T, figura terminal; I, 1° figura lateral; II, 2° figura lateral; III, 3° figura lateral; IV, 4° figura lateral; D, derecha; I, izquierda; en negro y gris se encuentran señaladas las fracturas o zonas muy alteradas.

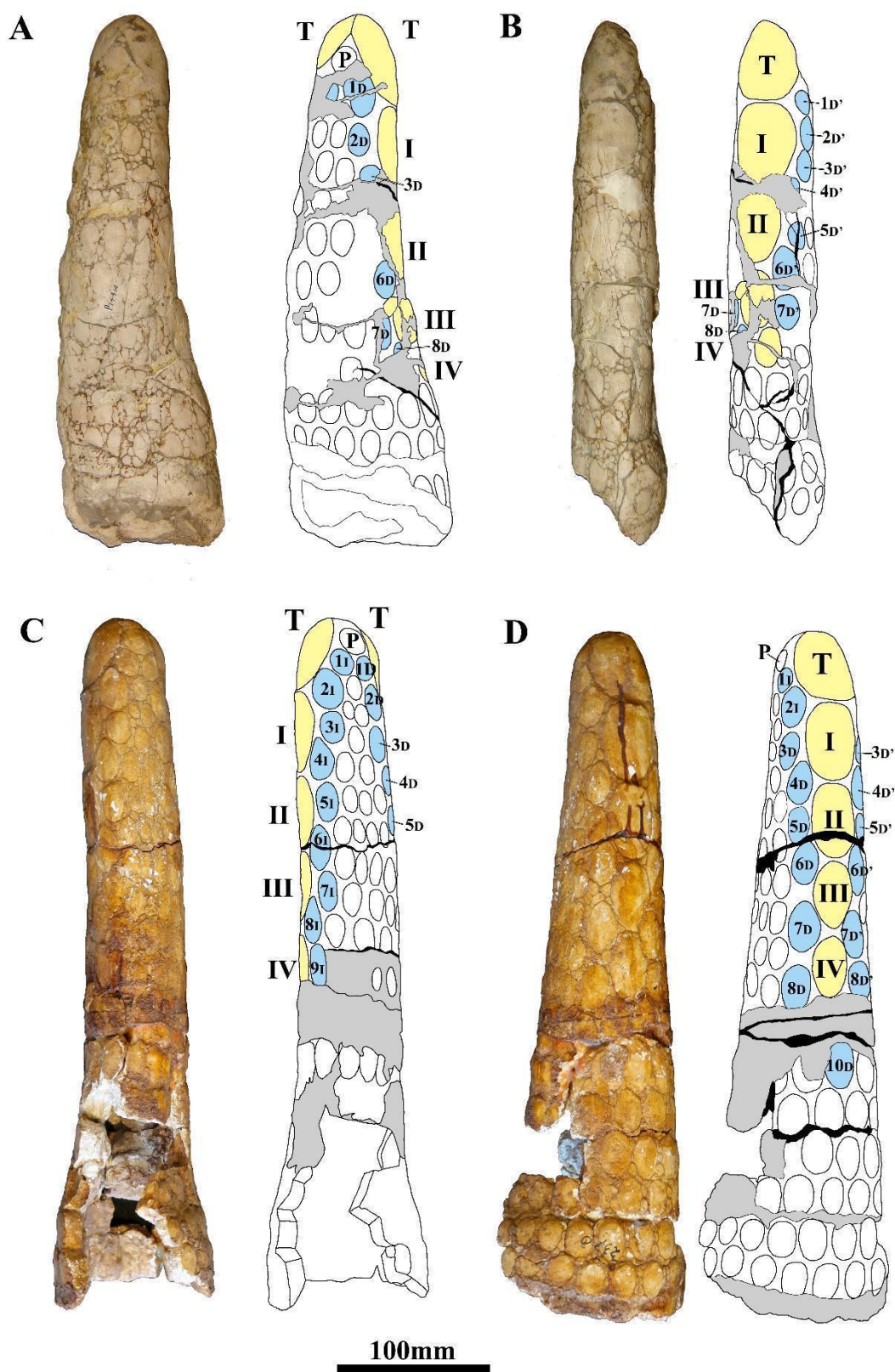


Lámina XLIV. Tubo caudal de *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889). [FMNH-P 14414]: **A**) vista dorsal; **B**) vista lateral derecha. *S. ameghini* [PVL 2370]: **C**) vista latero-dorsal izquierda; **D**) vista latero-dorsal derecha. Escala 100 mm. T, figura terminal; I, 1° figura lateral; II, 2° figura lateral; III, 3° figura lateral; IV, 4° figura lateral; D, derecha; I, izquierda; en negro y gris se encuentran señaladas las fracturas, zonas muy alteradas o reconstruidas.

