

## Sistemática y evolución de los armadillos Dasypodini (Xenarthra, Cingulata, Dasypodidae)

M.C. Castro<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratório de Paleontologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Av. dos Bandeirantes 3900, 14051-090, Ribeirão Preto-SP, Brasil, email marielacastro@yahoo.com.br

**RESUMEN.** Los Dasypodini están entre los clados más basales de cingulados según análisis filogenéticos morfológicos y moleculares. Sus representantes actuales son el grupo de armadillos con el mayor número de especies y la mayor distribución geográfica latitudinal, ocupando distintos biomas aproximadamente entre los 40° N y los 40° S. En ese sentido, este trabajo tiene como objetivo revisar la diversidad de Dasypodini, proveyendo diagnosis y actualizando las distribuciones geográficas y cronológicas de los taxones. Para ello, diversos ejemplares de cingulados fueron analizados y comparados. Las siguientes especies son consideradas válidas: *Anadasypus hondanus* Carlini *et al.*, 1997 (Mioceno medio de Colombia); *A. aequatorianus* Carlini *et al.*, 2014 (Mioceno tardío de Ecuador); *Pliodasypus vergelianus* Castro *et al.*, 2014 (Plioceno medio de Venezuela); *Propraopus sulcatus* (Lund, 1842) (Pleistoceno–Holoceno temprano de Argentina, Brasil, Venezuela, Uruguay, Bolivia y Ecuador); *Dasypus bellus* (Simpson, 1929) (Plioceno tardío–Pleistoceno tardío de Estados Unidos y México); *D. punctatus* Lund, 1840 (Pleistoceno tardío–Holoceno temprano de Brasil); y las especies vivientes *D. novemcinctus* Linnaeus, 1758; *D. septemcinctus* Linnaeus, 1758; *D. hybridus* (Desmarest 1804); *D. kappleri* Krauss, 1862; *D. sabanicola* Mondolfi, 1967; *D. mazzai* Yepes, 1933 y *Cryptophractus pilosus* Fitzinger, 1856, algunas de ellas con registros desde el Pleistoceno tardío. A base de ello, se discute brevemente aspectos evolutivos, biogeográficos y ambientales. Se corrobora que los Dasypodini actuales son más diversos y tienen mayor tamaño en bajas latitudes. A su vez, los registros fósiles muestran que el grupo estuvo históricamente restringido a ambientes tropicales y subtropicales-templado cálidos del continente americano.

**Palabras Clave:** *Dasypus*, *Propraopus*, *Anadasypus*, *Pliodasypus*, *Cryptophractus*.

**ABSTRACT.** Systematics and evolution of Dasypodini armadillos (Xenarthra, Cingulata, Dasypodidae). The Dasypodini are one of the most basal clades of cingulates according to morphologic and molecular phylogenetic analyses. Its living representatives are

the group of armadillos with most species and the widest latitudinal geographic distribution, occupying distinct biomes approximately between 40° N and 40° S. In this context, this paper aims to review the diversity of Dasypodini, providing diagnoses and updating the geographic and chronologic distributions of taxa. For that, numerous specimens of cingulates were analyzed and compared. The following species are considered to be valid: *Anadasypus hondanus* Carlini *et al.*, 1997 (middle Miocene of Colombia); *A. aequatorianus* Carlini *et al.*, 2014 (late Miocene of Ecuador); *Pliodasypus vergelianus* Castro *et al.*, 2014 (middle Pliocene of Venezuela); *Propraopus sulcatus* (Lund, 1842) (Pleistocene–early Holocene of Argentina, Brazil, Venezuela, Uruguay, Bolivia, and Ecuador); *Dasypus bellus* (Simpson, 1929) (late Pliocene–late Pleistocene of the United States and Mexico); *D. punctatus* Lund, 1840 (late Pleistocene–early Holocene of Brazil); and the extant species *D. novemcinctus* Linnaeus, 1758; *D. septemcinctus* Linnaeus, 1758; *D. hybridus* (Desmarest 1804); *D. kappleri* Krauss, 1862; *D. sabanicola* Mondolfi, 1967; *D. mazzai* Yepes, 1933; and *Cryptophractus pilosus* Fitzinger, 1856, some of them with records since the late Pleistocene. Based on that, we briefly discuss evolutive, biogeographic, and environmental aspects. We corroborate that the extant Dasypodini are more diverse and larger in low latitudes. Lastly, the fossil records show that the group has been historically restricted to temperate warm tropical and subtropical environments of the American continent.

**Key words:** *Dasypus*, *Propraopus*, *Anadasypus*, *Pliodasypus*, *Cryptophractus*.

## Introducción

Con más de 100 especies extinguidas reconocidas (Scillato-Yané 1980), los Dasypodidae (Xenarthra, Cingulata) actualmente se distribuyen en hábitats variados e incluyen animales de pequeño a medio porte, muchos de ellos fosoriales, crepusculares y con un amplio rango de hábitos alimentarios (Scillato-Yané 1982; Wetzel 1985). Las 21 especies están divididas en Tolypeutinae, Euphractinae y Dasypodinae (McKenna & Bell 1997; Wilson & Reeder 2005), mientras que Wetzel (1985) y Delsuc *et al.* (2012) también reconocen a Chlamyphorinae, confrontando su pertenencia a Euphractinae.

Análisis filogenéticos basados en datos morfológicos y moleculares (Delsuc *et al.* 2002, 2004, 2012; Gaudin & Wible 2006; Möller-Krull *et al.* 2007) posicionaron a los Dasypodinae como uno de los cingulados más basales. Están agrupados en Astegotheriini, Stegotheriini y Dasypodini. El primero comprende a los más antiguos xenartros conocidos, con fósiles atribuidos al Paleógeno temprano de Brasil (Paula-Couto 1949; Scillato-Yané 1976; Oliveira y Bergqvist, 1998; Bergqvist *et al.* 2004) y Argentina (Ameghino 1902; Simpson 1948; Vizcaíno 1994; Tejedor *et al.* 2009; Carlini *et al.* 2010), entre el Itaboraiense y el Laventense. Los Stegotheriini están conformados por un género nominado (*Stegotherium*), del Mioceno temprano–medio, y por al menos tres géneros más del Eoceno al Oligoceno (Casamayorensis–Deseadense) de Argentina y Chile (Scott 1903–04; González-Ruiz & Scillato-Yané 2008; Fericola & Vizcaíno 2008; Carlini *et al.* 2010).

A su vez, los Dasypodini contienen al género de xenartro con mayor número de especies y más ampliamente distribuido de la actualidad (*Dasypus*), siendo el único armadillo que llega a América del Norte. Además, el grupo ha sido considerado en diversos estudios taxonómicos recientes (Abrantes *et al.* 2005; Pessôa *et al.* 2008; Castro 2010, 2014; Castro *et al.* 2013a, 2013b, 2014, 2015; Carlini *et al.* 2014; Oliveira *et al.* 2013). En ese sentido, el presente trabajo tiene como objetivo revisar la diversidad de Dasypodini, compilando resultados de trabajos previos, proveyendo diagnosis y actualizando las distribuciones geográficas y cronológicas de los taxones considerados válidos.

## Materiales y Métodos

Las cuestiones relativas a nomenclatura siguen el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN 1999). Listas sinonímicas fueron elaboradas para los taxones extinguidos y para los registros fósiles de las especies vivientes de *Dasytus*; para éstas, listas sinonímicas pueden ser encontradas en Wetzel *et al.* (2007). Tanto para taxones extinguidos cuanto para vivientes, el concepto de especie adoptado es el taxonómico/morfológico (Simpson 1943; Simpson 1951), y la presencia de discontinuidad (i.e., variación no superpuesta entre los grupos comparados) morfológica, geográfica y/o temporal basa el establecimiento de las especies. No se consideran las posibles subespecies de *Dasytus* dado que las condiciones de gran tamaño, amplia distribución geográfica y contemporaneidad de las muestras son difícilmente satisfechas (Simpson 1943). La diagnosis de las especies vivientes incorporan solamente datos osteológicos, a fin de hacerlas comparables con aquellas de los taxones fósiles; diagnosis que contemplen tejidos blandos y/o genéticas para las especies de *Dasytus* pueden ser encontradas en McBee & Baker (1982), Wetzel & Mondolfi (1979), Wetzel (1985) y Wetzel *et al.* (2007).

Para las distintas partes de la coraza, para la morfología y para ornamentación de los osteodermos se sigue la terminología adoptada por publicaciones recientes en dasipódidos (Carlini *et al.* 1997; Hill 2006; Krmpotic *et al.* 2009; Soibelzon *et al.* 2010, 2012; Ciancio *et al.* 2013). Corazas muy completas de especies fósiles, como *A. hondanus* y *P. sulcatus*, así como corazas de *Dasytus* actuales, fueron analizadas a fin de reconocer variaciones morfológicas relacionadas a la posición de los osteodermos en la coraza. La región medial fue seleccionada para basar la descripción de los elementos fijos y móviles.

Ma	Épocas	Unidad Cronostr. Am. del Sur	Unidad Cronostr. Am. del Norte
	Holoceno	Lujanense	Rancholabrense
	Pleistoceno	Bonaerense	Irvingtoniense
2		Ensenadense	Blanquense
	Plioceno	Marplatense	
4		Chapadmalense	
6	Mioceno	Montehermosense	Hemphiliense
8		Huayqueriense	
10		Chasicoense	Clarendoniense
12		Mayoense	
14		Laventense	Barstoviense
16		Colloncureense	
	Friasense?	Hemingfordiense	
18	Santacrucense		
20	Colhuehuapense	Arikareense	
22			

**Figura 1.** Esquemas cronoestratigráficos para el Neógeno y Cuaternario de América del Sur y América del Norte correlacionados con la Escala Cronoestratigráfica Internacional.

Se adopta el esquema de unidades cronoestratigráficas de Cione & Tonni (2005) para el lapso Mioceno medio a la Actualidad, tentativamente extrapolado para otras partes de América del Sur; para el Mioceno temprano se sigue el esquema de Edades Mamífero de Flynn & Swisher III (1995) y para la delimitación del Laventense (Mioceno medio) se sigue a Madden *et al.* (1997). Para el Neógeno y Cuaternario de América del Norte se sigue el esquema biocronológico detallado por Bell *et al.* (2004) y Tedford *et al.* (2004). Eventuales menciones a unidades biocronológicas paleógenas siguen el cuadro presentado por Vucetich *et al.* (2007). La Figura 1 correlaciona los esquemas cronoestratigráficos para el Neógeno y Cuaternario de América del Sur y América del Norte con la Escala Cronoestratigráfica Internacional.

Los ejemplares analizados están listados en los Apéndices 1 y 2, mientras que las medidas tomadas están detalladas en el Apéndice 3, juntamente con las tablas donde se expresan tales medidas (Tablas 1–5).

### Acrónimos institucionales

**AAC**, Colección de referencia y comparación Alfredo A. Carlini, División Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, La Plata, Argentina; **AMNH**, American Museum of Natural History, New York, EE.UU.; **AMU-CURS**, Colección de Paleontología de Vertebrados “Rodolfo Sánchez” de la Alcaldía de Urumaco, Estado Falcón, Venezuela; **CC**, Museu de Arqueológico e Paleontológico Casa Dom Aquino, Cuiabá, Brasil; **CTES-PZ**, Colección Paleozoología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina; **FLMNH**, Florida Museum of Natural History, Gainesville, EE.UU.; **IGM**, INGEOMINAS, Bogotá, Colombia; **IRSNB**, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruselas, Bélgica; **LSU**, Louisiana State University, Museum of Zoology, Baton Rouge, EE.UU.; **LPP/UFAC**, Laboratório de Pesquisas Paleontológicas, Universidade Federal do Acre, Rio Branco, Brasil; **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; **MBUCV**, Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela; **MCL**, Museu de Ciências Naturais, Pontificia Universidade Católica (PUC) Minas, Belo Horizonte, Brasil; **MCN**, Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; **MCT-M**, Museu de Ciências da Terra, Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro, Brasil; **MEPN**, Museo de Historia Natural “Gustavo Orcés”, Escuela Politécnica Nacional, Quito, Ecuador; **MEBRG**, Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande, Parque Nacional “Henri Pittier”, Maracay, Venezuela; **MHN**, Museu de História Natural e Jardim Botânico, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil; **MHNLS**, Museo de la Sociedad de Ciencias La Salle, Caracas, Venezuela; **MLP**, Museo de La Plata, La Plata, Argentina; **MNPA-V**, Museo Nacional Paleontológico-Arqueológico, Vertebrados, Tarija, Bolivia; **MNRJ**, Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil; **MSB:Mamm**, Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico, Albuquerque, EE.UU.; **MPEF**, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina; **MUSM**, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú; **MZUSP**, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil; **NHM**, Natural History Museum, Londres, Reino Unido; **NMW**, Naturhistorisches Museum Wien, Viena, Austria; **NRM**, Naturhistoriska riksmuseet, Estocolmo, Suecia; **PVL**, Colección de Paleovertebrados, Fundación “Miguel Lillo”, Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán, Argentina; **SMNS**, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Alemania; **UCMP**, University of California Museum of Paleontology, Berkeley, EE.UU.; **UFRJ-DG**, Coleção de Paleontologia de Vertebrados, Departamento de Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil; **UNIRIO-PM**, Coleção de Paleontologia, Laboratório de Mastozoologia, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Brasil; **UPSZTY**, Museo de la Evolución, Universidad de Uppsala, Suecia; **VT**, Museu de História

Natural de Taubaté, São Paulo, Brasil; **YPM-VPPU**, Princeton University Collection at Yale Peabody Museum of Natural History, New Haven, EE.UU.; **ZMK**, Zoologisk Museum, Copenhagen, Dinamarca.

### Abreviaturas y Símbolos

**Fm.**, Formación; **GIBA**, Gran Intercambio Biótico Americano; **ka**, miles de años; **Ma**, millones de años; **Mb.**, Miembro; †, taxón extinguido.

### Resultados

El presente trabajo considera como géneros válidos de Dasypodini a *Dasypus*, *Propraopus*, *Anadasypus*, *Pliodasypus* y *Cryptophractus* (Castro 2014). En cuanto a otros taxones previamente atribuidos al grupo, McKenna & Bell (1997) incluyeron a *Dasypodon* (Pleistoceno de Bolivia), pero la descripción original del taxón no deja duda que se trata de un Euphractinae, como fue reconocido por Marshall & Sempere (1991) y Carlini & Scillato-Yané (1999). Trabajos recientes también sugirieron la inclusión de *Eocoleophorus* (Oligoceno tardío/Mioceno temprano de Brasil, Bolivia y Perú; Ciancio *et al.* 2013) y de *Pachyarmatherium* (Plioceno–Holoceno temprano de EE.UU., Costa Rica, Venezuela, Perú, Brasil y Uruguay; Castro 2014) en Dasypodini, como se detalla abajo.

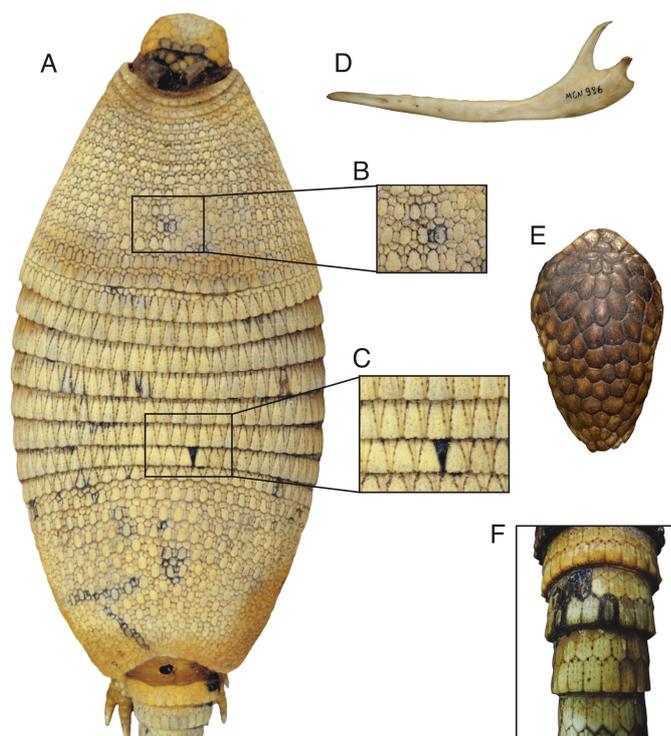
En el caso de *Eocoleophorus*, debido al mosaico de características presentes en sus osteodermos, su afinidad fue originalmente mantenida como incierta (Oliveira *et al.* 1997), pero el taxón fue posteriormente relacionado a los principales linajes de cingulados (Carlini & Scillato-Yané 1993; Ciancio 2010; Ciancio *et al.* 2013). Justamente a base de caracteres de los osteodermos, Abrantes *et al.* (2005) lo atribuyeron a Dasypodini. Sin embargo, el análisis directo de numerosos ejemplares revela la presencia de: una capa media muy desarrollada, más claramente visible en preparados paleohistológicos (Victor 2011), que difiere de la condición observada en los Dasypodini (caracterizados por una capa media poco desarrollada); bordes articulares con largas espículas (bordes articulares lisos o con interdigitaciones cortas en Dasypodini); superficie externa rugosa y con numerosas puntuaciones (ausentes en Dasypodini); y presencia de dos hileras de figuras periféricas en algunos elementos fijos y móviles (ausentes en Dasypodini). Así, la pertenencia de *Eocoleophorus* a Dasypodini es desestimada (Castro 2014).

A su vez, la descripción de *Pachyarmatherium* (Downing & White 1995) remarca una combinación de características asociadas a gliptodontes (grosor de los osteodermos y de sus surcos, ausencia de osteodermos móviles, bordes articulares dentados y estructura interna trabecular) y a armadillos (mandíbula delgada, con sínfisis reducida y proceso coronoides extendido sobre el cóndilo, vértebras torácicas y lumbares libres, presencia de garras), pero los autores optaron por atribuirlo provisionalmente a Dasypodoidea. Posteriormente, el taxón fue relacionado tanto a los Dasypodoidea (Rincón & White 2007; Rincón *et al.* 2008; Oliveira *et al.* 2013), como a los Glyptodontoidea Glyptatelinae (McKenna & Bell 1997; Vizcaíno *et al.* 2003), o mantenido como Cingulata *incertae sedis* (Porpino *et al.* 2009). Oliveira *et al.* (2013) atribuyeron *Pachyarmatherium* a Dasypodini con base principalmente en la posición putativa de las escamas corneas y en el patrón paleohistológico, que consideraron similar al de *Dasypus*, además de potenciales sinapomorfias en caracteres dentarios y mandibulares. Sin embargo, el análisis de ejemplares de *P. leiseyi* indica que el patrón paleohistológico de sus osteodermos difiere del encontrado en los Dasypodini, presentando una amplia capa media esponjosa (Da Costa Pereira *et al.* 2014), lo que resulta en un gran espesor en relación al largo de los osteodermos; la disposición putativa de las escamas corneas superponiendo dos o más osteodermos fijos está también presente en otros grupos de cingulados, como en los Euphractini

basales, y correspondería a la condición primitiva para Dasypodidae (Carlini *et al.* 2009); y los bordes articulares poseen más interdigitaciones, una característica posiblemente derivada en relación a aquella encontrada en los Dasypodini (Carlini *et al.* 2009). A eso se suma la gran discrepancia entre la morfología de los calcáneos que se atribuyen a *Pachyarmatherium* (e.g., FLMNH 135668) en relación a los de Dasypodini: faceta ectal y fibular unificadas y prácticamente planas (facetas separadas, siendo la ectal cóncava y la fibular convexa en Dasypodini) y una faceta distal a nivel sagital, ausente en Dasypodini. Las evidencias presentadas por autores previos (Porpino *et al.* 2009; Da Costa Pereira *et al.* 2014; Oliveira *et al.* 2013) en favor de la exclusión de *Pachyarmatherium* de Glyptodontidae y de Pamphathiidae son robustas, pero el taxón tampoco comparte las sinapomorfías de Dasypodini aquí consideradas. Así, por ahora *Pachyarmatherium* no es considerado un Dasypodini.