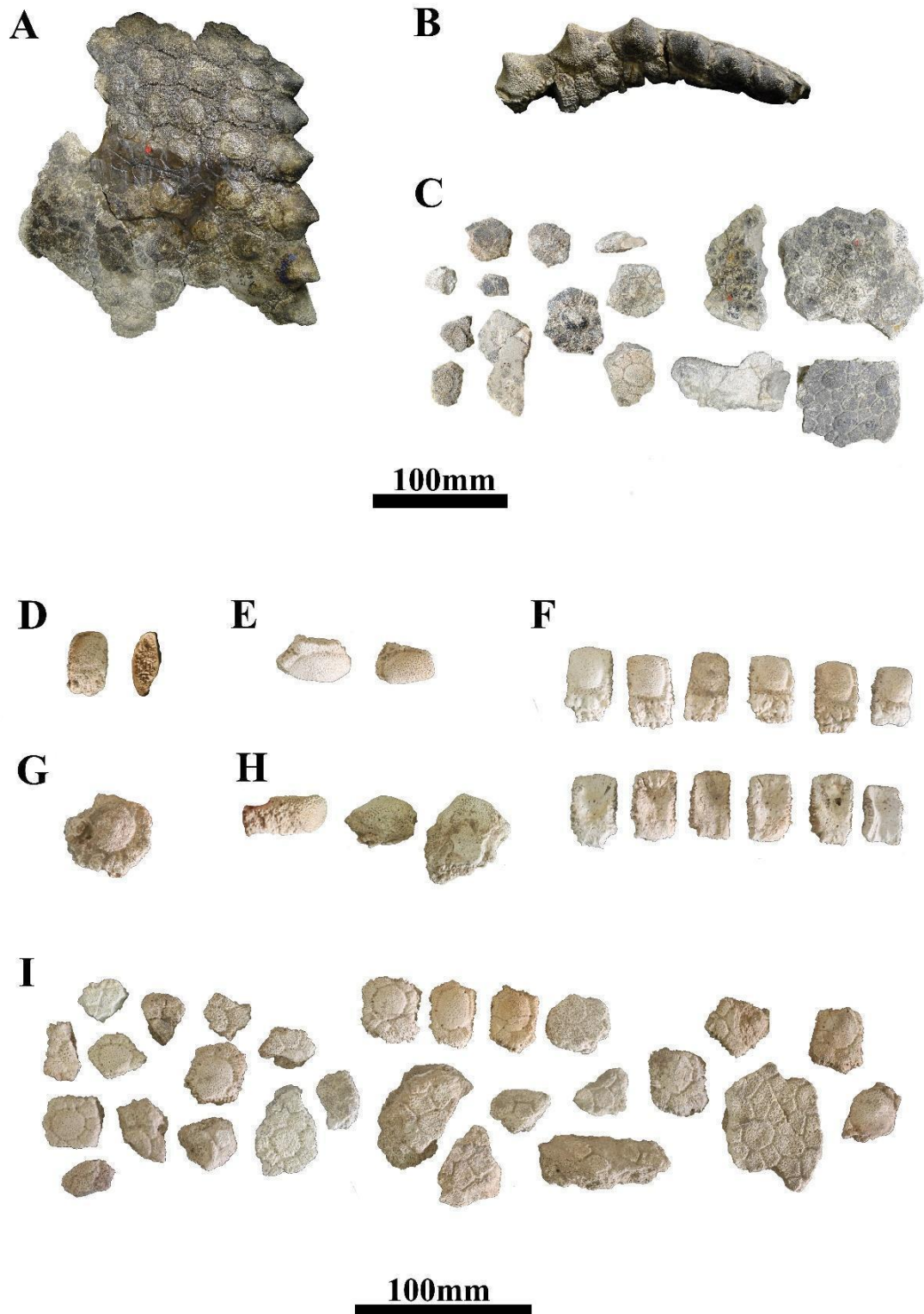


Lámina XLV. Coraza dorsal de *Glyptodontidium tuberifer* Cabrera, 1944 MLP-PV 29-X-8-3 (HOLOTIPO): **A)** fragmento posterior de coraza dorsal en vista dorsal; **B)** porción dorsal de la escotadura caudal; **C)** varios osteoderms aislados. **D)** *Gly. tuberifer* [MCH-P 251]: osteodermo aislado del borde lateral anterior de la coraza dorsal vista dorsal y lateral. *Gly. tuberifer* [MCH-P 321]: **E)** osteoderms del borde lateral de la coraza dorsal; **F)** osteoderms aislados del área anterolateral, arriba cara dorsal y abajo cara interna; **G)** osteodermo aislado de la región posterior de la coraza dorsal; **H)** tubérculos aislados de la escotadura caudal; **I)** osteoderms aislados de la coraza dorsal. Escala 100mm.

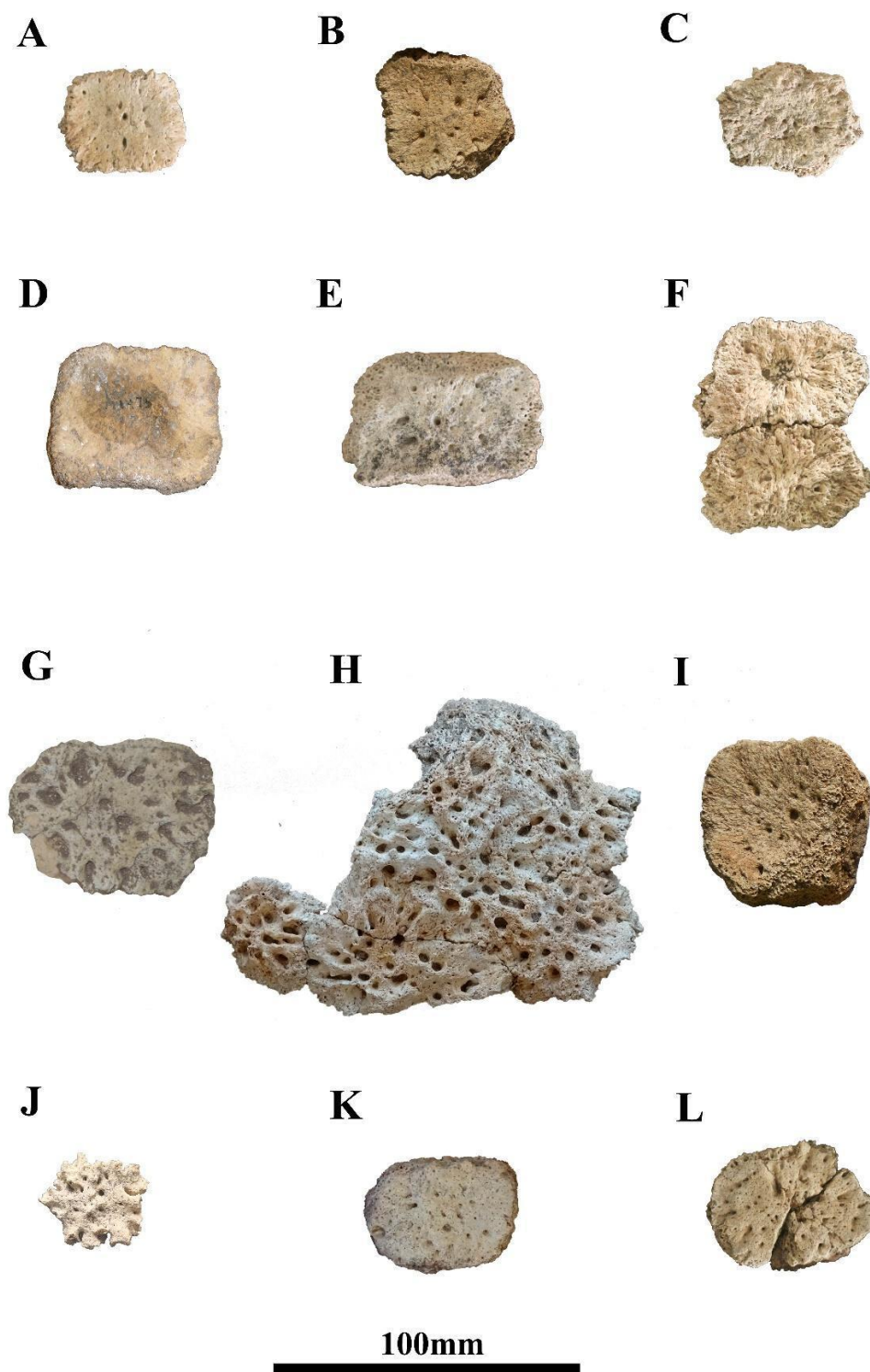


Lámina XLVI. Diferentes estadios de meteorización (Behrensmeier, 1978) y abrasión (Alcalá, 1994) en osteodermos de *Eleutherocercus solidus* (Rovereto, 1914): osteodermos de la región anterior de la coraza dorsal, **A)** estadio 1 de meteorización y abrasión grado 1 [MCH-P 253]; **B)** estadio 2 de meteorización y abrasión grado 1 [MLP-PV 29-X-10-43]; **C)** estadio 4 de meteorización y abrasión grado 1 [MCH-P 172]. Osteodermos de la región lateral de la coraza dorsal, **D)** estadio 1-2 de meteorización y abrasión grado 1-2 [FMNH-P 14475]; **E)** estadio 2 de meteorización y abrasión grado 2 [MCH-P 250]; **F)** estadio 4 de meteorización y 1-2 de abrasión [MCH-P 172]. Osteodermos de la región