### Revisión Sistemática de Dasypodini

Abajo se presentan los Dasypodini considerados válidos, además de sus distribuciones geográficas y cronológicas, comentarios acerca de las localidades de procedencia, aspectos históricos y nomenclaturales. Los géneros son tratados según su distribución cronológica. Las Tablas 1 y 2, respectivamente, exhiben una comparación entre la ornamentación de los osteodermos fijos y móviles de los Dasypodini, mientras que las Tablas 3 y 4 comparan sus rangos de medidas. Se tomó la longitud máxima del cráneo (LMC) como *proxy* de tamaño para las diagnós de las especies actuales. Otras medidas se pueden encontrar en la Tabla 5. Medidas adicionales que mostraron gran variación y/o que no pueden ser corroboradas en las formas fósiles (e.g., longitud de la oreja, longitud de la pata) no fueron consideradas, pero se pueden encontrar en Wetzels & Mondolfi (1979), Wetzels (1985), Vizcaíno (1995), Eisenberg & Redford (1999) y Castro *et al.* (2015).



**Figura 2.** Características diagnósticas de los Dasypodini. **A**, coraza con escudo escapular bien definido, seis a once bandas móviles, bandas nucales ausentes o poco desarrolladas y escotadura caudal epicicloidal; **B**, detalle del escudo escapular mostrando la morfología de los osteodermos fijos y las figuras compuestas; **C**, detalle de los osteodermos móviles, con figuras compuestas cubiertas por escamas córneas subtriangulares; **D**, mandíbula con apófisis coronoides muy elevada en relación al cóndilo; **E**, escudete cefálico en óvalo alargado, constituido por placas lisas y con un surco posterior; **F**, doble hilera de osteodermos componiendo los anillos caudales.

**Xenarthra** Cope, 1889

**Cingulata** Illiger, 1811

**Dasypodidae** Gray, 1821

**Dasypodinae** Gray, 1821

**Dasypodini** Gray, 1821

**Diagnosis enmendada:** los Dasypodini presentan la combinación única de los siguientes caracteres morfológicos: apófisis coronoides mucho más elevada que el cóndilo de la mandíbula (ambos al mismo nivel en *Stegotherium*, no se puede corroborar para *Astegotheriini*); escudo escapular bien definido (ausente en *Stegotheriini* y probablemente en *Astegotheriini*); seis a once bandas móviles (más de 15 en *Stegotherium*, no se puede corroborar para *Astegotheriini*); osteodermos fijos prácticamente isodiamétricos, con figuras principales de igual modo (asimétricos en *Stegotheriini* y *Astegotheriini*) y ocupando más de la mitad de la superficie externa total; figuras periféricas de dos o más osteodermos, fijos o móviles, formando figuras compuestas, siendo que las móviles indican la presencia de escamas córneas subtriangulares con ápice dirigido posteriormente cubriendo parcialmente dos osteodermos adyacentes; y doble hilera de osteodermos componiendo cada anillo del estuche caudal. Además, aunque no se pudo corroborar en las formas fósiles, son posiblemente características diagnósticas: escudete cefálico en óvalo alargado, constituido por placas lisas y con un surco posterior; bandas nucales ausentes o poco desarrolladas; escotadura caudal epicicloidal; y cola acuminada (Figura 2).

†*Anadasypus* Carlini, Vizcaíno & Scillato-Yané, 1997

**Especie tipo:** *Anadasypus hondanus* Carlini, Vizcaíno & Scillato-Yané, 1997.

**Especies referidas:** *Anadasypus hondanus* y *A. aequatorianus*; además, acá se discute la definición de una posible nueva especie.

**Distribución cronológica y geográfica:** Mioceno medio de La Venta, Colombia (Laventense), Mioceno tardío de Nabón, Ecuador ('Mayoense' o Chasiquense) y posiblemente Mioceno tardío de Acre, Brasil (Huayqueriense) (Figura 3A); distribuciones geográficas para cada especie detalladas abajo.

**Diagnosis enmendada:** tamaño similar al de *Dasypus novemcinctus*. Al menos seis bandas móviles (siete en *Propraopus*, seis a nueve en *Dasypus*, incierto en *Pliodasypus*, nueve a once en *Cryptophractus*). Osteodermos fijos cuadrangulares a hexagonales (comúnmente hexagonales en *Propraopus*, *Dasypus*, *Pliodasypus* y *Cryptophractus*); entre 6,5–10,0 mm de largo, 6,0–7,5 mm de ancho y 2,8–4,2 mm de espesor; figura principal relativamente lageniforme (i.e., en forma de botella), surco principal restringido a la mitad anterior del osteodermo, con dos a cinco forámenes (surco subcircular, nunca llegando al margen posterior del osteodermo, en *Propraopus*, *Dasypus* y *Pliodasypus*, surco ausente en *Cryptophractus*); tres figuras periféricas antero-laterales (tres a seis figuras periféricas anteriores, laterales y posteriores en *Propraopus* y *Dasypus*; ninguna en *Pliodasypus* y *Cryptophractus*). Osteodermos móviles entre 25–33 mm de largo y 6–9 mm de ancho; figura principal sub-rectangular (sub-triangular en *Propraopus*, *Dasypus* y *Cryptophractus*, incierto en *Pliodasypus*); tres a cinco forámenes en cada surco principal (dos a cuatro en *Propraopus*, tres a nueve en *Dasypus*, estimativamente cuatro en *Pliodasypus*, 27 a 38 en *Cryptophractus* pero carente de surco principal); y uno o dos forámenes en el margen posterior (generalmente tres en *Propraopus*, cuatro en *Dasypus*, tres en *Pliodasypus*, y por lo menos cinco en *Cryptophractus*, frecuentemente distribuidos en dos hileras y confluentes entre ellos). Estuche caudal compuesto por anillos con dos hileras de osteodermos sin figuras periféricas (figuras periféricas presentes en la hilera anterior de cada anillo en

*Propraopus* y *Dasyopus*, característica incierta para *Pliodasypus* y *Cryptophractus*). Según lo observado en *A. hondanus* (IGM 183862), cráneo con cresta sagital prominente (más que en *Propraopus* y *Dasyopus*, comparable a *Cryptophractus*, incierto para *Pliodasypus*).

**Comentarios:** En la descripción del género, Carlini *et al.* (1997) aclararon que *Anadasypus* presenta características relativamente primitivas (como la ausencia de figuras periféricas latero-posteriores en los osteodermos fijos), siendo referido como el “ancestro estructural” de *Propraopus* y *Dasyopus*. Esos autores agregaron que la figura principal relativamente lageniforme de *Anadasypus* se asemeja a la figura principal de algunos Astegotheriini, especialmente a aquellos del Casamayorensis, y *Nanoastegotherium*, que proviene del Mioceno medio de La Venta.

†*Anadasypus hondanus* Carlini, Vizcaíno & Scillato-Yané, 1997

**Holotipo:** IGM 183499, coraza parcial con seis bandas móviles, banda semimóvil pélvica y nueve hileras de osteodermos del escudo pélvico (Figura 3B).

**Localidad Tipo:** Localidad Duke 59 (coordenadas aproximadas: 3°14' N y 75°09' O; ver Guerrero 1997, p. 27); próximo a donde el ‘Fish Bed’ cruza la ruta cerca de la naciente de Quebrada Pachingo, en el nivel estratigráfico que subyace el ‘Fish Bed’, Fm. Villavieja, Mb. Baraya, Grupo Honda, Colombia (Carlini *et al.* 1997). El nivel estratigráfico que subyace el ‘Fish Bed’ es ‘Monkey Beds’ (ver Guerrero 1997, p. 25).

**Distribución cronológica y geográfica:** Grupo Honda, Fm. Villavieja, Mioceno medio de Colombia; Laventense (Figura 3A).

**Diagnosis enmendada:** osteodermos fijos y móviles con quilla longitudinal en la figura principal (quilla ausente en *A. aequatorianus*); tres o cuatro forámenes en el surco principal de los osteodermos móviles (cuatro o cinco en *A. aequatorianus*); osteodermos fijos con figura central más marcadamente lageniforme que *A. aequatorianus*.

**Comentarios:** según Guerrero (1997), el Grupo Honda contiene, en toda su sección, numerosos fósiles de plantas y vertebrados, entre los cuales son comunes esqueletos completos sin evidencia de transporte. Los restos de mamíferos son extremadamente abundantes y bien preservados en la parte inferior de la Fm. Villavieja, cuya edad estimada es de 11,5–12,9 Ma (Mioceno medio; Flynn *et al.* 1997). Sus depósitos, de fina granulometría, se habrían originado en la planicie de inundación de canales meándricos en una fase de intenso volcanismo y de elevación de los Andes. Precisamente el cambio en la dirección de los ríos documentado en el Mb. Baraya indica que la elevación de la Cordillera Este ha empezado hace 12,9 Ma. Pons (1969) propuso un clima subhúmedo tropical a húmedo tropical con marcada estacionalidad para el Grupo Honda basado en la presencia de un leño fósil de la familia Goupiaceae; ésta actualmente está representada por árboles altos (25–40 m) ubicados a lo largo de valles de ríos con precipitación anual de por lo menos 2.000 mm y temperaturas entre 23°–30°C. La fauna de mamíferos de La Venta basa la unidad cronoestratigráfica y geocronológica Laventense, que se extiende desde 11,8 a 13,5 Ma (ver Madden *et al.* 1997).

†*Anadasypus aequatorianus* Carlini, Castro, Madden & Scillato-Yané, 2014

**Holotipo:** MEPN 4363, 12 osteodermos móviles, un semimóvil y diez osteodermos fijos de la coraza de un único individuo (Figura 3C).

**Localidad Tipo:** Localidad RHM 4 (coordenadas aproximadas: 38°20' S y 79°03' O); cerca de 2 km sureste de Nabón, Tambo Viejo, Fm. Letrero, Cuenca de Nabón, Provincia de Azuay, Ecuador (Carlini *et al.* 2014) (Figura 3A).

**Distribución cronológica y geográfica:** Cuenca de Nabón, Fm. Letrero, Mioceno tardío de Ecuador; ‘Mayoense’ o Chasiyuense (ver ítem Comentarios abajo).

**Diagnosis enmendada:** osteodermos fijos y móviles con figura principal lisa (quilla longitudinal presente en *A. hondanus*) con cuatro a seis forámenes pilíferos en el surco principal (entre dos y cinco en *A. hondanus*), incluso en la intersección con los surcos radiales; cuatro o cinco forámenes en cada surco principal de los osteodermos móviles (tres o cuatro en *A. hondanus*); osteodermos fijos con figura principal menos lageniforme que *A. hondanus*.

**Comentarios:** la Cuenca de Nabón está entre las diversas cuencas intermontanas relacionadas al levantamiento de los Andes en el sur de Ecuador (Hungerbühler *et al.* 2002). La Fm. Letrero está compuesta por sedimentos lacustres con fuerte aporte clástico fluvial y contiene limolitas y areniscas de grano fino, probablemente indicando un periodo de actividad tectónica y volcánica disminuida (Hungerbühler *et al.* 1995, 2002). Con respecto a los fósiles, en contraste a la bien conocida fauna cuaternaria (e.g., Hoffstetter 1952), el registro de mamíferos terciarios de Ecuador es escaso, restringiéndose a un toxodonte de la Fm. Biblián (Repetto 1977) y un roedor caviomorfo de las inmediaciones de Nabón (Anthony 1922; Candela & Nasif 2006). Análisis paleomagnéticos y de trazas de fisión de zirconio (ZFT, por la sigla en inglés) sugieren que esas cuencas fueron mayoritariamente formadas en un corto periodo en el Mioceno tardío; específicamente para la Fm. Letrero, datos de ZFT produjeron edades de  $9,0 \pm 1,4$  Ma (Hungerbühler *et al.* 1995). Comparaciones entre los cingulados de la Fm. Letrero (dos gliptodontes, siendo un nuevo Lomaphorini y un nuevo Hoplophorini basal; Carlini *et al.* 1989, 2014) y los rangos temporales de sus taxones hermanos corroboran la correlación con el Mioceno tardío, posiblemente con el 'Mayoense' o el Chasiyuense (Zárate *et al.* 2007; De Iuliis *et al.* 2008; Carlini *et al.* 2014).

Los materiales de *A. aequatorianus* fueron colectados en 1987 durante una expedición de investigadores de la Universidad de Duke (EE.UU.) y de la Escuela Politécnica Nacional de Ecuador. Antes de la descripción formal de la especie (Carlini *et al.* 2014), estos materiales fueron tratados por primera vez por Carlini *et al.* (1989) y posteriormente mencionados por Carlini *et al.* (1997) al compararlos a *A. hondanus*.

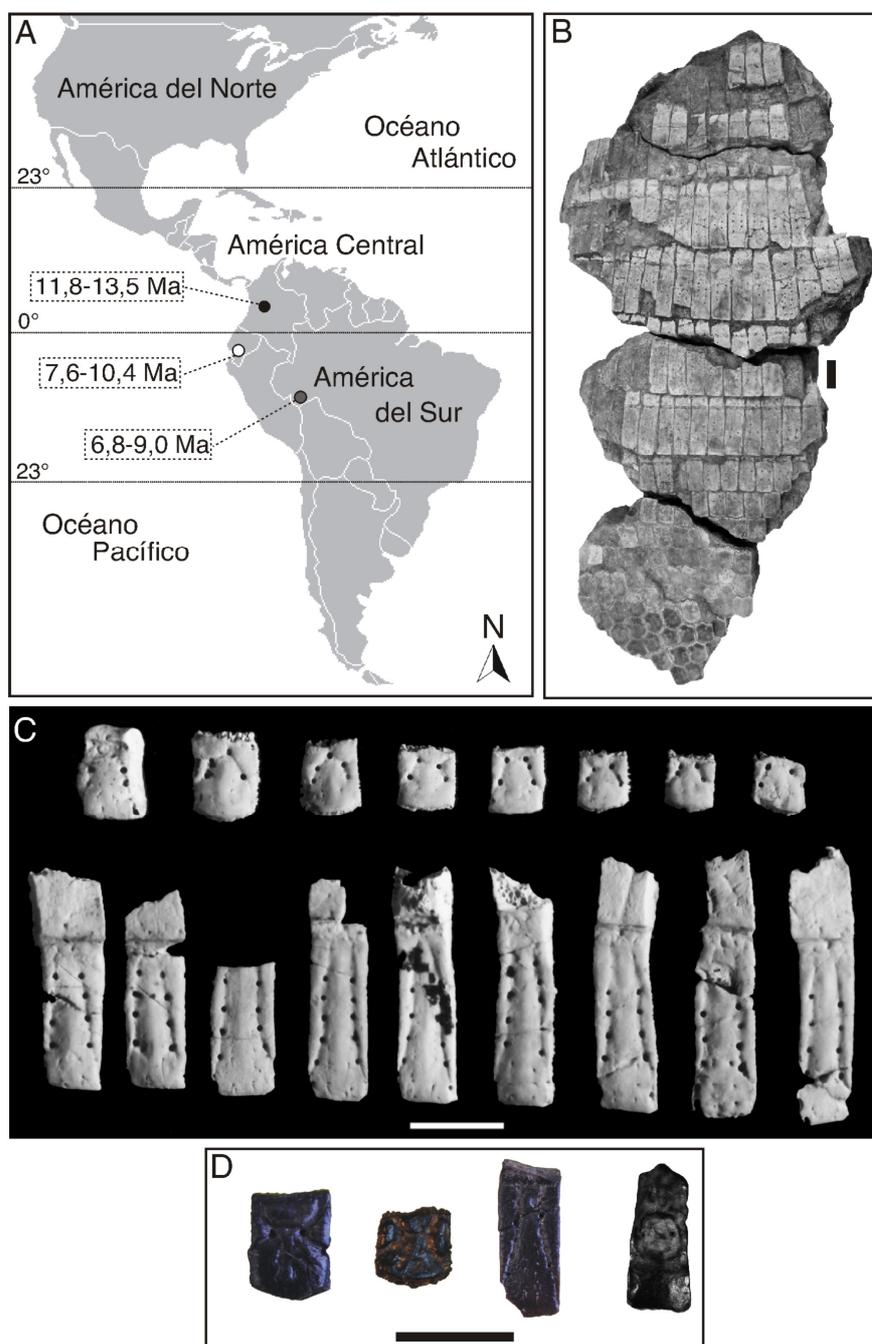
### †*Anadasypus* sp. nov.?

**Material asignado:** LPP/UFAC 5384, tres osteodermos fijos y un móvil, localidad Patos (coordenadas aproximadas: 10°55'31" S y 69°48'35" O), alto Río Acre, Acre, Brasil; y, con dudas, AMNH 55757, osteoderma caudal aislado, Gastão (localidad 3, entre Triunfo y Marechal Thaumaturgo), Río Juruá, Acre, Brasil (Figura 3D).

**Distribución cronológica y geográfica:** Fm. Solimões, Acre, Mioceno tardío de Brasil, Huayqueriense (Figura 3A).

**Descripción:** Los osteodermos tienen, tamaño comparable al de *Anadasypus hondanus* y *A. aequatorianus* y exhiben bordes articulares dentados. Los elementos fijos se asemejan a los de *A. hondanus*, teniendo una quilla sagital marcada; dos de ellos son hexagonales y uno es pentagonal. El surco principal, que se restringe a la mitad anterior del osteoderma, presenta tres o cuatro forámenes, algunos de ellos en la intersección con los surcos radiales. La figura principal es lageniforme y hay tres figuras periféricas, siendo una anterior más prominente y una en cada porción antero-lateral. Sus dimensiones son: 6,6 a 9,6 mm de largo, 6,0 a 6,6 mm de ancho y 2,9 a 3,2 mm de espesor. El osteoderma móvil, que está roto al nivel de la depresión horizontal, presenta en la porción ornamentada una quilla sagital tenue, con pequeños forámenes neurovasculares en ambos lados, al igual que *A. hondanus*. Los surcos principales forman un delicado cuello de botella, pero divergen hasta el borde posterior, formando figuras periféricas triangulares, de superficie rugosa. Tal condición difiere de la encontrada en las especies descriptas de *Anadasypus* (en las que los surcos principales divergen hasta los bordes laterales en el cuarto posterior de la figura principal), asemejándose a los demás géneros de Dasypodini. Cada surco presenta cinco forámenes y, aunque falte el borde posterior

izquierdo, se puede inferir que habría dos forámenes centrales en el borde posterior del elemento. Sus dimensiones son: 12,6 mm de largo sagital de la porción ornamentada, 7,2 mm de ancho y 2,5 mm de espesor.



**Figura 3.** *Anadasypus*. A, distribución geográfica y edades estimadas de los depósitos, en millones de años, de *Anadasypus hondanus* (punto negro), *Anadasypus aequatorianus* (punto blanco) y *Anadasypus* sp. nov.? (punto gris); B, coraza parcial de *A. hondanus* (IGM 183499, holotipo); C, osteoderms de *A. aequatorianus* (MEPN 4363, holotipo); D, osteoderms atribuidos a *A. sp. nov.?* (LPP/UFAC 5384 y AMNH 55757). Escalas = 10 mm.

**Comentarios:** la Fm. Solimões cuenta con una porción norte, cuyos niveles superiores serían de edad Mioceno medio–Mioceno tardío inicial, y una porción sur, de edad más reciente y portadora de vertebrados fósiles (Latrubesse *et al.* 1997, 2010). Este es el caso de los depósitos de Acre (suroeste de la Amazonía, Brasil), cuya fauna de vertebrados es asignada al Mioceno tardío, Huayqueriense (Cozzuol 2006; Latrubesse *et al.* 2007). Tal edad fue establecida con base en la inferida correlación

con la fauna “Mesopotamiense” de Argentina y Uruguay; además, ambas son consideradas faunísticamente correlacionadas y contemporáneas a la fauna de Urumaco (Venezuela) según Cozzuol (2006), mientras que la fauna Laventense de Colombia exhibe importantes correlaciones con las tres citadas, pero es más antigua (Latrubesse *et al.* 1997, 2007; Cione *et al.* 2000; Cozzuol 2006; Negri *et al.* 2010; Ribeiro *et al.* 2013).