postero-dorsal de la coraza dorsal, **G)** estadio 1-2 de meteorización [CC-MUFCA 781]; **H)** estadio 2 de meteorización y abrasión grado 1 [MCH-P 188]; **I)** estadio 3 de meteorización y abrasión grado 2 [MLP-PV 29-X-10-43]. Ejemplos de grados de abrasión, **J)** abrasión grado 1 [MCH-P 327]; **K)** abrasión grado 2-3 [MCH-P 191]; **L)** abrasión grado 3 [MCH-P 385]. Escala 100mm.

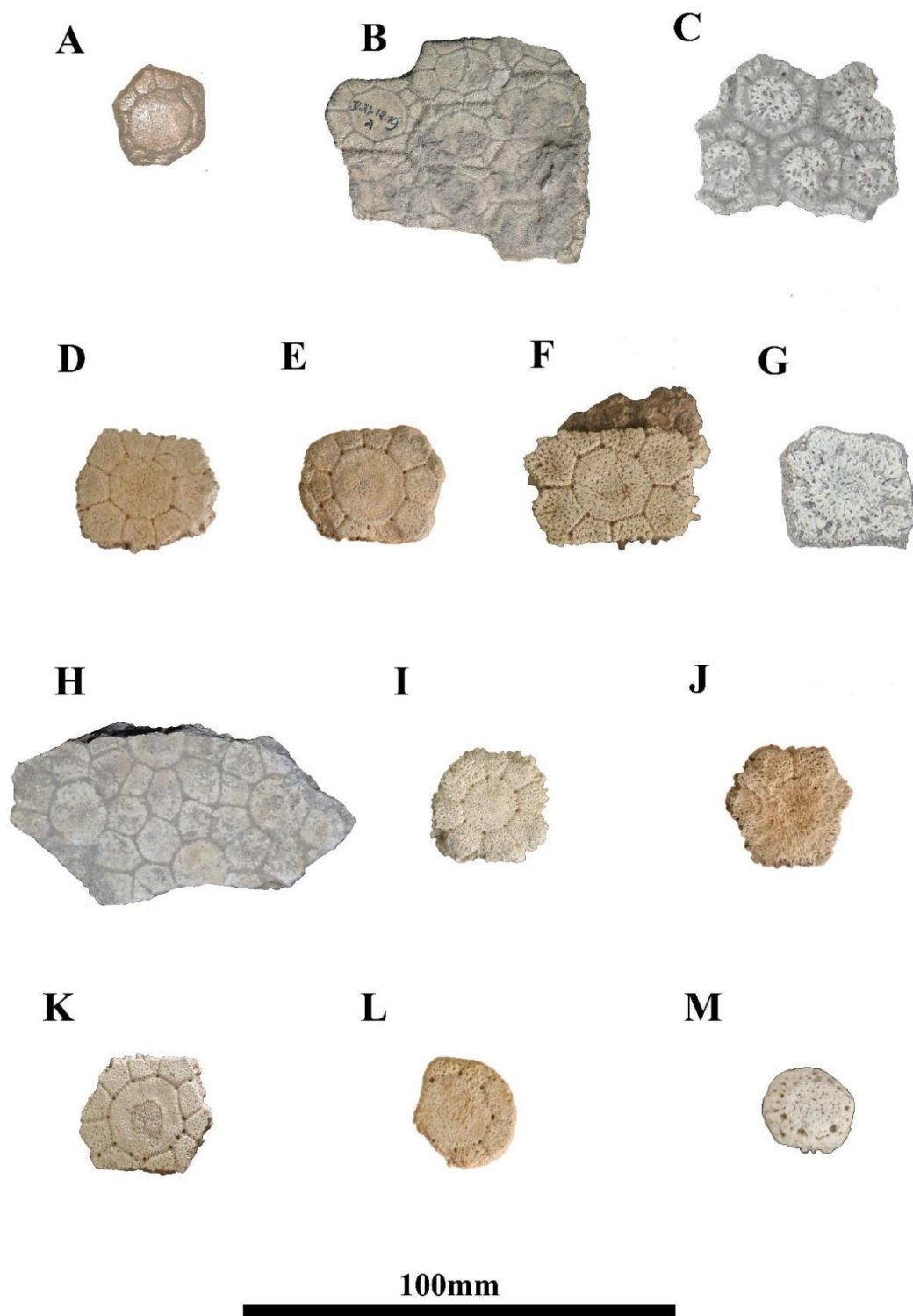


Lámina XLVII. Diferentes estadios de meteorización (Beherensmeyer, 1978) y abrasión (Alcalá, 1994) en osteodermos de *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891): Osteodermos de la región anterior de la coraza dorsal, **A)** estadio 0-1 de meteorización [MACN 2939]; **B)** estadio 2 de meteorización [MLP-PV 31-XI-12-19]; **C)** estadio 3 de meteorización [MLP 29-X-10-42]. Osteodermos de la región lateral de la coraza dorsal, **D)** estadio 0-1 de meteorización y abrasión grado 1 [MCH-P 390]; **E)** estadio 2 y abrasión grado 2 [MCH-P 391]; **F)** estadio 2-3 y abrasión grado 1 [MCH-P 392]; **G)** estadio 3 de meteorización [MLP-PV 29-X-10-24]. Osteodermos de la región postero-dorsal de la coraza dorsal, **H)** estadio 1 de meteorización y abrasión grado 1 [MLP-PV 31-XI-12-21]; **I)** estadio 2 de meteorización y abrasión grado 1 [MCH-P 389]; **J)** estadio 4 [MCH-P 394]. Ejemplos de grados de abrasión, **K)** Abrasión grado 1 [MCH-P 384]; **L)** Abrasión grado 2-3 [MCH-P 400]; **M)** Abrasión grado 3 [MCH-P 39]. Escala 100mm.