Siete géneros de Cingulata y nueve de Pilosa fueron reconocidos para el Mioceno tardío de Acre (Cozzuol 2006; Góis *et al.* 2013; Ribeiro *et al.* 2013), representando una diversidad menor que la conocida para la fauna “Mesopotamiense” y de La Venta (Latrubesse *et al.* 2010). Aunque pueda existir alguna diacronía entre las distintas localidades de Acre, se considera que el periodo que abarcan es corto y que todas correspondan al Mioceno tardío, excepto ciertas localidades del Río Juruá, donde niveles pleistocénicos y holocénicos también afloran (Paula-Couto 1983; Latrubesse & Rancy 1998; Cozzuol 2006).

Este podría ser el caso de AMNH 55757, asignado con dudas a *Anadasypus* sp. nov.? por Castro (2014). Tratase de un osteodermo caudal, tan rodado que su ornamentación externa está casi completamente borrada. Solamente se puede identificar una tecla baja (donde se articularía el anillo anterior), dos surcos divergentes, cada cual portando un foramen, una delicada carena y dos forámenes en cada lateral del osteodermo. Paula-Couto (1983) mencionó que este espécimen fue colectado en la localidad Gastão, rápidos del Río Juruá, entre Triunfo y Marechal Thaumaturgo; el autor lo identificó como *Dasyopodidae incertae sedis* y atribuyó su edad como Terciario, con dudas. Presumiblemente para la misma localidad (“Cachoeira do Gastão”) se conocen leños fósiles cuya edad estimada es Mioceno tardío (Kloster *et al.* 2012). Según E. M. Latrubesse (University of Texas at Austin, comunicación personal), en la localidad predominan fósiles del Lujanense, mezclados con materiales miocénicos poco rodados de la unidad inferior.

La localidad Patos, alto Río Acre, de donde provienen los demás materiales atribuidos a *Anadasypus* sp. nov.?, ha sido interpretada como un ambiente deposicional de baja energía, probablemente un lago, pantano o planicie de inundación fluvial, parte de un sistema de ríos avulsivos en planicies de inundación o abanicos aluviales (Latrubesse *et al.* 1997, 2010; Cozzuol 2006). En cuanto a las condiciones paleoambientales, tanto los vertebrados como los datos palinológicos indican un mosaico de pastizales, pantanos y bosques de galería sujetos a inundaciones estacionales, bajo un clima tropical a subtropical (Latrubesse *et al.* 2010). En esa localidad se colectaron materiales de pequeño a mediano porte, incluyendo restos de peces, cocodrilos, primates, marsupiales, murciélagos, ungulados, roedores y xenartros, *Anadasypus* entre ellos (Cozzuol 2006; Kay & Cozzuol 2006; Ribeiro *et al.* 2013).

Considerando que el lapso temporal estimado para el Huayqueriense es de 6,8–9,0 Ma (Flynn & Swisher III 1995), los materiales de *Anadasypus* sp. nov.? de Acre representan el registro más reciente del género, una vez que postdatan los registros de *A. hondanus* (Laventense, 11,8–13,5 Ma) y de *A. aequatorianus* (“Mayoense” o Chasiquense, edad estimada en 7,6–10,4 Ma). Los osteodermos de *Anadasypus* sp. nov.? presentan características que se asemejan tanto a *A. hondanus* (i.e., presencia de quilla sagital y figura principal lageniforme en los osteodermos fijos) como a los géneros más derivados *Dasyopus*, *Propraopus* y *Pliodasypus* (i.e., surcos principales del osteodermo móvil llegando al borde posterior); difieren en mucho de los osteodermos de *Cryptophractus*, los cuales presentan diversas peculiaridades (ver abajo). Ese mosaico de características, sumado a la escasez de materiales, imposibilita una más precisa asignación taxonómica.

†*Pliodasypus* Castro, Carlini, Sánchez & Sánchez-Villagra, 2014

**Especie tipo:** *Pliodasypus vergelianus* Castro, Carlini, Sánchez & Sánchez-Villagra, 2014.

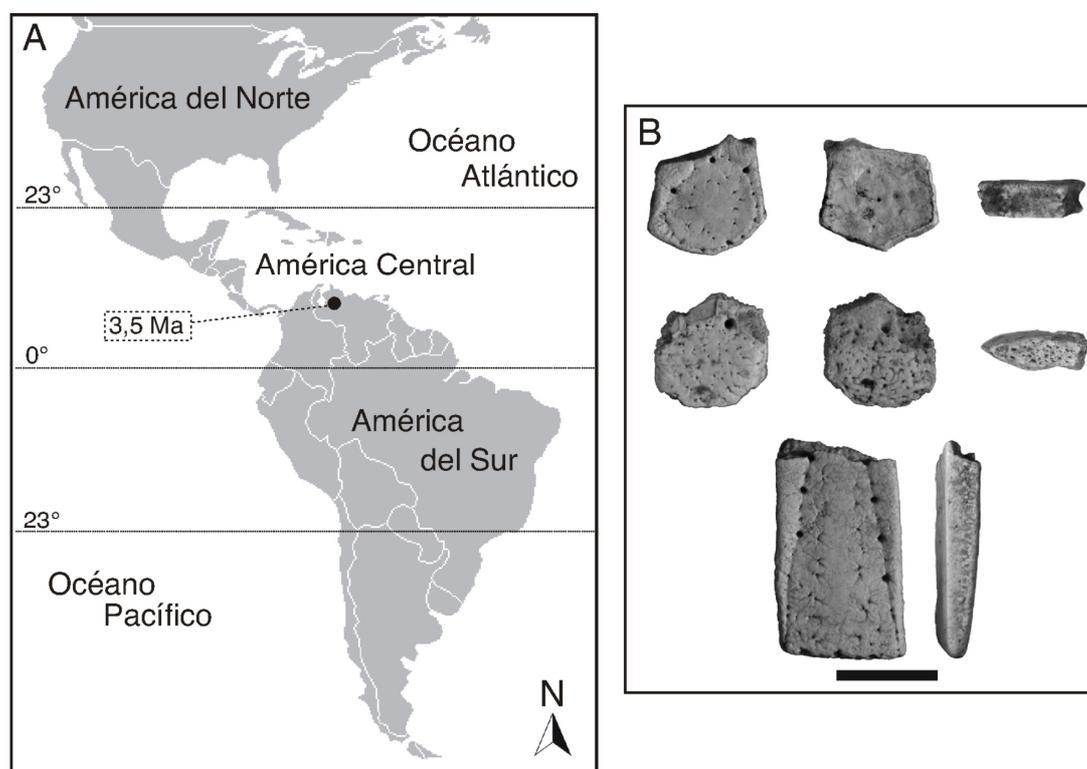
**Especies referidas:** solamente la especie tipo.

**Distribución cronológica y geográfica:** Mb. Vergel, Fm. San Gregorio, Estado Falcón, Plioceno medio de Venezuela (Figura 4A).

**Diagnosis:** los osteodermos de *Pliodasypus vergelianus* presentan la combinación única de los siguientes caracteres en los osteodermos fijos: en relación a los demás Dasypodini, la superficie de la figura principal es más plana y lisa, el surco principal es menos profundo y más externo, los forámenes en el surco principal son menores y los surcos radiales están ausentes (Castro *et al.* 2014) (Figura 4B).

**Comentarios:** Carlini & Zurita (2010) mencionaron la presencia de algunos restos de Dasypodidae en la Fm. San Gregorio, Plioceno de Venezuela, provisionalmente asignados a *Propraopus*. Una posterior revisión de esos materiales reveló su morfología única y basaron la descripción de un nuevo género (Castro *et al.* 2014).

†*Pliodasypus vergelianus* Castro, Carlini, Sánchez & Sánchez-Villagra, 2014



**Figura 4.** *Pliodasypus vergelianus*. **A**, distribución geográfica y edad estimada del depósito, en millones de años; **B**, osteodermo fijo (AMU-CURS 192A, holotipo), osteodermo del borde posterior del escudo pélvico (AMU-CURS 192B) y osteodermo móvil parcial (AMU-CURS 192C). Escala = 10 mm.

**Holotipo:** AMU-CURS 192A, osteodermo fijo completo.

**Paratipos:** AMU-CURS 192B y C, un osteodermo fijo y un osteodermo móvil parcialmente preservado, respectivamente. Serie tipo no asociada. No se conocen otros materiales atribuidos a la especie.

**Localidad Tipo:** Mb. Vergel, Fm. San Gregorio, Estado Falcón, Venezuela (coordenadas aproximadas: 11°17' N y 70°13' O).

**Distribución cronológica y geográfica:** la misma del género por monotipia.

**Diagnosis:** la misma del género por monotipia.

**Comentarios:** los tres especímenes fueron recolectados en el área de Urumaco, Estado Falcón, Venezuela, en sedimentos del Mb. Vergel. Esta unidad estratigráfica alcanza 350 m y corresponde al miembro inferior de la Fm. San Gregorio, abajo del Mb. Cucuiza y arriba del Mb. Algodones de la Fm. Codore (Stainforth 1962; Scheyer *et al.* 2013). Rey (1990) estableció que la delimitación de los

tres miembros de la Fm. San Gregorio solo es posible entre los ríos Urumaco y Codore, a oeste, y la Quebrada El Paují, a este. El ambiente deposicional es interpretado como una planicie aluvial de ríos meándricos, bajo condiciones sub-húmedas (Rey 1990). La posición estratigráfica, la ausencia de elementos holárticos y la fauna presente en esa unidad estratigráfica indican una edad Plioceno medio, de cerca de 3,5 Ma, cronológicamente anterior a la fase principal del GIBA (González de Juana *et al.* 1980; Rey 1997; Zurita *et al.* 2011). A pesar de los restos escasos, *Pl. vergelianus* exhibe una combinación de características que no son encontradas en ningún otro Dasypodini, lo que condujo a su descripción como un nuevo taxón. Eso fue corroborado por el análisis filogenético conducido por Castro *et al.* (2014). Teniendo en cuenta las medidas de los osteodermos preservados (Tablas 3 y 4), se estima que *Pl. vergelianus* tendría talla equivalente a *Propraopus sulcatus* y a *Dasypus bellus*.

#### †*Propraopus* Ameghino, 1881

**Especie tipo:** *Propraopus grandis* Ameghino, 1881.

**Especies referidas:** *Propraopus sulcatus* (Lund, 1842); *Propraopus magnus* (Wolf, 1875) tiene validez dudosa (ver abajo).

**Distribución cronológica y geográfica:** Pleistoceno–Holoceno temprano de Argentina (Ensenadense–Lujanense); Pleistoceno de Brasil, Venezuela, Uruguay, Bolivia y Ecuador (Figura 5A).

**Diagnosis:** escudo pélvico casi dos veces más largo que el escudo escapular; borde lateral del escudo pélvico compuesto por osteodermos acuminados, formando un borde denticulado o aserrado; frecuentemente tres (variando de uno a cinco) forámenes notablemente grandes (pero no siempre) en el surco principal de los osteodermos fijos, forámenes restringidos a la mitad anterior del osteodermo, nunca en la intersección con el surco radial (Castro *et al.* 2013b) (Figura 5B-C).

**Comentarios:** El género *Propraopus* Ameghino, 1881 (i.e., su especie tipo *P. grandis*), fue establecido a base de varios osteodermos del “Pampeano” de Luján, Provincia de Buenos Aires. La breve descripción solamente menciona que los osteodermos de *P. grandis* son similares a los de *Dasypus* en cuanto a forma, pero presentan una talla equivalente a la de *Eutatus* (Eutatini, Euphractinae; Plioceno tardío—Holoceno temprano), difiriendo de este género por presentar superficie lisa (no rugosa o granulosa como la de *Eutatus*). Luego de recolectar más materiales, Ameghino (1886; 1889) expandió la descripción de *Propraopus*, comparándolo a *Dasypus* (entonces referido como *Praopus* o *Tatusia*). Florentino Ameghino no tuvo la oportunidad de comparar esos materiales (los cuales están perdidos según Scillato-Yané 1980; 1982) con *D. punctatus* y *D. sulcatus*, descritos por Lund (1840; 1842, respectivamente) para las cuevas de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. Hoffstetter (1952) ubicó a *Dasypus magnus* Wolf, 1875 (Pleistoceno de Ecuador), *D. punctatus* y *D. sulcatus* en el género *Propraopus*, al cual fueron comúnmente referidas desde entonces. Además, Hoffstetter (1958) incluyó a *D. bellus* (Simpson, 1929) (Pleistoceno de EE.UU.) en *Propraopus*, aunque tal propuesta no fue ampliamente adoptada (e.g., Downing & White 1995). Posteriormente, Hoffstetter (1982) consideró a *Propraopus* como un subgénero de *Dasypus*. Aquí se considera que *Propraopus* es un género monoespecífico (pero ver abajo comentarios acerca de la validez de *P. magnus*; Castro *et al.* 2013b; Castro 2014).

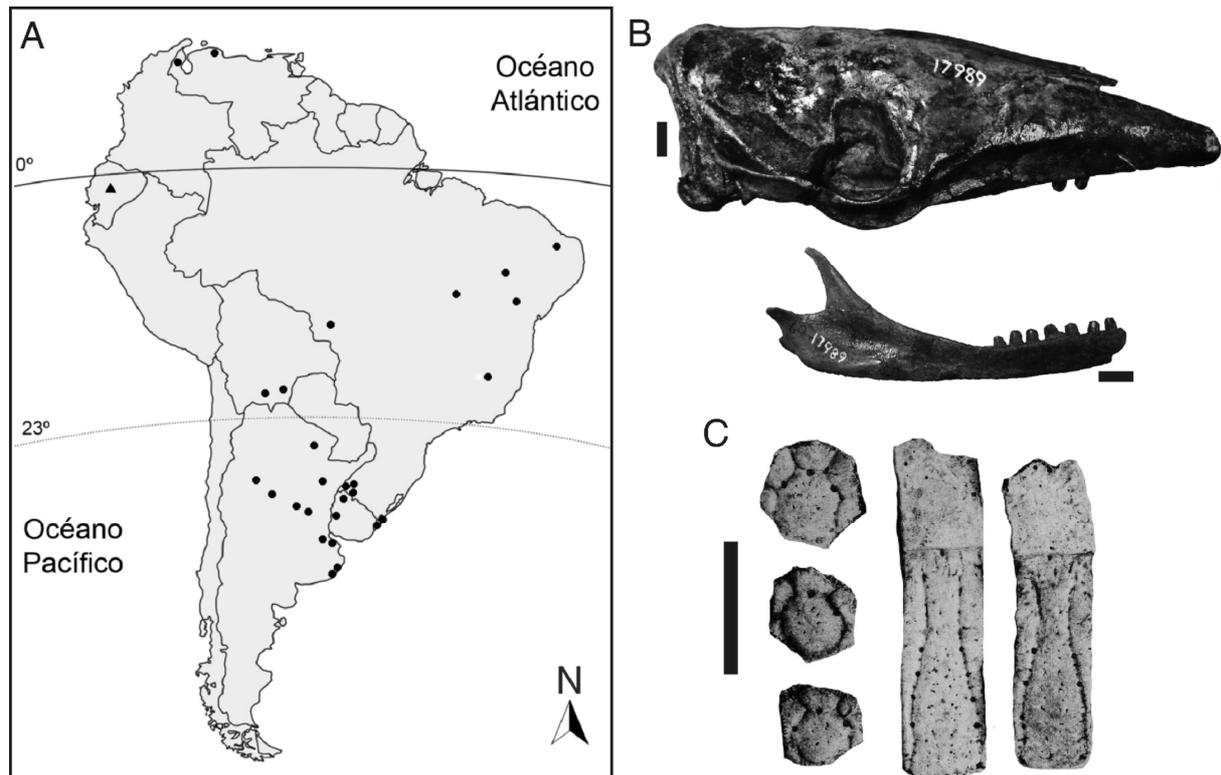
#### †*Propraopus sulcatus* (Lund, 1842)

*Dasypus sulcatus* Lund, 1842

*Propraopus grandis* Ameghino, 1889

*Propraopus discifer* (Gervais, 1878)

*Tatu sulcatus* (Lund, 1842)



**Figura 5.** *Propraopus*. **A**, distribución geográfica de *P. sulcatus* (puntos negros) y *P. magnus* (triángulo negro) en el Pleistoceno y Holoceno temprano de América del Sur; **B**, cráneo y rama mandibular parciales (MACN 17989); **C**, osteodermos fijos y móviles del sintipo (modificados de Winge 1915). Escalas = 10 mm.

**Material tipo:** sintipo compuesto por osteodermos y fragmentos de cráneo y postcráneo, algunos de los cuales fueron figurados por Winge (1915, láminas V.3,4 y VII); lectotipo no designado.

**Localidad Tipo:** cuevas cársticas de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil (coordenadas aproximadas: 19°30' S y 44°00' W).

**Distribución cronológica y geográfica:** Pleistoceno–Holoceno temprano de Argentina (Ensenadense–Lujanense); Pleistoceno de Brasil, Venezuela, Uruguay y Bolivia; se debe sumar el Pleistoceno de Ecuador caso *P. magnus* sea considerada sinónima.

**Diagnosis:** la misma del género, una vez que al momento *P. sulcatus* y *P. magnus* no pueden ser diferenciadas.

**Comentarios:** autores previos (Paula-Couto 1979; Scillato-Yané 1982; Faccin *et al.* 2005) reconocieron dificultades en diferenciar *P. sulcatus*, *P. magnus* y *P. grandis*, y algunos (Hoffstetter 1952; Paula-Couto 1982) sugirieron que las dos últimas serían sinónimo junior de *P. sulcatus*, la cual tiene prioridad nomenclatural. Por otro lado, Oliveira & Pereira (2009) remarcaron diferencias en la morfología de los osteodermos de *P. sulcatus* y *P. grandis*, sosteniendo que ambas especies serían válidas. Rincón *et al.* (2008) reconocieron similitudes entre *P. sulcatus*, *P. punctatus* y *D. bellus* con la especie viviente *D. kappleri*, sugiriendo su inclusión en un género aparte, *Hyperoambon* Peters, 1864, actualmente aceptado como un subgénero de *Dasyopus*. Castro *et al.* (2013a) encontraron a *Propraopus sensu* Hoffstetter (1952, 1958) como un agrupamiento parafilético, una vez que *P. punctatus* resultó insertado en el clado *Dasyopus*; *P. sulcatus* y *P. grandis* formaron un clado, diferenciándose en un único carácter (revisado posteriormente por Castro *et al.* 2013b, ver abajo). El mismo análisis contradujo la proximidad entre *D. kappleri* y *Propraopus*, una vez que ambos se posicionaron en clados distintos. Con respecto a *P. magnus*, Hoffstetter (1952) proveyó una descripción y figuró algunos restos, mencionando incluso que la mayoría del material estaba incluida en la matriz de sedimentos y requería preparación adicional, situación que persiste hasta el presente (J. L. Román Carrión, MEPN, comunicación personal).

Castro *et al.* (2013b) compararon de manera cualitativa y cuantitativa (i.e., largo, ancho y espesor, ornamentación, número y disposición de forámenes) numerosos osteodermos atribuidos a *P. grandis* y *P. sulcatus* provenientes de las distintas áreas de América del Sur que componen su rango de distribución, incluyendo al sintipo de la última. Sus análisis indicaron que las posibles autapomorfias previamente remarcadas por Oliveira & Pereira (2009) son variables entre ambas entidades nominales. Además, no se identificaron discontinuidades morfológicas, espaciales o temporales entre esas morfoespecies (adoptando los criterios propuestos por Simpson 1951), imposibilitando diferenciar ambas claramente. Esto condujo a su sinonimización, siendo *P. sulcatus* el nombre válido por tener prioridad nomenclatural en relación a *P. grandis*.