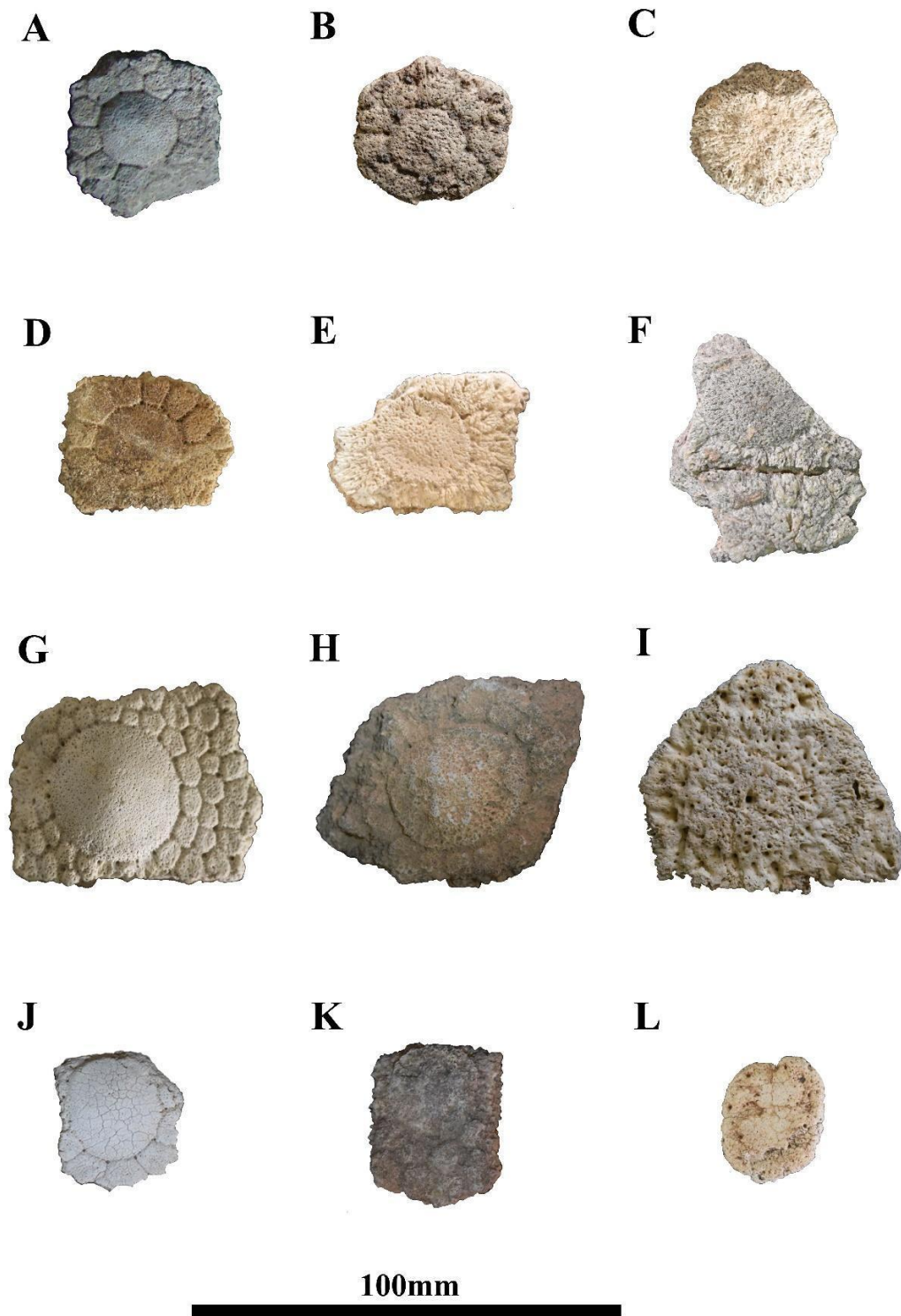


Lámina XLV. Diferentes estadios de meteorización (Beherensmeyer, 1978) y abrasión (Alcalá, 1994) en osteodermos de *Stromaphorus ameghini* (Ameghino, 1889): Osteodermos de la región anterior de la coraza dorsal, **A)** estadio 1-2 de meteorización y abrasión grado 1 [MLP-PV 29-X-10-40]; **B)** estadio 3 de meteorización y abrasión grado 2 [MCH-P 365]; **C)** estadio 4 de meteorización y abrasión grado 2 [MCH-P 323]. Osteodermos de la región lateral de la coraza dorsal, **D)** estadio 1-2 de meteorización y abrasión grado 1 [MCH-P 402]; **E)** estadio 2 de meteorización y abrasión grado 1 [MCH-P 403]; **F)** estadio 2-3 de meteorización y abrasión grado 1 [MCH-P 566]. Osteodermos de la región posterior de la coraza dorsal, **G)** estadio 1-2 de meteorización y abrasión grado 1 [MCH-P 176]; **H)** estadio 3 de meteorización y abrasión grado 1 [MCH-P 328]; **I)** estadio 4 de meteorización [MCH-P 565]. Osteodermos de anillo caudal, **J)** estadio 1 de meteorización y abrasión grado 1 [MCH-P 401]; **K)** estadio 2-3 de meteorización y abrasión grado 1 [MCH-P 328]; **L)** estadio 2 de meteorización y abrasión grado 2-3 [MCH-P 401]. Escala 100 mm.