Los escasos especímenes referidos a *P. magnus* mostraron tamaño y morfología concordantes con *P. sulcatus*, pero Castro *et al.* (2013b) consideraron que el análisis de materiales más completos, debidamente preparados, es esencial para determinar su sinonimia. Las mismas conclusiones taxonómicas son aquí sostenidas.

Considerando la sinonimia con *P. grandis*, *P. sulcatus* se reconoce para: las provincias argentinas de Buenos Aires, Santa Fe, Córdoba, Catamarca, Chaco y Corrientes (Scillato-Yané 1982; Scillato-Yané *et al.* 1995; Zurita *et al.* 2004; Francia *et al.* 2010) y acá se suma la provincia de Entre Ríos; Tarija y Ñuapua en Bolivia (Marshall *et al.* 1984; Marshall & Sempere 1991); Fm. Sopas y Fm. Dolores en Uruguay (Ubilla & Perea 1999); Mene de Inciarte y Cerro Misión en Venezuela (Rincón & White 2007; Rincón *et al.* 2008); estados de Minas Gerais, Bahia, Piauí, Mato Grosso, Rio Grande do Sul y Tocantins en Brasil (Lund 1842; Schimitiz 1990; Faure *et al.* 1999; Cartelle & Hirooka 2005; Pitana & Ribeiro 2007; Oliveira & Pereira 2009; Castro *et al.* 2013b). Además, hay una posible ocurrencia (cf. *Propraopus*) en el Pleistoceno del Río Juruá, Acre (AMNH 55764, Paula-Couto 1983: 46, figura 3); sin embargo, ese espécimen presenta sus dos forámenes en la intersección entre los surcos radiales y el surco principal, el cual es marcadamente poligonal. Tal característica es incompatible con la de *Propraopus*, asemejándose a la morfología encontrada en *Pachyarmatherium* (ver Rincón & White 2007; Porpino *et al.* 2009). Algunas de las localidades en que registran *Propraopus* fueron datadas directamente, revelando edades que varían desde el Pleistoceno medio tardío al Holoceno temprano (Ensenadense a Lujanense; Faure *et al.* 1999; Ubilla & Perea 1999; Cione & Tonni 2005; Pitana & Ribeiro 2007; Castro *et al.* 2013b).

El mapa de distribución presentado en la Figura 5A compila los antedichos registros de *Propraopus*. La amplia distribución del género en el Pleistoceno de América del Sur puede haber sido facilitada por la gran expansión latitudinal de los pastizales durante los periodos glaciales, probablemente formando corredores biogeográficos que se extendían del norte de América del Sur a la actual región Pampeana argentina (Cione *et al.* 2003; Rabassa *et al.* 2005; Ortiz-Jaureguizar & Cladera 2006; Carlini & Zurita 2010).

En cuanto al nombre *Propraopus discifer*, Gervais (1878, p. 1362) creó *Hoplophorus discifer* con base en osteodermos colectados por Ameghino. Ameghino (1883) atribuyó la especie al género *Propraopus*, formando *Propraopus discifer*. El espécimen AMNH 11261, compuesto por un fragmento de escudo pélvico y osteodermos fijos aislados, perteneciente a la colección de E. D. Cope, figura en dicha colección como el tipo de *Propraopus discifer*. Analizando directamente ese material, no quedan dudas de que *P. discifer* se trata de un sinónimo de *P. sulcatus*.

Vale también mencionar la existencia de un osteoderma móvil (MLP 56-VIII-23-1, aunque mencionado como MLP 52-X-3-97 por Scillato-Yané 1980; 1982) referido como *Propraopus chapalmalensis* (Ameghino, 1908), que sería procedente de la Fm. Chapadmalal (Plioceno tardío), en los alrededores de Mar del Plata. Según Scillato-Yané (1980; 1982), sería la única parte que se conservó del holotipo de *Pontotatus chapalmalensis* Ameghino, 1908, equivocadamente sinonimizado a *Zaedyus chapalmalensis* por Rovereto (1914). Scillato-Yané (1982) y Scillato-Yané *et al.* (1995) remarcan que, como parte del tipo fue perdida y su procedencia estratigráfica es muy dudosa, no hay

elementos suficientes para elaborar una diagnosis del taxón y tampoco para sinonimizarlo, tratándose así de un *nomen dubium*.

### *Dasypus* Linnaeus, 1758

**Especie tipo:** *D. novemcinctus* Linnaeus, 1758.

**Especies referidas:** †*D. bellus*, †*D. punctatus*, *D. novemcinctus*, *D. septemcinctus*, *D. hybridus*, *D. kappleri*, *D. sabanicola* y *D. mazzai*.

**Distribución cronológica y geográfica:** Plioceno tardío (Blanquense) a la actualidad en América del Norte y Pleistoceno tardío a la actualidad en América del Sur; distribuciones detalladas para cada especie abajo.

**Diagnosis enmendada:** seis a diez bandas móviles; escudos escapular y pélvico aproximadamente del mismo largo; borde lateral del escudo pélvico con osteodermos alargados y redondeados (no denticulado); forámenes distribuidos por todo el surco principal en los osteodermos fijos, variando entre tres y 16, frecuentemente ubicados en la intersección con los surcos radiales; tres a 18 forámenes en los surcos principales de los osteodermos móviles, que pueden o no estar unidos anteriormente.

**Comentarios:** El nombre del género es derivado del griego *dasypodis* (liebre o conejo) y está basado en la traducción del nombre azteca *Ayotochtli* (por veces escrito incorrectamente como *Azotochtli*, e.g., McBee & Baker 1982), que significaría tortuga-conejo. Este término fue empleado por el conquistador español Francisco Hernández, que también mencionó otros nombres referidos al animal: “*Dasyode Cucurbitino*”, “*Tatou*” y “*Armadillo*” (Hernández 1651: 314). Aparentemente Linnaeus consideró el nombre azteca impasible de latinización y lo pasó a *Dasypus*.

Linnaeus (1758) incluyó a seis especies nominales en *Dasypus*. La especie tipo del género es *Dasypus novemcinctus* por tautonomía lineana, una vez que el término *Dasypus* figura en la lista sinónima de esta especie (Linnaeus 1758; Alexander *et al.* 1998; ICZN 1999, artículo 68.5; Gardner & Hayssen 2004). Así, la designación de *Dasypus septemcinctus* como especie tipo por Wetzel & Mondolfi (1979), también reportada por McBee & Baker (1982), es inválida. Fue Thomas (1911) quien notó que el nombre *Dasypus* se refería originalmente al grupo de especies relacionadas a *D. novemcinctus* y que esta debería ser la especie tipo del género. Tal grupo de especies era hasta ese entonces referido como *Tatu* Blumenbach, 1779, *Tatusia* Lesson, 1827 o *Praopus* Burmeister, 1854, mientras que el nombre *Dasypus* era ampliamente utilizado para referirse a los taxones que, hoy en día, son reconocidos como Euphractinae (e.g., Ameghino 1889; Moreno & Mercerat 1891; Lydekker 1894). La propuesta de Thomas (1911) de cambiar el uso del nombre *Dasypus* de un grupo de armadillos a otro no fue prontamente aceptada por diversos autores, dada la confusión generada por la aplicación de la tautonomía lineana, como bien resaltó Simpson (1945).

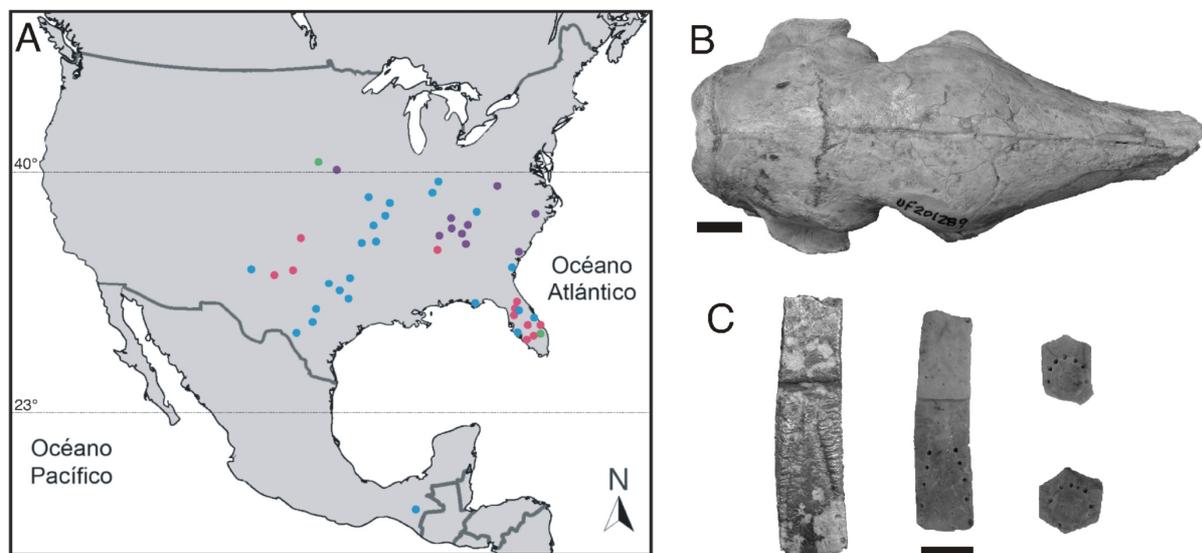
*Dasypus neogaeus* (Ameghino, 1891) podría corresponder al registro más antiguo del género. El material consiste en un único osteoderma móvil (MACN 8882), sub-marginal y rodado, supuestamente proveniente del Mioceno tardío de Paraná, Provincia de Entre Ríos, Argentina (Fm. Ituzaingó, “Mesopotamiense”, Huayqueriense; Scillato-Yané 1982; Scillato-Yané *et al.* 2013). En ese sentido, el tipo de fosilización de dicho osteoderma equivale a los fósiles procedentes del “Conglomerado Osífero”, y difiere de los fósiles cuaternarios de la localidad. Sin embargo, el espécimen muestra características muy derivadas en relación a otros Dasypodini miocénicos (i.e., *Anadasypus hondanus* y *A. aequatorianus*), de manera que Castro (2014) interpreta que proviene de los depósitos superiores del perfil estratigráfico, probablemente los de edad pleistocénica.

Aunque Scillato-Yané (1982) y Cione & Tonni (1995, 2005) mencionaron los registros más antiguos de *Dasypus* para el Ensenadense, su presencia no pudo ser confirmada por Soibelzon *et al.* (2010) y tampoco por Castro (2014), de modo que aparentemente todos los fósiles de *Dasypus*

conocidos para América del Sur corresponderían al Lujanense. El estudio zooarqueológico conducido por Soibelzon *et al.* (2012) ha identificado *Dasypus* sp. (probablemente correspondiendo a *D. hybridus* o *D. mazzai*) en depósitos del Holoceno tardío en las Sierras de la Provincia de Córdoba.

En la actualidad, *Dasypus* es el xenartro más diverso (Wilson & Reeder, 2005) y el más ampliamente distribuido, ocupando aproximadamente de 40° N a 40° S en el continente americano, en hábitats variados (Wetzel 1985; Aguiar & da Fonseca 2008). Para las especies vivientes, Wetzel & Mondolfi (1979) y Kraft (1995) reconocieron los subgéneros *Cryptophractus* (solamente para *D. pilosus*), *Hyperoambon* (solamente para *D. kappleri*) y *Dasypus* (para las demás especies). Sin embargo, Castro *et al.* (2015) elevó *Cryptophractus* a género, revalidando la propuesta original de Fitzinger (1856) para la primera especie.

†*Dasypus bellus* (Simpson, 1929)



**Figura 6.** *Dasypus bellus*. **A**, distribución geográfica en el Blancanense (puntos verdes), Irvingtoniense (puntos rosas), Rancholabrense (puntos azules) y Pleistoceno (puntos violetas) de América del Norte; **B**, cráneo parcial (FLMNH 201289); **C**, osteodermos móviles y fijos (AMNH 23542, holotipo, a la izquierda y FLMNH 224700). Escalas = 10 mm.

**Holotipo:** AMNH 23542, un osteodermo móvil (Simpson 1929) (Figura 6C).

**Paratipos:** AMNH 23543–23546 (Simpson 1929), numerosos osteodermos fijos, móviles y caudales.

**Localidad Tipo:** Seminole Fields, Florida, EE.UU.

**Distribución cronológica y geográfica:** Plioceno tardío–Pleistoceno tardío (Blancanense–Rancholabrense) del sureste y centro de Estados Unidos y Pleistoceno de México (Klippel & Parmalee 1984; Voorhies 1987; Carbot-Chanona 2010) (Figura 6A).

**Diagnos enmendada:** la especie presenta la combinación única de las siguientes características: tres a nueve (generalmente cuatro) forámenes en el surco principal de los osteodermos fijos, estando pocos o ninguno en su mitad posterior y raramente ubicados en la intersección con los surcos radiales; surcos principales separados anteriormente en los osteodermos móviles, con cinco a 18 (generalmente diez) forámenes en estos surcos, y uno a cuatro (generalmente dos) forámenes en el borde posterior; gran tamaño, solamente comparable a *D. punctatus* entre las especies del género (Figura B–C).

**Comentarios:** la especie fue descrita por Simpson (1929: 579) con base en material fragmentario colectado en el Pleistoceno de Florida, EE.UU. Entre las características diagnósticas propuestas está el tamaño, que sería cerca de dos veces más grande que el de *D. novemcinctus* y equivalente al de *P. sulcatus*. Además, Simpson (1929) ha relatado que los osteodermos de *D. bellus*

presentan menos forámenes que *D. punctatus* y más que *P. sulcatus* (ambas características aquí corroboradas) e infirió gran proximidad entre la forma norteamericana y los Dasypodini pleistocénicos sudamericanos. Más tarde, con abundantes materiales disponibles, Holmes y Simpson (1931) expandieron la descripción de la especie, detallando la morfología de osteodermos de distintas porciones de la coraza e infiriendo la disposición de las escamas corneas. Auffenberg (1957) describió un espécimen muy bien preservado (FLMNH 2478) procedente de Mefford Cave, en Florida, compuesto por coraza, elementos postcraneos, dientes y partes de la mandíbula. Se pudo determinar que se trataba de una hembra pues portaba elementos óseos de embriones en el interior de la coraza.

Schubert & Graham (2000) argumentaron que la diagnosis de *D. bellus* carece de un criterio morfológico claro y reconocieron dificultades en diferenciar la especie de *D. novemcinctus*. Letts & Shapiro (2010, 2012) concluyeron que *D. bellus* y *D. novemcinctus* son próximamente relacionados a base de ADN extraído del ejemplar arriba mencionado (FLMNH 2478), cuya edad fue estimada entre 10 y 12 ka. Sin embargo, Castro (2014) menciona la presencia de elementos óseos (osteodermos y ectotimpánico) seguramente pertenecientes a *D. novemcinctus* actuales mezclados a los materiales de FLMNH 2478. Por este motivo es probable que las muestras de ADN analizadas por Letts & Shapiro (2010, 2012) hayan estado contaminadas con restos de *D. novemcinctus*. Esta situación fue notificada a uno de los autores (B. Shapiro) en el 2012. Sin embargo, Shapiro *et al.* (2015) sostienen que FLMNH 2478 en verdad corresponde a un ejemplar de *D. novemcinctus* de gran talla (ca. 1,2 m de largo), erróneamente identificado como *D. bellus*. Esta conclusión se basó en un análisis filogenético que indicó que el ADN mitocondrial extraído de FLMNH 2478 se asemeja más al ADN mitocondrial de *D. novemcinctus* que al de un ejemplar de *D. bellus* procedente de Missouri. Así, Shapiro *et al.* (2015) concluyen que *D. novemcinctus* está en Estados Unidos desde hace 10 ka, lo que es significativamente anterior a lo ampliamente aceptado (i.e., que el ingreso de la especie al territorio estadounidense se dio durante el siglo XIX, aunque existe un registro dudoso de 3 ka; Schubert & Graham 2000). Por la probable contaminación mencionada, las conclusiones de Shapiro *et al.* (2015) no son corroboradas.

Excepto por el dudoso registro de *D. neogaeus* (Mioceno tardío de Argentina, Huayqueriense; ver arriba), el registro más antiguo del género es *D. bellus*, conocido desde el límite Plioceno-Pleistoceno al Pleistoceno tardío (Blanquense a Ranholabrense) del sureste y centro de Estados Unidos, llegando a 42° N (Klippel & Parmalee 1984; Voorhies 1987), y Pleistoceno de México (Carbot-Chanona 2010). *Dasypus bellus* es uno de los xenartros que habría estado involucrado en el GIBA (Morgan 2005; Woodburne 2010), habiendo ingresado rápidamente a América del Norte y dispersado hasta Estados Unidos durante el Blanquense. Los sitios más antiguos adecuadamente datados que contienen a *D. bellus* son de 2,2–2,6 Ma atrás, ubicados tanto en Florida como en Nebraska, mientras que los últimos registros son de cerca de 8 ka, sumando más de 50 localidades en Estados Unidos (Robertson 1976; Voorhies 1987; Morgan 2005; Webb 2006).

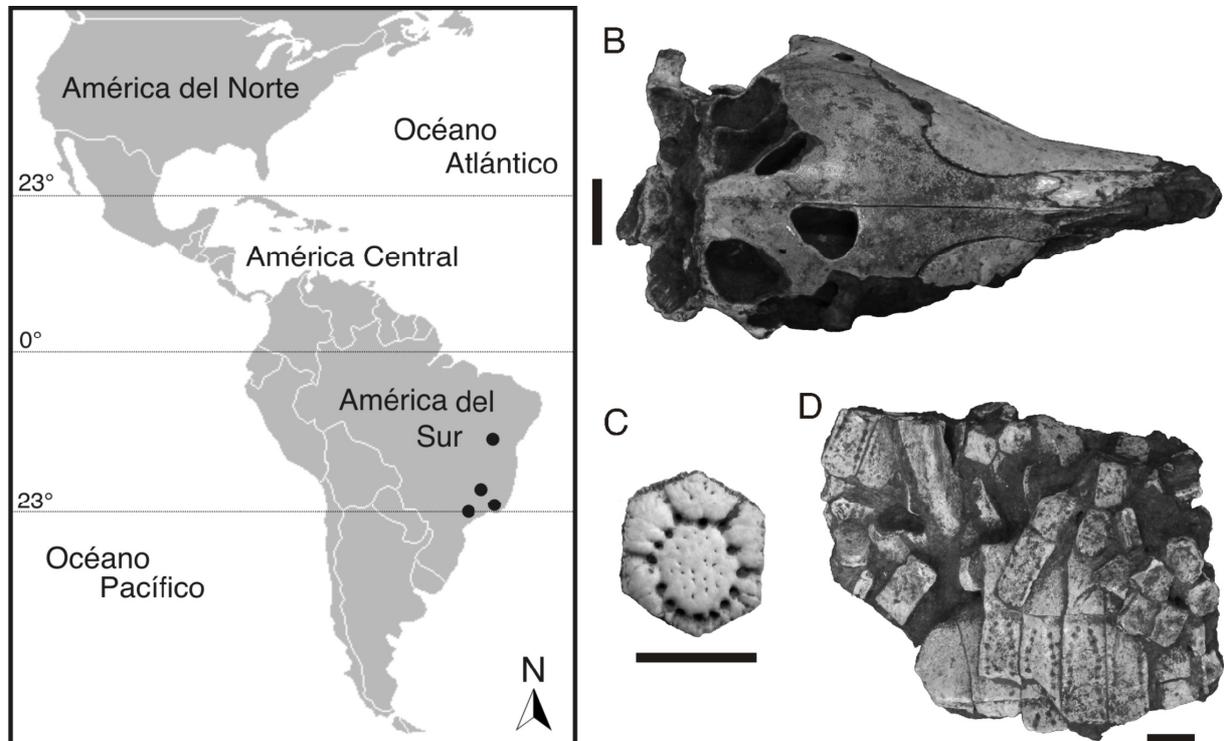
A pesar de que la morfología externa de sus osteodermos haya permanecido similar, la especie ha aumentado en tamaño a través del tiempo, aunque no de manera tan pronunciada como otros Xenarthra, e.g. *Holmesina* (Downing & White 1995; McDonald 2005; Morgan 2005). El espécimen relativamente completo mencionado arriba (FLMNH 2478) sugiere un largo total de 1,2 m, pudiendo llegar a 1,5 m (Auffenberg 1957). Se corrobora que tantos los huesos largos como los osteodermos de *D. bellus* del Ranholabrense son considerablemente más grandes que aquellos del Blanquense. McNab (1980) demostró que armadillos con mayor masa corporal tienen un tiempo de supervivencia más largo durante periodos fríos, factor que puede haber facilitado la ocupación de *D. bellus* en América del Norte.

Otros elementos postcraneos aislados y/o fragmentarios procedentes de Florida, EE.UU, posiblemente pertenezcan a *D. bellus*, pero no fueron atribuidos a esta especie debido a la presencia de otros dos cingulados (*Holmesina* y *Pachyarmatherium*) en los mismos depósitos.

†*Dasyopus punctatus* Lund, 1840

*Propraopus punctatus* (Lund, 1840)

**Lectotipo:** ZMK 1/1845: 13767, un osteodermo móvil (designado por Castro *et al.* 2013a) (Figura 7C).



**Figura 7.** *Dasyopus punctatus*. **A**, distribución geográfica en el Pleistoceno tardío–Holoceno temprano; **B**, cráneo parcial (MN 552-V); **C**, osteodermo fijo (ZMK 1/1845:13767, lectotipo) y bandas móviles (MN 552-V). Escalas = 10 mm.

**Paralectotipos:** demás sintipos de Lund (1840), parcialmente figurados por Winge (1915, láminas V.1, 2 y VI).

**Localidad Tipo:** Lapa dos Tatus, depósitos cársticos de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil (coordenadas aproximadas: 19°31'35" S y 44°00'20" W).

**Distribución cronológica y geográfica:** Pleistoceno tardío–Holoceno temprano del sureste de Brasil (Castro *et al.* 2013a), y estado de Bahia, noreste de Brasil (Castro 2014) (Figura 7A).

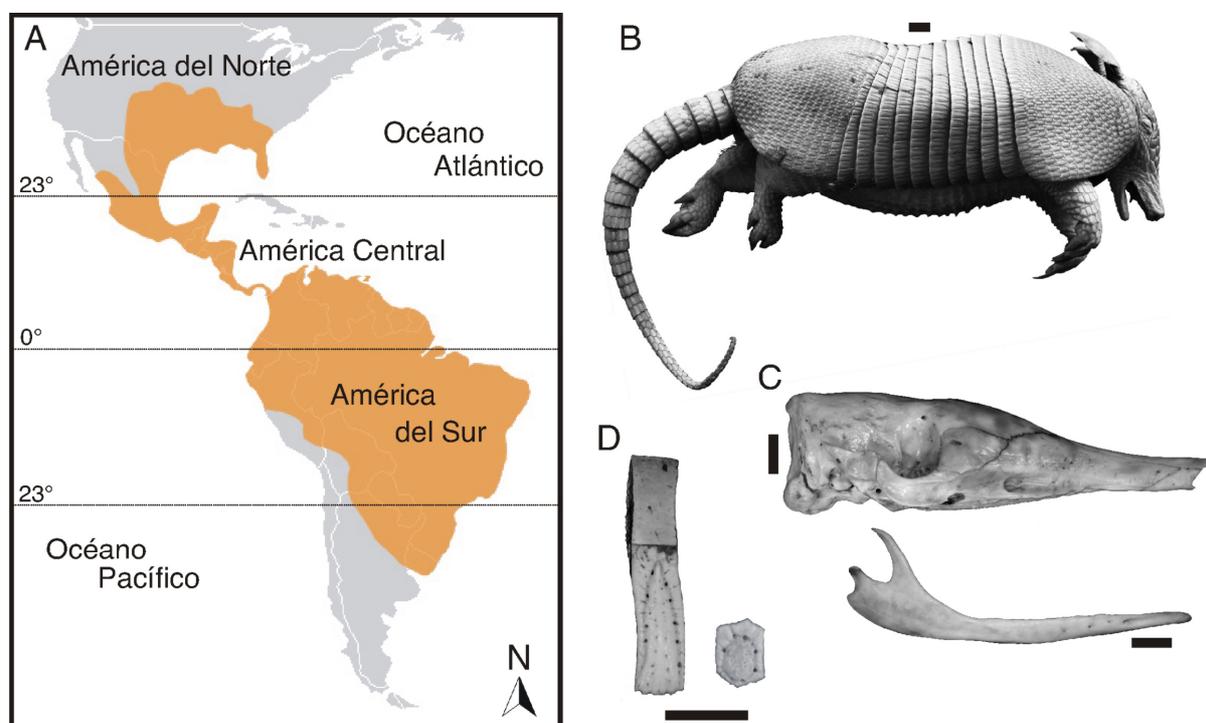
**Diagnosis:** presenta una combinación única de los siguientes caracteres de la coraza: mayoría de los osteodermos fijos con diez forámenes en el surco principal (variando de seis a 16), mayoría de los osteodermos móviles con 12 forámenes en el surco principal (variando de nueve a 18); y mayoría de los osteodermos móviles con cinco forámenes pilíferos en el borde posterior (variando de cuatro a siete), características que indican que sus osteodermos tienen un número mayor de forámenes que otros *Dasyopus*, tratándose posiblemente de una autapomorfía del taxón (Castro *et al.* 2013a) (Figura 7B–D).

**Comentarios:** Peter Wilhelm Lund nombró dos especies fósiles de *Dasyopus* (*Dasyopus punctatus* Lund, 1840 y *D. sulcatus* Lund, 1842) provenientes de las cuevas cársticas de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. Posteriormente, Winge (1915) las figuró y describió en mayor detalle, relatando que, más allá de diferencias en tamaño y proporciones entre partes correspondientes, ambas especies difieren de *D. novemcinctus* en caracteres de los osteodermos. Hoffstetter (1952) ubicó a *D. punctatus* en el género *Propraopus*. Castro *et al.* (2013a) redescubren el más completo espécimen conocido de *D. punctatus* (MNRJ 552-V), que cuenta con fragmentos de coraza, cráneo parcial y diversos elementos

postcraneanos. El análisis filogenético realizado por ellos agrupó el taxón con las especies actuales de *Dasypus* (y no con *Propraopus*), de modo que concluyeron que la atribución genérica original era más adecuada. Al igual que Rincón *et al.* (2008), Castro *et al.* (2013a) reconocieron similitudes entre *D. punctatus* y *D. kappleri* en cuanto a la morfología del paladar óseo. Aparte de este ejemplar y de los materiales tipo, depositados en la Colección Lund del ZMK, la especie era conocida solamente por dos especímenes más (MCN 009, de Pedro Leopoldo, Minas Gerais y MCN 014, de Cantagalo, Rio de Janeiro), todos provenientes del sureste de Brasil (Paula-Couto 1973; 1980; 1982; Castro *et al.* 2013a). Castro (2014) dio a conocer nuevos materiales de la especie colectados de Poço Azul, Chapada Diamantina, Nova Redenção, Bahia, Brasil. Juntamente con *D. novemcinctus*, *D. punctatus* corresponde al registro inequívoco más antiguo del género *Dasypus* en América del Sur, presentes en depósitos del Pleistoceno tardío, Lujanense (Scillato-Yané 1982; Cartelle *et al.* 2008; Castro *et al.* 2013a).

*Dasypus novemcinctus* Linnaeus, 1758

*Tatusia novemcincta fossilis* Ameghino, 1889



**Figura 8.** *Dasypus novemcinctus*. **A**, distribución geográfica actual; **B**, ejemplar en vía húmeda (NMR 532077, tipo); **C**, cráneo (MCN 2788) y rama mandibular derecha (MCN 986); **D**, osteodermo móvil y fijo (MCN 2836). Escalas = 10 mm.

**Material tipo:** NRM 532077, ejemplar en vía húmeda (Figura 8B).

**Localidad Tipo:** Pernambuco, Brasil (restringido de “*America meridionali*” de Linnaeus 1758 por Cabrera 1958).

**Distribución cronológica y geográfica:** Fósiles para al Pleistoceno tardío (Lujanense) de Argentina, Bolivia, Uruguay y Brasil (pero ver comentarios abajo; Ameghino 1889; Hoffstetter 1968; Scillato-Yané 1980; Paula-Couto 1983; Marshall *et al.* 1984; Vizcaíno *et al.* 1995). En la actualidad, la especie se distribuye en América del Sur desde ca. 35° S, América Central (incluyendo las islas Grenada, Margarita, Antillas y Trinidad y Tobago) y América del Norte, hasta ca. 40° N en EE.UU. (McBee y Baker 1982; Wetzell *et al.* 2007; Aguiar y da Fonseca 2008; Loughry *et al.* 2014) (Figura 8A).

**Diagnos enmendada:** la especie presenta la combinación única de las siguientes características: LMC entre 78,7 y 110,9 mm en los adultos; siete a diez bandas móviles; dos a nueve (generalmente cuatro) forámenes en el surco principal de los osteodermos fijos, distribuidos por todo el surco, presentes o ausentes en la intersección con los surcos radiales; surcos principales unidos anteriormente en la mayoría (80%) de los osteodermos móviles, con seis a 13 (generalmente diez) forámenes en estos surcos, y uno a cuatro (generalmente cuatro) forámenes en el borde posterior (Figura 8B–D).

**Comentarios:** Linnaeus (1758) erigió *D. novemcinctus* a base de publicaciones previas, incluyendo a Hernández (1651) y Linnaeus (1754). Thomas (1911) reportó la existencia en el Museo Sueco de Historia Natural, en Estocolmo, de un ejemplar de *D. novemcinctus* que era originalmente parte de la colección del Príncipe Coronado Adolf Fredrik, y que habría sido estudiado por Linnaeus. Según Alexander *et al.* (1998), tal ejemplar (NRM 532077) fue autenticado como el tipo de la especie por el Dr. Sven Kullander, curador de la Colección de Zoología de Vertebrados de dicho museo. Tal información fue confirmada por la Dra. Daniela Kalthoff, actual curadora de la colección de mamíferos del NRM. Fotos del espécimen (Figura 8B), conservado en vía húmeda, confirman que se trata de *D. novemcinctus*.

Entre las nuevas combinaciones para los Dasypodidae del Pleistoceno tardío y Holoceno temprano, Ameghino (1889) estableció “*Tatusia novemcincta fossilis*” (= *Dasypus novemcinctus*) basado en la mención por parte de Lydekker de placas colectadas por A. Bravard en Argentina. Scillato-Yané (1982) los refiere como *Dasypus* aff. *novemcinctus*, pero aclara que no ha podido encontrar ningún fósil perteneciente a la especie en Argentina. Vizcaíno *et al.* (1995) también refieren como *Dasypus* aff. *novemcinctus* el cráneo parcial proveniente de la Fm. Sopas, Pleistoceno tardío (Lujanense) de Uruguay, y resaltan la incertidumbre del registro de la especie en Argentina. Hoffstetter (1968) citó a *Dasypus* cf. *novemcinctus* para el Pleistoceno tardío de Bolivia, pero Marshall *et al.* (1984) indicaron la posibilidad de que se traten de sedimentos holocénicos.

Para Brasil, diversos especímenes colectados en el Río Juruá, Acre, fueron determinados por Paula-Couto (1983) como *Dasypus* cf. *D. novemcinctus* y tuvieron edades inferidas como “Pleistoceno”, “Pleistoceno tardío” y “probablemente reciente”. De esos materiales, solamente AMNH 55771 (colectado en la barranca derecha del Río Juruá, entre Marechal Thaumaturgo y São João, Acre), cuya edad fue determinada por Paula-Couto (1983) como “probablemente reciente”, fue analizado directamente. Se identifica dicho osteodermo como un elemento semimóvil del escudo escapular. Exhibe un surco en “U” con ocho forámenes, además de otros tres en el borde posterior. Esta morfología es compatible con la de *Dasypus* y más derivada que la de *Anadasypus*, reconocido para el Mioceno de la misma zona. Así, se acepta la determinación de Paula-Couto (1983), pero se atribuye su edad al Lujanense (ver Latrubesse & Rancy 1998). Aún para Brasil, osteodermos aislados procedentes de Poço Azul, Bahia, fueron identificados como *D. novemcinctus* (Castro 2014); este material sería procedente del Pleistoceno tardío (Lujanense; Cartelle *et al.* 2008), pero no se puede descartar una edad holocénica, debido a una posible mezcla temporal, característica de ambientes deposicionales de cuevas.

En la actualidad, la distribución de *D. novemcinctus* (Figura 8A) en América del Sur se extiende desde su extremo norte hasta Uruguay y Argentina, incluso a oeste de los Andes entre Colombia y el norte de Perú (Wetzel *et al.* 2007, Aguiar & da Fonseca 2008). Sin embargo, a base de un ejemplar hallado vivo en Guisasaola, de un ejemplar muerto colectado en San Isidro, y de citas bibliográficas que mencionan la presencia de la especie en Chasicó y Punta Lara, Provincia de Buenos Aires, Zamorano & Scillato-Yané (2008) infirieron una expansión austral actual, aunque no descartaron su llegada por vías antrópicas. Abba & Vizcaíno (2011) revisaron los registros de *D. novemcinctus* en esta provincia y concluyeron que, a pesar de reportes para otras zonas, su presencia está confirmada solamente para la zona del Delta. Acerca de los registros insulares de América Central (Grenada, Margarita, Antillas y Trinidad y Tobago), debido a la incertidumbre en cuanto a registros de *D. novemcinctus* en el

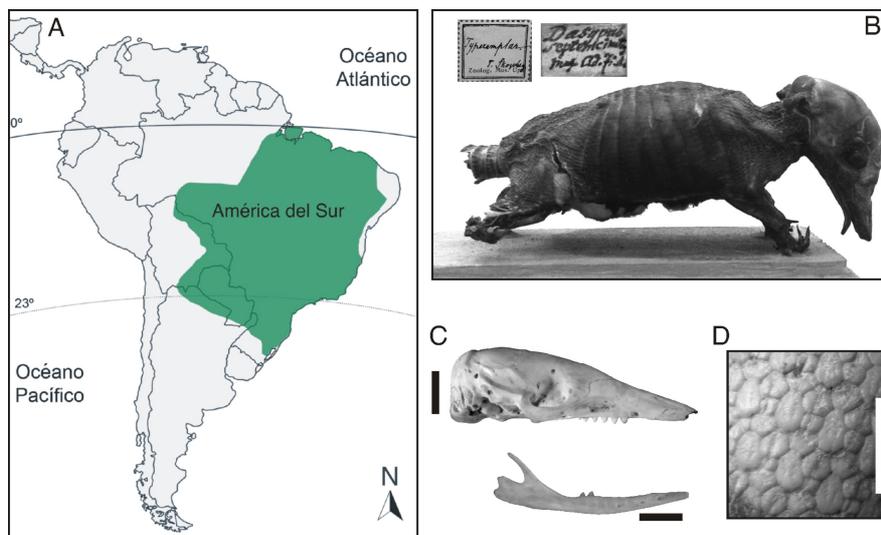
Pleistoceno, época en que estas islas podrían conectarse al continente, no se puede descartar la posibilidad de que se trate de una introducción antrópica en tiempos históricos.

En América del Norte, el primer registro de *D. novemcinctus* es en tiempos recientes (ca. 3 ka, pero Schubert & Graham 2000 argumentaron que tal edad es cuestionable) y su distribución actual es prácticamente coincidente con aquella de *D. bellus* (Klippel & Parmalle 1984; Taulman & Robbins 1996). Registros históricos indican que el animal llegaba hasta el sur de Texas en el siglo XIX y desde ahí se ha documentado una rápida expansión hacia el norte de Estados Unidos, actualmente ocupando el sur y sureste de ese país (Talmage & Buchanan 1954; Robertson 1976; McBee & Baker 1982; Klippel & Parmalle 1984; Wetzel 1985; Taulman & Robbins 1996; Layne 2003; Aguiar & da Fonseca 2008; Jasinski & Wallace 2014). Aparentemente, su distribución está limitada tanto por la temperatura mínima y duración del periodo frío como por la cantidad de precipitación; en el caso del límite norte de su rango geográfico, la ocupación fue probablemente posibilitada por la habilidad de construir madrigueras que lo aíslan térmicamente del exterior (Talmage & Buchanan 1954; McNab 1980; Klippel & Parmalle 1984; Schubert & Graham 2000; Layne 2003).

Cabrera (1958) restringió la localidad tipo a Pernambuco, Brasil, por ser el principal origen de animales brasileños enviados para estudios en Europa durante los siglos XVI a XVIII y por ser donde la especie fue observada por Marcgrave (1648: 231), autor citado por Linnaeus (1758: 51). Wetzel *et al.* (2007) reconocieron como válidas cuatro subespecies sudamericanas: *Dasybus novemcinctus fenestratus* (que ocupa la zona este de Colombia, norte y oeste de Venezuela, hasta Honduras), *D. n. mexiana* (endémica del delta del Río Amazonas, Pará, Brasil), *D. n. aequatorialis* (presente al oeste de los Andes, de Colombia al norte de Perú) y *D. n. novemcinctus* (presente en las demás localidades), mientras que Cabrera (1958) no consideró la primera como válida. Por las razones expresas anteriormente, la validez de taxones subespecíficos no es evaluada.

A lo largo de su amplia distribución latitudinal, *D. novemcinctus* ocupa hábitats muy variados, como praderas, selvas tropicales, bosques subtropicales, sabanas, palmares y matorrales; posee una dieta generalista, con preferencia por insectos (Talmage & Buchanan 1954; Scillato-Yané 1982; Wetzel *et al.* 2007). McBee & Baker (1982) y Layne (2003) recopilaron datos acerca de la especie, incluyendo datos anatómicos, fisiológicos, ecológicos, reproductivos, ontogenéticos, comportamentales y genéticos.

### *Dasybus septemcinctus* Linnaeus, 1758



**Figura 9.** *Dasybus septemcinctus*. **A**, distribución geográfica actual; **B**, piel montada de un juvenil y fichas de identificación (UPSZTY 24, tipo); **C**, cráneo (MCN 2788) y rama mandibular derecha (MZUSP 19984); **D**, detalle de los osteodermos fijos (MNRJ 59336). Escalas = 10 mm.

**Material tipo:** UPSZTY 24, piel de juvenil montada (ver comentarios abajo) (Figura 9B).

**Localidad Tipo:** Pernambuco, Brasil (restringida por Cabrera 1958); localidad de Lagoa Grande (restringida por Feijó & Langguth 2013).

**Distribución cronológica y geográfica:** no se conocen fósiles de esta especie; en la actualidad, se distribuye desde el delta del Río Amazonas, pasando por la región central de Brasil, hasta el sur de ese país, llegando a oeste al Chaco de Bolivia, Paraguay y norte de Argentina (Wetzel 1985; Wetzel *et al.* 2007; Anacleto *et al.* 2014a). (Figura 9A)

**Diagnosis enmendada:** la especie presenta la combinación única de las siguientes características: LMC entre 55,4 y 74,5 mm en los adultos; seis a siete bandas móviles; dos a nueve (generalmente cuatro) forámenes en el surco principal de los osteodermos fijos, pocos o ninguno ubicados en su mitad posterior, presentes o ausentes en la intersección con los surcos radiales; surcos principales de los osteodermos móviles separados anteriormente, con tres a nueve forámenes (generalmente siete) y uno a cuatro (generalmente tres) forámenes en el borde posterior (Figura 9B–D).

**Comentarios:** En la descripción de *D. septemcinctus*, Linnaeus (1758: 51) hace referencia al trabajo de Balk (1749) en la *Amoenitates Academicae*, el cual describe a *Erinaceus lorricatus* con base en un neonato. El material analizado por Balk (1749), que corresponde al tipo de *D. septemcinctus*, fue considerado perdido (Löhnberg 1928), pero la descripción no deja dudas en cuanto a su identidad taxonómica (Hamlett 1939). Feijó & Langguth (2013) figuraron al tipo de *D. septemcinctus*, depositado en el Museo de la Evolución, Universidad de Uppsala, Suecia. Es muy probable que este sea el mismo espécimen que Wetzel & Mondolfi (1979: 53) anteriormente determinaron como holotipo de *D. septemcinctus* (“No. 4 Mus. Adolpho Fred., Linné Coll. No. 24, Zool. Inst., Upsalla Univ.”), dado que su descripción (especimen pobremente preservado, seco, con siete bandas móviles) coincide con el material figurado por Feijó & Langguth (2013). Actualmente, dicho ejemplar tiene el número UPSZTY 24, como fue informado por la curadora, Dra. Erica Mejlom, quien gentilmente cedió fotos del ejemplar (Figura 9B).

En cuanto a la localidad tipo, Hamlett (1939) sugirió Pernambuco como probable punto de origen, una vez que la mayoría de los armadillos presentes en colecciones europeas en la época de Linnaeus vinieron de las posesiones holandesas en la costa brasileña, y que en tal región trabajó G. Marcgrave en el siglo XVII. Tal sugerencia fue tomada por Cabrera (1958), que fijó Pernambuco como la localidad tipo, lo que fue también aceptado por Wetzel & Mondolfi (1979). Feijó & Langguth (2013) la restringieron aún más, a solamente la localidad de Lagoa Grande, donde afirman haber evidencias recientes de la presencia de la especie.

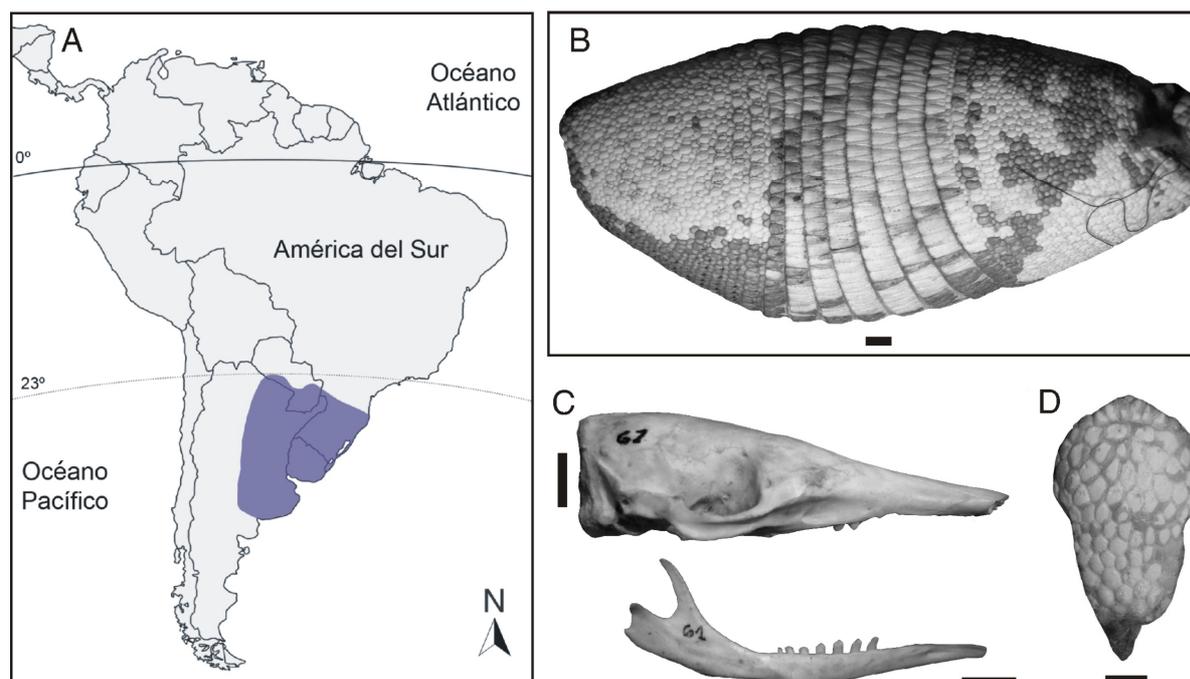
Gray (1874) presentó el esqueleto de un espécimen adulto y revisó la literatura existente hasta ese momento; optó por atribuir la especie a un nuevo género (*Muletia*), caracterizado por su cola más corta, deprimida en la base, el menor número de vértebras y anillos caudales, y orejas menores, propuesta que no tuvo amplia aceptación.

Hamlett (1939) caracterizó a *D. septemcinctus* y reafirmó la distinción entre esta especie y *D. hybridus*. Las características diagnósticas allí enumeradas fueron el número de bandas (seis o siete totalmente móviles), las orejas y cola proporcionalmente más largas (en discrepancia con Gray 1874 y Wetzel & Mondolfi 1979) y la fórmula dental 6/8. Aunque su dieta y ecología sean consideradas semejantes a las de *D. novemcinctus*, *D. septemcinctus* habita ambientes más abiertos, como sabanas, pastizales y ocasionalmente selvas de galería (Hamlett, 1939; Wetzel & Mondolfi 1979).

### *Dasypus hybridus* (Desmarest, 1804)

*Praopus hybridus*: Gervais & Ameghino 1880

*Tatusia hybrida fossilis*: Ameghino 1889



**Figura 10.** *Dasyurus hybridus*. **A**, distribución geográfica actual; **B**, coraza dorsal (MLP 3-X-96-1); **C**, cráneo y rama mandibular derecha (MLP 1-I-03-65); **D**, casquete cefálico (AAC 7). Escalas = 10 mm.

**Material tipo:** literario (ver comentarios abajo).

**Localidad Tipo:** San Ignacio, Misiones, Paraguay (restringida por Cabrera 1958).

**Distribución cronológica y geográfica:** Posible presencia en el Pleistoceno tardío (Lujanense) de la Provincia de Buenos Aires (Gervais & Ameghino 1880; Ameghino 1889) y en el Holoceno tardío de la Provincia de Córdoba (Soilbelzon *et al.* 2012); en la actualidad, se distribuye en el sur de Paraguay, extremo sur de Brasil, Uruguay y porción central y noreste de Argentina (Abba & González 2014) (Figura 10A).

**Diagnosis enmendada:** la especie presenta la combinación única de las siguientes características: LMC entre 66,3 y 75,5 mm en los adultos; seis a ocho bandas móviles; cuatro a nueve (generalmente seis) forámenes en el surco principal de los osteodermos fijos, ubicados en todo el surco, estando por lo menos uno en la intersección con los surcos radiales; surcos principales de los osteodermos móviles raramente unidos anteriormente, con cinco a 12 forámenes (generalmente siete) en estos surcos, y uno a cuatro (generalmente dos) forámenes en el borde posterior (Figura 10B–D).

**Comentarios:** En su descripción del “Tatou Sixieme” o “Tatou Mulet”, Azara (1801: 186–191) mencionó el origen del nombre “mulita”, empleado tanto por los guaraníes como por los españoles del Río de La Plata, que hace alusión a sus orejas grandes y paralelas. Además, describió su tamaño, número de bandas (seis o siete en los adultos y cinco en los embriones que observó), comportamiento y características de reproducción, entre otras, remarcando las diferencias en relación al “Tatou noir” (= *Dasyurus novemcinctus*). En cuanto a la distribución, remarcó su presencia en lugares llenos de esparto (gramínea, probablemente del género *Stipa*), incluyendo los campos entre las Misiones y Ñeembucú (Paraguay), aunque se extendiera hacia el Sur, por los Pampas de Buenos Aires (Azara 1801: 188). Desmarest (1803: 432) consideró que, a pesar de haber sido confundido por Buffon (1763: 215) con el “tatueté” o “cachicame” (= *D. novemcinctus*), el “tatou mulet” debería ser considerado como una especie nueva, siendo muy común en el Río de La Plata y en la provincia de Misiones, cerca de ríos y zonas abiertas. Por fin, Desmarest (1804: 28) definió la especie *Loricatus hybridus* con base en la descripción del “tatou mulet de d’Azara” (Azara 1801). No se pudo identificar cualquier ejemplar de la especie que haya sido directamente estudiado por Desmarest (C. Callou, Muséum National

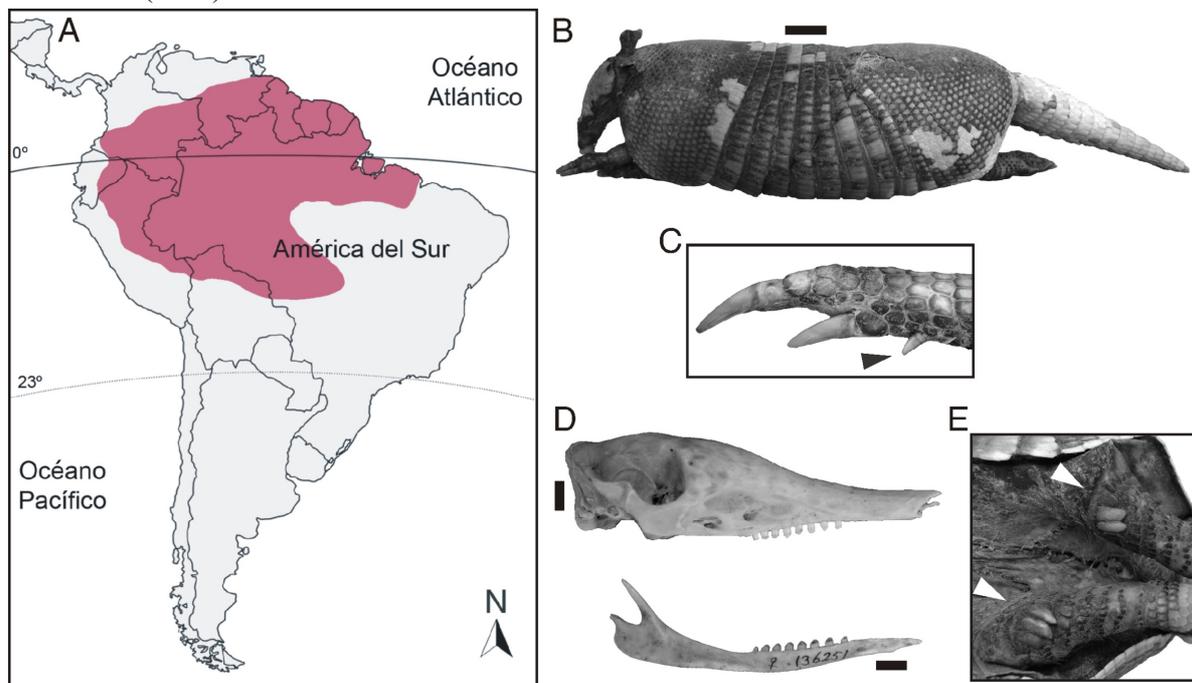
d'Histoire Naturelle, comunicación personal), por eso se considera que el material tipo de la especie es literario. Como Desmarest (1804) nombró la especie con base en una descripción bibliográfica, sin aparentemente haber tenido contacto directo con un ejemplar, la determinación de un material tipo para la especie queda pendiente. La localidad tipo no fue designada por Desmarest (1804), pero Cabrera (1958) la restringió a San Ignacio, Departamento de Misiones, Paraguay, por estar aproximadamente en el límite norte del área indicada por Azara (1801).

*Dasyopus hybridus* fue confundido y considerado sinónimo de *D. septemcinctus* por diversos autores entre fines del siglo XIX e inicio del siglo XX (Hamlett 1939). *Praopus* aff. *hybridus* (= *Dasyopus* aff. *hybridus*) representa el primer registro de un fósil de *Dasyopus* para Argentina (Gervais & Ameghino 1880), volviendo a ser mencionado por Ameghino (1889; como *Tatusia hybrida fossilis*), posiblemente en ambos casos para depósitos de edad Pleistoceno tardío (Lujanense) de la Provincia de Buenos Aires. Al igual que para *Dasyopus* aff. *novemcinctus*, Scillato-Yané (1982) aclara que no ha podido localizar tales materiales en las colecciones estudiadas por Ameghino o hallar ningún fósil perteneciente a la especie en Argentina, mientras que Vizcaíno *et al.* (1995) cuestionan la validez de esos registros.

En la actualidad, *D. hybridus* se distribuye desde el sur de Paraguay hasta el sur de la Provincia de Buenos Aires, y desde la frontera costera de Rio Grande do Sul, Brasil, y Uruguay, llegando a la Provincia de Río Negro y Mendoza según Cabrebra (1958) y Wetzel *et al.* (2007); sin embargo, Abba & González (2014) consideran que el límite oeste de la distribución de la especie sería cerca de la frontera entre las Provincias de Buenos Aires y La Pampa (Figura 10A). Ocupa mayormente hábitats de pastizales naturales, pero también campos agrícolas, y ha sido encontrado en altitudes que varían desde el nivel del mar hasta cerca de 2.300 msnm; las madrigueras generalmente son construidas en suelos arenosos (Wetzel *et al.* 2007; Abba & Vizcaíno 2011).

### *Dasyopus kappleri* Krauss, 1862

**Material tipo:** SMNS 285, cráneo de un individuo adulto, propuesto como lectotipo por Wetzel & Mondolfi (1979).



**Figura 11.** *Dasyopus kappleri*. A, distribución geográfica actual; B, piel (AMNH 64119); C, detalle del quinto dígito (AMNH 76933); D, cráneo (AMNH 267011) y rama mandibular derecha (AMNH 136251); E, detalle de las escamas en forma de espina en las patas traseras (AMNH 64119). Escalas = 10 mm, excepto para B = 50 mm.

**Localidad Tipo:** probablemente las cercanías de Albina, cerca a la desembocadura del Río Marowijne, Surinam (Husson 1978).

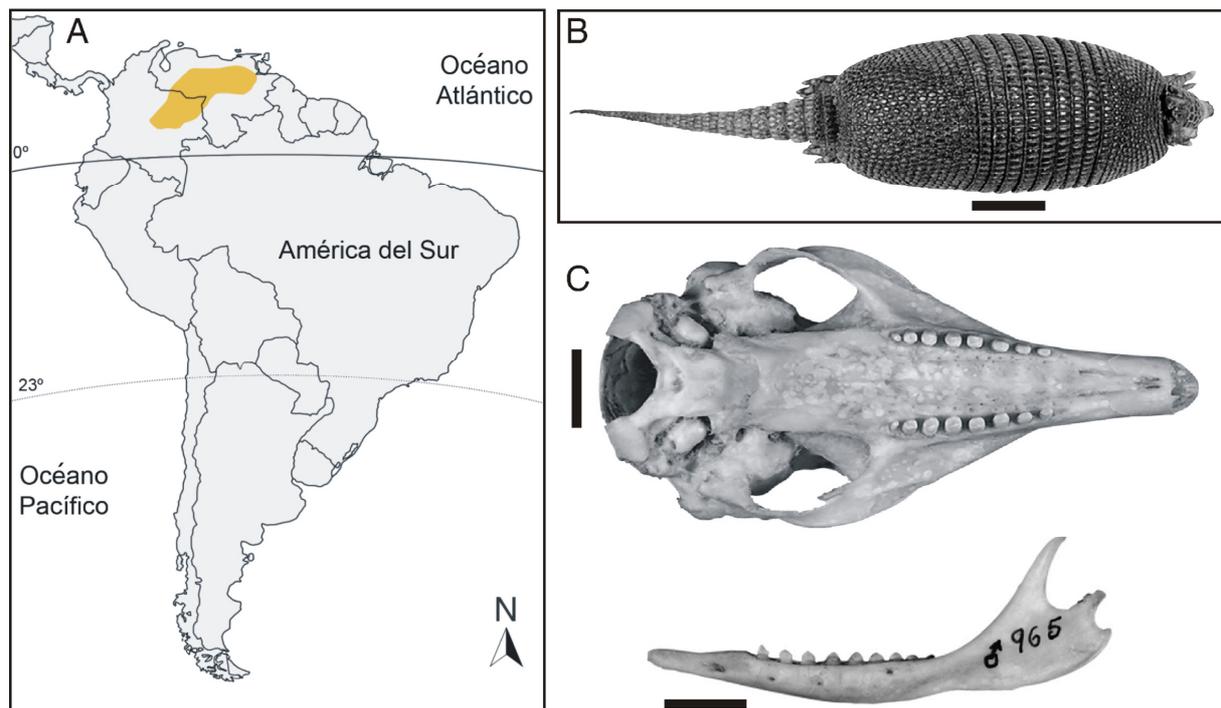
**Distribución cronológica y geográfica:** no se conocen fósiles de esta especie; en la actualidad, se distribuye al este de los Andes en Colombia, sur del Río Orinoco en Venezuela, y en Guyana, Surinam, Guyana Francesa, cuenca del Amazonas en Brasil, Ecuador, Perú y noreste de Bolivia (Wetzel & Mondolfi 1979; Wetzel *et al.* 2007; Anacleto *et al.* 2014b; ver comentarios abajo) (Figura 11A).

**Diagnos enmendada:** LMC entre 112,1 y 135,0 mm en los adultos; bordes laterales del paladar, posteriormente a la serie dentaria, marcadamente aquillados; margen posterior del paladar recta; presencia del quinto dígito vestigial externamente en la mano (pero ver Costa & Vizcaíno 2010 y Galliari 2014); escotadura anterior del escudo escapular marcadamente angular; siete a ocho bandas móviles. Tres a siete forámenes en el surco principal de los osteodermos fijos escapulares y siete a 18 forámenes en los pélvicos, distribuidos por todo el surco, inclusive en la intersección con surcos radiales, con forámenes notablemente grandes presentes en algunos osteodermos; surcos principales de los osteodermos móviles unidos o separados anteriormente, con seis a 14 (generalmente ocho) forámenes en estos surcos, y dos a cuatro (generalmente dos) en el borde posterior. Además, se puede mencionar su gran tamaño (pasando los 8 Kg) y la presencia de escamas en forma de espina en las patas traseras (Figura 11B–E).

**Comentarios:** Krauss (1862) definió a la especie *D. kappleri* con base en cuatro cráneos colectados por A. Kappler junto al Río Marowijne en Surinam. Wetzel & Mondolfi (1979) propusieron como lectotipo al espécimen SMNS 285, que portaba una etiqueta con la siguiente inscripción “Kappler, 1846, Typus?”, suponiendo que se trataba del espécimen No. II de Krauss (1862). Algunas de las características diagnósticas fueron detalladamente descritas y figuradas por Krauss (1862; Taf. III) y Husson (1978, p. 256), mientras que Moeller (1968) y Wetzel & Mondolfi (1979) consideraron que la especie está ampliamente separada de las otras de su género. Cabrera (1958) y Wetzel *et al.* (2007) reconocieron a dos subespecies, *D. kappleri kappleri* y *Dasyopus kappleri pastasae*, siendo que la primera sería encontrada en el sureste de Colombia, sur de Venezuela, Guyanas y bajo Amazonas, hasta Pará en Brasil, mientras que la segunda estaría distribuida en el norte de Perú y Ecuador, noreste de Bolivia y alto Amazonas en Brasil.

Una diferencia pronunciada entre los mapas de distribución provistos por Wetzel *et al.* (2007) y por Anacleto *et al.* (2014b) se debe a un registro de la especie en la localidad de Capipi, cerca de la frontera entre los estados brasileños de Pará y Mato Grosso, en el primer de ellos. Sin embargo, el ejemplar en cuestión (MZUSP 8950) en realidad proviene de São Domingos do Capim, norte de Pará.

*Dasyopus kappleri* conserva el quinto dedo de la mano completo, con metacarpal y falanges, mientras que las demás especies de *Dasyopus* cuentan con un metacarpal vestigial. Sin embargo, Costa & Vizcaíno (2010) describieron la presencia del quinto dígito en la mano de dos especímenes de *D. novemcinctus*, incluso externamente visible en uno de ellos, trayendo dudas en cuanto a la validez diagnóstica de este carácter. Tal morfología ya había sido reportada por Schulthess (1919). Galliari (2014) reportó relictos del quinto dedo para *D. hybridus* y también cuestionó la utilización de ese carácter como diagnóstico de *D. kappleri*. Su gran tamaño (entre 8,5 y 10,5 Kg) es superado solamente por *Priodontes* entre los armadillos actuales, mientras que el largo del rostro y del paladar es superior al presente en los demás *Dasyopus* e inferior al de *Cryptophractus* (Wetzel & Mondolfi 1979; Castro *et al.* 2015). La especie ocupa zonas de selva densa (Krauss 1862; Husson 1978); las camadas son típicamente conformadas por dos individuos y las madrigueras son construidas en suelos bien drenados de la selva (Wetzel & Mondolfi 1979).

*Dasypus sabanicola* Mondolfi, 1967

**Figura 12.** *Dasypus sabanicola*. A, distribución geográfica actual; B, piel; C, cráneo y rama mandibular izquierda (MEBRG 965, holotipo). Escalas = 10 mm, excepto para B = 50 mm.

**Holotipo:** MEBRG 965, piel y cráneo (Mondolfi 1967).

**Paratipos:** MEBRG 963, 964, 966–968, 783, pieles y cráneos; MBUCV I-439, I-1475, I-1527, pieles y cráneos; MHNLS 1095, piel (Mondolfi 1967).

**Localidad Tipo:** Hato Macanillal, Distrito de Achaguas, Estado Apure, Venezuela (Mondolfi 1967).

**Distribución cronológica y geográfica:** Pleistoceno tardío (Lujanense) de Mene de Inciarte, Venezuela (Rincón *et al.* 2008); en la actualidad, se distribuye en los llanos de Venezuela (desde los estados Monagas y noreste de Bolívar hasta Apure) y Colombia (departamento Meta) (Mondolfi 1967; Wetzel & Mondolfi 1979; Wetzel *et al.* 2007; Superina *et al.* 2014) (Figura 12A).

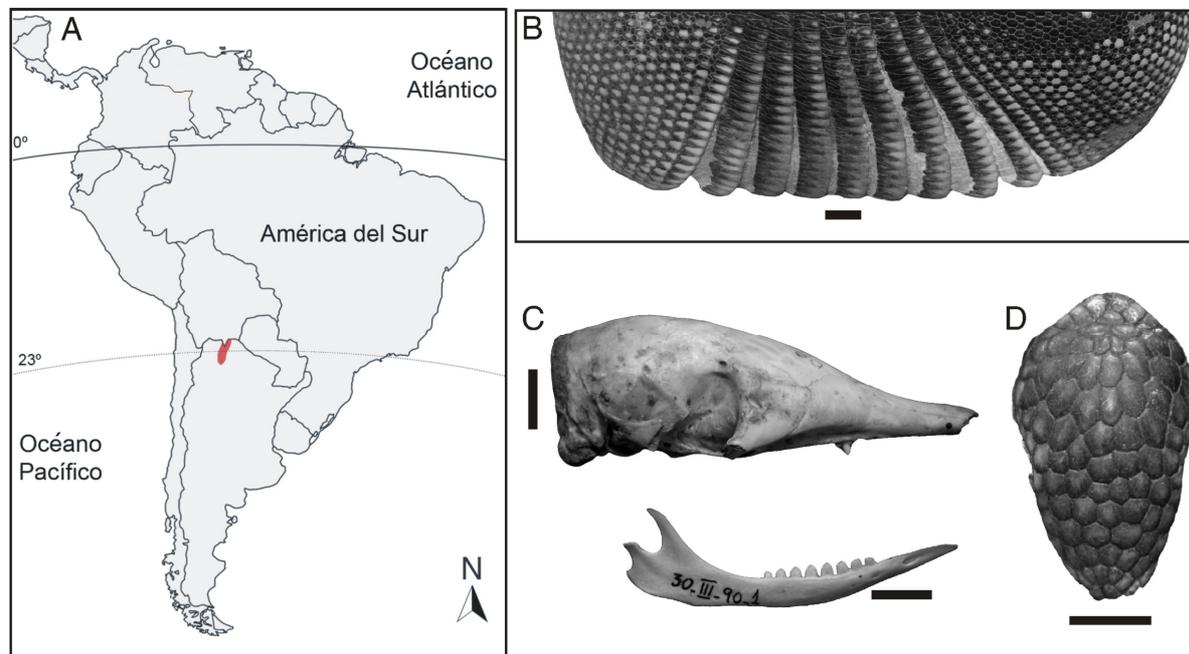
**Diagnosis enmendada:** la especie presenta la combinación única de las siguientes características: LMC entre 60,0 y 72,1 mm en los adultos; siete a nueve bandas móviles; uno a cinco forámenes en el surco principal de los osteodermos fijos, distribuidos por todo el surco, estando por lo menos uno en la intersección con los surcos radiales; dos a siete forámenes en los surcos principales de los osteodermos móviles, y tres o cuatro forámenes en el borde posterior (Figura 12B–C).

**Comentarios:** Mondolfi (1967) describe la nueva especie para los llanos de Apure y del Guárico, Venezuela, inicialmente distinguida por la talla bastante inferior que las otras dos especies de *Dasypus* presentes en dicho país, *D. kappleri* y *D. novemcinctus*. *Dasypus sabanicola* presenta coraza oscura, siete a nueve bandas totalmente móviles, generalmente ocho, borde posterior del paladar similar al de *D. novemcinctus* y seis a ocho molariformes superiores e inferiores (Mondolfi 1967; Wetzel & Mondolfi 1979).

Osteodermos fijos y móviles de *D. sabanicola* fueron colectados en los pozos de asfalto de Mene de Inciarte (Serra Perijá, estado Zulia, Venezuela), cuyas dataciones van de aproximadamente 25 a 28 ka, correspondiendo al Pleistoceno tardío (Lujanense); la especie no está presente actualmente en la zona, sugiriendo una reducción en su distribución actual en relación a la pasada (Rincón *et al.* 2008). *Dasypus sabanicola* actualmente habita campos abiertos con vegetación predominante de gramíneas, y

tiene una dieta preferentemente insectívora y hábitos crepusculares (Mondolfi 1967; Wetzel & Mondolfi 1979). Según el Sistema de Información de Museos y Colecciones Zoológicas de Venezuela (SIMCOZ), cuenta con cerca de 50 especímenes colectados en ese país.

*Dasypus mazzai* Yepes, 1933



**Figura 13.** *Dasypus mazzai*. A, distribución geográfica actual; B, coraza dorsal (MLP 30-III-90-8); C, cráneo (MLP 30-III-90-8) y rama mandibular derecha (MLP 30-III-90-1); D, casquete cefálico (MLP 30-III-90-4). Escalas = 10 mm.

**Holotipo:** MACN 31273, coraza, cráneo y postcráneo, Tabacal, Orán, Salta, Argentina (Yepes 1933; Feijó & Cordeiro-Estrela 2014).

**Localidad Tipo:** Tabacal, Departamento Orán, Salta, Argentina (Yepes 1933).

**Distribución cronológica y geográfica:** no se conocen fósiles inequívocos de esta especie (ver Soibelzon *et al.* 2012); en la actualidad ocurre en el noroeste de Argentina, en las Provincias de Salta y Jujuy (Yepes 1933; Vizcaíno 1995; Wetzel *et al.* 2007; Abba & Vizcaíno 2014) (Figura 13A).

**Diagnosis enmendada:** la especie presenta la combinación única de las siguientes características: LMC próximo a los 71 mm en los adultos; siete a nueve bandas móviles; tres a ocho (generalmente cuatro) forámenes en el surco principal de los osteodermos fijos, ubicados en todo el surco, estando por lo menos uno en la intersección con los surcos radiales; surcos principales de los osteodermos unidos o separados anteriormente, con seis a nueve forámenes (generalmente siete) y uno a tres forámenes en el borde posterior (Figura 13B–D).

**Comentarios:** Yepes (1933) separó a los *Dasypus* de las Yungas del noroeste argentino (previamente atribuidos a *D. novemcinctus*, *D. hybridus* o *D. septemcinctus*) en la especie *D. mazzai*. Al examinar los dos especímenes de la serie tipo de *D. mazzai*, Hamlett (1939) concluyó que el tipo (MACN 31273) pertenecía a *D. novemcinctus* (de modo que el nombre *D. mazzai* pasaría a ser sinónimo de *D. novemcinctus*), mientras que el paratipo (MACN 13222) presentaba características distintivas suficientes para establecer una nueva especie. El autor basó su conclusión en la forma redondeada del escudo cefálico y en el patrón de escamas hexagonales en la porción central de los escudos escapular y pélvico. Wetzel & Mondolfi (1979) atribuyeron otros ejemplares previamente determinados como *D. mazzai* a *D. hybridus*, *D. septemcinctus* y *D. novemcinctus*.

Coincidiendo con Hamlett (1939), Vizcaíno (1995) consideró *D. mazzai* como sinónimo de *D. novemcinctus* y nombró a *Dasyopus yepesi*, incluyendo el paratipo de *D. mazzai* en la serie tipo de la nueva especie, a pesar de no corroborar la presencia de las características consideradas distintivas por el primer autor. El tamaño de *D. yepesi* fue descrito como mayor que *D. septemcinctus* y *D. hybridus* y menor que *D. novemcinctus*, mientras que sus características externas (dimensiones del cráneo, cola y oreja, y número de bandas) serían un mosaico entre las dos primeras, pero su diferenciación fue basada en un análisis multivariado que incorporó diversos caracteres métricos del cráneo y coraza. Sin embargo, los rangos de los caracteres empleados en la diagnosis (i.e., tamaño, color de la coraza, número de bandas móviles y de osteodermos en la cuarta banda, largo de las orejas y de la cola, y fórmula dental) se superponen a aquel de otras especies, lo que dificulta la identificación, especialmente de ejemplares juveniles.

Finalmente, Feijó & Cordeiro-Estrela (2014) mostraron que el tipo de *D. mazzai* (MACN 31273) no corresponde a un juvenil de *D. novemcinctus*, y que tanto ese ejemplar como el paratipo (MACN 13222) tienen morfología compatible con *D. yepesi* y se distinguen de las demás especies del género. De ese modo, establecen que *D. mazzai* es el nombre válido de la especie, una vez que presenta prioridad nomenclatural.

*Dasyopus mazzai* habita una amplia variedad de altitudes en las provincias de Salta y Jujuy, en zonas de bosque xerófilo, bosque montano, selva de transición y selva montana, o sea, desde zonas secas hasta ambientes selváticos húmedos (Vizcaíno 1995, 1997; Díaz 2000; Abba & Vizcaíno 2014).

### *Cryptophractus* Fitzinger, 1856

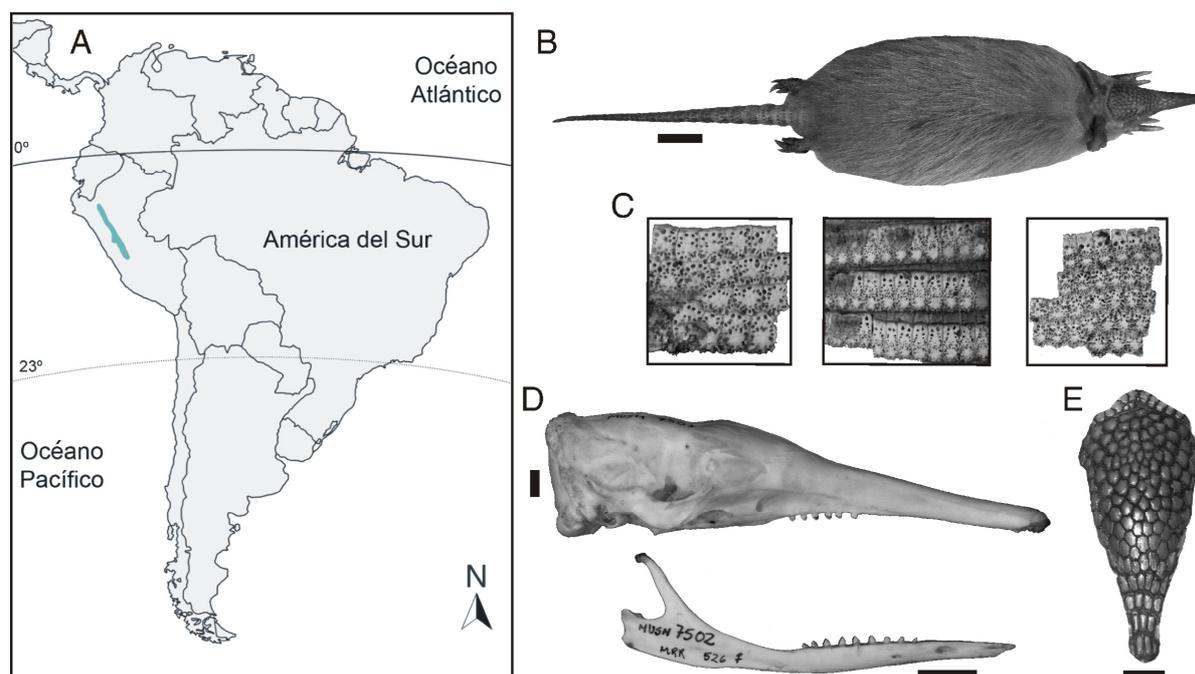
**Especie tipo:** *Cryptophractus pilosus*.

**Especies referidas:** solamente la especie tipo.

**Distribución cronológica y geográfica:** no se conocen fósiles de este género; en la actualidad, se distribuye en las selvas montanas y subpáramo de los Andes de Perú, en los departamentos de San Martín, La Libertad, Huánuco, Junín, Amazonas y Pasco, generalmente cerca de cuerpos de agua, entre 2.800 y 3.400 msnm (Grimwood 1969; Wetzel & Mondolfi; Wetzel *et al.* 2007; NatureServe 2014; Superina & Abba 2014; Castro *et al.* 2015) (Figura 14A).

**Diagnosis enmendada:** difiere de *Dasyopus* por la densa cobertura pilífera, que llega a ocultar la coraza; escudo cefálico estrecho y alargado, con límite anterior poco definido, borde posterior agudo y más distantemente separado de la base de las orejas, con surco occipital en forma de “V”; LMC entre 88,0 y 110,7 mm en los adultos; mayor número de bandas móviles (nueve a once); osteodermos sin surco, con numerosos forámenes (más de 30), parte de ellos dispuestos en dos hileras en el borde posterior, con frecuentemente dos grandes forámenes en la porción anterior de los osteodermos móviles; rostro y paladar proporcionalmente más largos y estrechos (proporción rostral 0,66 en promedio); proceso condilar de la mandíbula bajo y sécil; y dientes proporcionalmente menores (Figura 14B–D).

**Comentarios:** El género monotípico fue originalmente descrito a base de sus peculiares características morfológicas externas (Fitzinger 1856). Posteriormente, *Cryptophractus* fue sinonimizado a *Dasyopus* (Yepes 1928; Frechkop & Yepes 1949) y definido como un subgénero, también monotípico (Talmage & Buchanan 1954). Por más de un siglo después, solamente seis especímenes se encontraban depositados en colecciones científicas (Burmeister 1862; Flower 1886, 1894) e incluso estudios más contemporáneos pudieron examinar muy pocos materiales (Wetzel & Mondolfi 1979; Wetzel 1982). Recientemente, Castro *et al.* (2015) han revisado el taxón, comparándolo a las especies de *Dasyopus*, y concluyeron por la revalidación de *Cryptophractus* (ver abajo).

*Cryptophractus pilosus* Fitzinger, 1856

**Figura 14.** *Cryptophractus pilosus*. **A**, distribución geográfica actual; **B**, piel (MUSM 7505); **C**, osteodermos del escudo escapular, móviles y del escudo pélvico; **D**, cráneo (MUSM 7501) y rama mandibular derecha (MUSM 7502); **E**, casquete cefálico (IRSNB 291536). Escalas = 10 mm.

**Material tipo:** NMW 222, piel montada (Fitzinger 1856).

**Localidad Tipo:** zonas montañosas de Perú (restringida por Wetzel & Mondolfi 1979).

**Distribución cronológica y geográfica:** la misma del género por monotipia.

**Diagnosis:** la misma del género por monotipia.

**Comentarios:** con base en una piel proveniente de Perú (localidad indeterminada) adquirida de un comerciante de animales, Fitzinger (1856: 123) describió a *Cryptophractus pilosus*, diferenciándolo de los demás armadillos por la densa cobertura pilífera que oculta casi la totalidad de la coraza. En la misma contribución, el autor relata otros aspectos de la morfología externa del animal, como la presencia de once bandas móviles, la distribución de los pelos y el número de dígitos, y compara brevemente el taxón a *D. novemcinctus*. Aunque no haya podido analizar en detalle el cráneo y la dentición del espécimen, Fitzinger (1856) infiere que el nuevo género correspondería a una forma transicional entre los armadillos y los osos hormigueros, probablemente debido al hocico largo y delgado. El mismo espécimen fue citado por Pelzeln (1883).

Desconociendo el trabajo de Fitzinger, Burmeister (1862) creó a la especie *Praopus hirsutus*, igualmente definiendo la densa cobertura pilífera como principal carácter diagnóstico. Al compararla a *D. novemcinctus*, el autor destacó otras características externas, como el largo de las orejas y del hocico, así como proveyó medidas y coincidió en hallar once bandas móviles. Erróneamente, Burmeister (1862) atribuyó a Guayaquil como el origen de los dos especímenes que examinó en el Museo de Lima. Según Wetzel & Mondolfi (1979), el tipo de *Praopus hirsutus* “es probablemente una de las dos pieles montadas en exhibición, MHN (aquí referido como MUSM) 26 ó 27”. Sin embargo, actualmente, y por lo menos desde 1967, hay una única piel montada en la exhibición del MUSM (número de exhibición 27), y Wetzel & Mondolfi (1979) no aclararon porque relacionaron tal ejemplar a Burmeister (1862), considerando que dicho museo fue creado en 1918 (Castro *et al.* 2015).

Luego, Fitzinger (1871) expandió la descripción de *Cryptophractus pilosus*, pero definió su distribución como Colombia, Ecuador, Chile y Perú. Flower (1886) mencionó un armadillo de origen

desconocido, que él supuso próximamente relacionado a *D. novemcinctus* y *D. kappleri*, y identificó como el mismo taxón descrito por Fitzinger (1856) y Burmeister (1862). Posteriormente Flower (1894) presentó a otro espécimen, procedente de Maraynioc, centro de Perú. Gray (1865), Trouessart (1898; 1905) y Thomas (1927) adoptaron distintas combinaciones nomenclaturales (ver Wetzel *et al.* 2007 y Castro *et al.* 2015). Yepes (1928) fue el primero en combinar el nombre específico con *Dasypus*, pero con incorrecta concordancia, como *Dasypus pilosa*, y definiendo equivocadamente su distribución como Ecuador y Perú. Lo mismo hicieron Cabrera (1958) y Mondolfi (1967), pero incluyeron además a Bolivia. Frechkop & Yepes (1949) corrigieron la combinación a *Dasypus pilosus*.

Sin embargo, la peculiar morfología externa y craneana llevó distintos autores a cuestionar sus relaciones con los demás *Dasypus*, ubicando la especie en un género o en un subgénero a parte (Fitzinger 1856; Talmage & Buchanan 1954; Wetzel & Mondolfi 1979). La única excepción encontrada en la literatura es el estudio alométrico de cráneos de armadillos de Moeller (1968), que concluyó que *D. pilosus* y *D. septemcinctus* serían más próximos entre sí que cualquiera de las dos especies en relación a *D. novemcinctus*. Esto fue rechazado por Wetzel & Mondolfi (1979), que argumentaron que Moeller había ignorado las peculiares características morfológicas externas de *D. pilosus*, además de su cráneo claramente distinto de los demás *Dasypus*.

Finalmente, Castro *et al.* (2015) basados en la revisión y estudio de un mayor número de especímenes, redescubrieron la morfología externa y craneana de la especie, y describieron por primera vez la ornamentación de sus osteodermos y la morfología de parte del postcráneo. La comparación del taxón con todas las especies de *Dasypus* confirmó la presencia de numerosos caracteres exclusivos en el escudete cefálico, cráneo, mandíbula y dientes. Además, los osteodermos muestran pronunciadas diferencias (i.e., ausencia de surco principal, mayor número de forámenes y presencia de dos grandes forámenes en la porción anterior de los elementos móviles). A fin de testear tal propuesta taxonómica, los autores llevaron a cabo un análisis filogenético de 58 caracteres relativos a la anatomía del cráneo, mandíbula y coraza. La posición basal de la especie en relación a los demás *Dasypus* corroboró la hipótesis que se trataría de otro género. Considerando también el criterio taxonómico empleado en la definición de otros géneros de armadillos fósiles y vivientes, Castro *et al.* (2015) concluyeron por la revalidación de *Cryptophractus*, siendo, por lo tanto, *Cryptophractus pilosus* el nombre válido para la especie.

Debido a la deforestación de los bosques montanos, el status de conservación de *C. pilosus* es vulnerable (Pacheco 2002; Superina & Abba 2014). La ecología y comportamiento de la especie son totalmente desconocidos (Wetzel *et al.* 2007), pero la presencia de embriones múltiples (conocida para el subgénero *Dasypus* (*Dasypus*); Wetzel & Mondolfi 1979), fue reportada para *C. pilosus* con base en una hembra (MUSM 7504) preñada con cuatro embriones (Castro *et al.* 2015).

Con respecto a la dieta, de las numerosas adaptaciones relacionadas a insectivoría y mirmecofagia reconocidas para *D. novemcinctus* (Moeller 1968; Wetzel & Mondolfi 1979; McBee & Baker 1982; Smith & Redford 1990; Charles *et al.* 2013), *C. pilosus* presenta algunas aún más desarrolladas, como es el caso del rostro más largo y estrecho, serie dental más corta, compuesta por dientes diminutos, frecuentes alvéolos dentarios cerrados en los adultos, y cóndilo mandibular más bajo y sésil. Estas características sugieren una dieta predominantemente mirmecófaga/termitófaga, aunque no existan observaciones directas que lo demuestren.

## Discusión

En lo que respecta los aspectos sistemáticos, la reciente descripción de dos nuevas especies de Dasypodini, *Anadasypus aequatorianus* (Carlini *et al.* 2014) y *Pliodasypus vergelianus* (Castro *et al.* 2014), contribuye a completar un hiato de casi 10 Ma previamente existente en el conocimiento

paleontológico del grupo, entre el registro de *A. hondanus* (ca. 12,4 Ma) y los registros más antiguos de *Propraopus* (estimados en 2,58 Ma, inicio del Pleistoceno). Los registros de *A. hondanus* y de *A. aequatorianus* corresponden a los más antiguos de la tribu conocidos hasta el momento. Ambas especies comparten con los Astegotheriini la ausencia en los osteodermos fijos de figuras periféricas póstero-laterales y posteriores (presentes en los Dasypodini post-miocénicos). Además, *A. hondanus* presenta en los osteodermos fijos una figura principal lageniforme, con quilla longitudinal, características interpretadas como plesiomórficas. A su vez, el género monoespecífico *Pliodasypus* corresponde al primer registro inequívoco de Dasypodini para ese lapso en América del Sur, además de ser relevante desde un punto de vista biogeográfico, debido a la proximidad geográfica y cronológica al istmo de Panamá, y a la fase principal del GIBA (Vucetich *et al.* 2010; Zurita *et al.* 2011).

La revisión de la composición específica de *Propraopus* (Castro *et al.* 2013b), tema controvertido en la literatura, representa otro reciente aporte a la sistemática de los Dasypodini. El análisis cualitativo y cuantitativo de ejemplares procedentes del Pleistoceno al Holoceno temprano de diversas localidades de América del Sur favoreció la sinonimización entre *P. sulcatus* y *P. grandis*, siendo el primer el nombre válido por su prioridad nomenclatural. *Propraopus magnus* probablemente también sea un sinónimo, dado que presenta tamaño y morfología concordantes a *P. sulcatus*, pero un análisis más profundo de materiales más completos, debidamente preparados, es esencial para determinar su sinonimia.

Además, el género *Cryptophractus* fue revalidado, separando a "*Dasypus*" *pilosus* de los demás *Dasypus* (Castro *et al.* 2015). Esta enigmática especie, endémica de los Andes peruanos, exhibe características distintivas (denso pelaje, mayor número de bandas móviles y cráneo más alargado) que previamente habían generado dudas en cuanto a su status taxonómico, como un género o como un subgénero. La descripción provista por Castro *et al.* (2015) remarca otras diferencias morfológicas de la especie en el escudete cefálico, en la mandíbula y dientes, y en la ornamentación de sus osteodermos. Su asignación a un género diferente de *Dasypus* se basa en estas características, en su posición filogenética externa a los demás *Dasypus*, y en el criterio taxonómico adoptado para otros géneros actuales de armadillos.

En cuanto a los aspectos evolutivos y biogeográficos, a partir del Oligoceno tardío, las temperaturas globales experimentaron un incremento, culminando en el Óptimo Climático del Mioceno. En ese contexto, asociados a ambientes de selva húmeda, se registran los primeros Dasypodini en bajas latitudes, *A. hondanus* en el Mioceno medio de Colombia y *A. aequatorianus* en el Mioceno tardío de Ecuador. En ese mismo lapso también se registran Astegotheriini y Tolypeutinae en bajas latitudes, mientras que se registran Stegotheriini, Euphractini, Eutatini y Peltephilidae en los depósitos patagónicos, siendo estos grupos ausentes en bajas latitudes en este tiempo (Carlini *et al.* 1997, 2014; Castro *et al.* 2014). Esa diferencia en la distribución de los Dasypodidae corrobora que el provincialismo biogeográfico moderno de América del Sur estaba presente al menos desde hace 13 Ma.

Luego de aproximadamente 6 Ma en que no se conocen fósiles de Dasypodini, se registra *Pl. vergelianus* en el Plioceno medio de Venezuela. Los registros subsecuentes son de *D. bellus* en el Plioceno tardío (Blanquense) de altas latitudes de América del Norte y *Pr. sulcatus* en el Pleistoceno temprano (Ensenadense) de numerosas localidades de América del Sur. Estas tres especies de grande porte siguen una tendencia general de incremento en tamaño observada en la fauna a partir del Plioceno medio, cuando los ciclos de glaciación confirieron una fuerte estacionalidad a los ambientes sudamericanos. Considerando las edades conocidas para esos taxones, Castro (2014) estimó que el clado compuesto por *Propraopus*, *Cryptophractus* y *Dasypus* habría divergido hace 3 Ma, en el Plioceno tardío, en bajas latitudes de América del Sur.

En cuanto al GIBA, los Xenarthra son probablemente el grupo de mamíferos sudamericanos de mayor éxito, dado que tanto los Pilosa cuanto los Cingulata se dispersaron y se diversificaron en América del Norte (McDonald 2005, Carlini *et al.* 2008a). A pesar de los avances en cuanto a la intervención de los gliptodontes y, en menor medida, de los pampaterios (Scillato-Yané *et al.* 2005; Carlini *et al.* 2008a, b; Carlini & Zurita 2010; Zurita *et al.* 2011), el rol de los dasipódidos en el GIBA todavía es poco conocido (Castro *et al.* 2014). *Dasyopus bellus* es el único Dasypodini que se conoce que estuvo involucrado en la fase principal del GIBA (Morgan 2005; Woodburne 2010), dispersándose rápidamente en los Estados Unidos durante el Blanquense, dado que sus primeros registros tienen entre 2,2 y 2,6 Ma de antigüedad y provienen de la latitud 42° N (Voorhies 1987). No se puede descartar para *Dasyopus* la existencia de un proceso de migración desde América del Sur en el Plioceno medio o tardío, seguido de una diversificación en América del Norte, y subsecuente reingreso en América del Sur durante el Pleistoceno (Castro *et al.* 2014), como ha sido propuesto para otros Xenarthra (Scillato-Yané *et al.* 2005; Carlini *et al.* 2006; Carlini *et al.* 2008b; Carlini & Zurita 2010; Zurita *et al.* 2011).

En lo que respecta los parámetros ambientales, la morfología muy conservada desde los más antiguos Dasypodini permite inferir que las exigencias ecológicas de los representantes extinguidos hayan sido semejantes a aquella de los representantes actuales. En ese sentido, como fue ilustrado a lo largo de este trabajo, los registros fósiles del grupo muestran que los Dasypodini estuvieron históricamente restringidos a climas tropicales y subtropicales. Por estas razones el grupo es frecuentemente empleado para la realización de inferencias paleoambientales (Scillato-Yané 1982; Vizcaíno 1994; Carlini & Scillato-Yané 1999). A título de ejemplo, la presencia de *Propaopus*, junto a otros cingulados de grande porte, sugiere la existencia de pastizales y estepas durante el Ensenadense y el Lujanense de Argentina (Carlini & Scillato-Yané 1999). Los ambientes abiertos también son inferidos para el Pleistoceno tardío de Rio Grande do Sul (Pitana & Ribeiro 2007) y de Tocantins (Castro *et al.* 2013b), en Brasil.

Los Dasypodini actuales (i.e., *Dasyopus* y *Cryptophractus*) ocupan distintos biomas aproximadamente entre los 40° N y los 40° S (Wetzel 1985; Wetzel *et al.* 2007; Aguiar & da Fonseca 2008), lo que indica que su distribución está más limitada por la temperatura y humedad que por la matriz vegetacional. Se observa que tanto el tamaño cuanto la diversidad de especies se incrementan hacia la línea del Ecuador (Wetzel 1985). Eso lleva a suponer que los principales eventos cladísticos, incluyendo su origen y diversificación, ocurrieron en los ambientes tropicales y subtropicales de América del Sur (Scillato-Yané 1986; Vizcaíno 1990; Carlini *et al.* 2010), lo que es corroborado por los registros más antiguos de la tribu (*A. hondanus*, *A. aequatorianus* y *Pl. vergelianus*).

La distribución de los armadillos actuales en climas templados está limitada tanto por la disponibilidad de alimentos cuando el suelo está congelado o cubierto por nieve, como por factores fisiológicos frente a su incapacidad de reducir los gastos energéticos (McNab 1980). *Dasyopus* presenta pocos pelos esparcidos, alta conductancia térmica (relacionada a la coraza), tasa metabólica basal baja (posiblemente asociada al hábito fosorial), y no estiva o hiberna (McNab 1980; Schubert & Graham 2000). Por otro lado, la densa cobertura pilífera de *C. pilosus* probablemente permite que la especie ocupe las selvas montañas de Perú, las cuales presentan temperaturas más bajas que los ambientes ocupados por *Dasyopus*.

Aunque sea considerada una especie tropical, *D. novemcinctus* se expande a las zonas templadas en los hemisferios norte y sur (Figura 8), como lo hizo *D. bellus* (Figura 6) durante el Plioceno tardío al Holoceno temprano de América del Norte. Así, *D. novemcinctus* probablemente reemplazó ecológicamente a *D. bellus* en América del Norte. McNab (1980) demostró que el periodo máximo de inanición tolerado por los armadillos aumenta con la masa corporal, pero esto acarrea un mayor costo de mantenimiento. El amplio rango de tamaños presentado por *D. novemcinctus* a lo largo de su distribución refleja su plasticidad en cuanto a la talla, siendo que los individuos más grandes se

distribuyen cerca de la línea del Ecuador, al igual que *D. kappleri*, la especie más grande del género en la actualidad (Wetzel & Mondolfi 1979). Considerando que *D. bellus* tiene una masa estimada de 20 a 30 kg, y que la principal reacción de *D. novemcinctus* a temperaturas ambientales bajas es buscar abrigo en madrigueras, un tamaño corporal menor en *D. novemcinctus* puede estar relacionado a un aumento en la dependencia a la excavación como una respuesta a temperaturas frías. Jasinski & Wallace (2014) infirieron que *D. bellus* tendría menores habilidades fosoriales que *D. novemcinctus*, factor que puede haber sido determinante en su extinción.

Considerando que se infiere que los Dasypodini extinguidos ocuparon ambientes semejantes que los representantes actuales, parte de los interrogantes aquí presentados pueden deberse a su presencia preferentemente en ambientes tropicales y subtropicales, los cuales cuentan con menor potencial de fosilización y escasos depósitos neógenos fosilíferos conocidos en América del Sur. Seguramente el continuo esfuerzo de colecta, sumado a estudios de taxonomía  $\alpha$  para los Dasypodinae extinguidos, ayudarán a elucidar las cuestiones remanentes de la historia evolutiva de los Dasypodini.

### Agradecimientos

A N. Simmons (AMNH), S. Hirooka (CC), A. Zurita (CTES-PZ), R. Hulbert, B. MacFadden (FLMNH), G. Lenglet (IRSNB), J. Esselstyn (LSU), A. Kramarz (MACN), J. Sánchez (MEBRG), C. Cartelle (MCL), J. Ferigolo, M. Jardim (MCN), R. Machado (MCT), M. Cozzuol (MHN), M. Reguero, I. Olivares, D. Verzi (MLP), J. Oliveira, D. Henriques (MNRJ), J. Dunnun (MSB:Mamm), V. Pacheco (MUSM), M. de Vivo (MZUSP), F. Zachos (NMW), D. Kalthoff (NRM), J. Powell (PVL), P. Holroyd (UCMP), L. Bergqvist (UFRJ), L. Avilla (UNIRIO), E. Mejlou (UPSZTY), H. Alvarenga (VT), D. Brinkman (YPM), y K. Hansen (ZMK), por facilitar el acceso a materiales estudiados en este trabajo. A C. Callou, E. Latrubesse y J.L. Román-Carrión por las comunicaciones personales acerca de materiales aquí mencionados. A G. Scillato-Yané, G. Esteban y M. Ciancio, por sus comentarios y sugerencias en la tesis doctoral que originó esta publicación. CAPES (BEX 0840/10-6), CONICET, UNLP (N-593) y los “Collection Study Grants” del AMNH y del FLMNH brindaron apoyo financiero a este trabajo.

### Referencias

- Abba, A.M. & Vizcaíno, S.F. 2011. Distribución de los armadillos (Xenarthra: Dasypodidae) en la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 18(2): 185–206.
- Abba, A.M. & González, E. 2014. *Dasypus hybridus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <www.iucnredlist.org>. Accedido el 8 de Agosto de 2014.
- Abba, A.M. & Vizcaíno, S.F. 2014. *Dasypus yepesi*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <www.iucnredlist.org>. Accedido el 8 de Agosto de 2014.
- Abrantes, É.A.L., Avilla, L.S. & Vizcaíno, S.F. 2005. New material of the enigmatic cingulate *Eocoleophorus glyptodontoides* Oliveira, Ribeiro and Bergqvist, 1997 (Mammalia: Cingulata) from Taubaté Basin, São Paulo State, Brazil. *Resumos II Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados*: 14–16. Rio de Janeiro, Brasil.
- Aguiar, J.M. & da Fonseca, G.A.B. 2008. Conservation status of the Xenarthra. En: Vizcaíno, S.F. & Loughry, W.J. (eds.): *The biology of the Xenarthra*, pp. 215–231. University Press of Florida, Gainesville.
- Alexander, B.A., Michener, C.D. & Gardner, A.L. 1998. DASYPOLIDAE Börner, 1919 (Insecta, Hymenoptera): proposed emendation of spelling to DASYPODAIDAE, so removing the homonymy with DASYPOLIDAE Gray, 1821 (Mammalia, Xenarthra). *Bulletin of Zoological Nomenclature* 55: 24–28.
- Ameghino, F. 1881. *La antigüedad del hombre en el Plata*. Vol. 2. Masson-Igon Hermanos, París y Buenos Aires. 557 pps.

- Ameghino, F. 1883. Sobre la necesidad de borrar el género *Schistopleurum* y sobre la clasificación y sinonimia de los Gliptodontes en general. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 5: 1–34.
- Ameghino, F. 1886. Contribuciones al conocimiento de los mamíferos fósiles de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 9: 5–228.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6: 1–1027.
- Ameghino, F. 1891. Caracteres diagnósticos de cincuenta especies nuevas de mamíferos fósiles argentinos. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 129–167.
- Ameghino, F. 1902. Notices préliminaires sur des mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 17: 5–73.
- Ameghino, F. 1908. Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapalmalán. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural (Buenos Aires)* 10: 343–428.
- Anacleto T.C.S., Smith, P., Abba, A.M. & Superina, M. 2014a. *Dasyopus septemcinctus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <www.iucnredlist.org>. Accedido el 8 de Agosto de 2014.
- Anacleto T.C.S., Arteaga, M., Superina, M. & Abba, A.M. 2014b. *Dasyopus kappleri*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <www.iucnredlist.org>. Accedido el 8 de Agosto de 2014.
- Anthony, H.E. 1922. A new fossil rodent from Ecuador. *American Museum Novitates* 35: 1–4.
- Auffenberg, W. 1957. A note on an unusually complete skeleton of *Dasyopus bellus* (Simpson) from Florida. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences* 20(4): 233–237.
- Azara, F. de 1801. *Essais sur l'Histoire Naturelle des Quadrupèdes de la Province du Paraguay*. Vol. 2. C. Pougens, Paris. 499 pps.
- Balk, L. 1749. Museum Adolpho-Fridericianum. En: Linnaeus, C. (ed.): *Amoenitates Academicæ*, vol. 1, pp. 277–323. Kisesewetter, Stockholmo/Leipzig.
- Bell, C.J., Lundelius Jr., E.L., Barnosky, A.D., Graham, R.W., Lindsay, E.H., Ruez Jr., D.R., Semken Jr., H.A., Webb, S.D. & Zakrzewski, R.J. 2004. The Blancan, Irvingtonian, and RanchoLabrean Mammal Ages. En: Woodburne, M.O. (ed.): *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America: biostratigraphy and geochronology*, pp. 232–314. Columbia University Press, New York.
- Bergqvist, L.P., Abrantes, É.A.L. & Ávila, L.S. 2004. The Xenarthra (Mammalia) of São José de Itaboraí Basin (upper Paleocene, Itaboraian), Rio de Janeiro, Brazil. *Geodiversitas* 26(2): 323–337.
- Blumenbach, J.F. 1779. *Handbuch der Naturgeschichte*. J.C. Dieterich, Göttingen. 446 pps.
- Buffon, G.L.L. 1763. *Histoire naturelle, générale et particulière, avec la description du Cabinet du Roi*. Vol. 10. L'imprimerie Royale, Paris. 368 pps.
- Burmeister, H. 1854. *Systematische Uebersicht der Thiere Brasiliens, welche während einer Reise durch die Provinzen von Rio de Janeiro und Minas Gerães gesammelt oder beobachtet wurden von Dr. Hermann Burmeister*. Säugethiere (Mammalia). Georg Reimer, Berlin. 342 pps.
- Burmeister, H. 1862. Beschreibung eines behaarten Gürtelthieres *Praopus hirsutus*, aus dem National-Museum zu Lima. *Abhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Halle* 6: 145–48.
- Cabrera, A. 1958. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, *Zoología* 4: 1–307.
- Candela, A. & Nasif, N.L. 2006. Systematics and biogeographic significance of *Drytomomys typicus* (Scalabrini in Ameghino, 1889) nov. comb., a Miocene Dinomyidae (Rodentia, Hystricognathi) from Northeast of Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 3: 165–181.
- Carbot-Chanona, G. 2010. The first record of *Dasyopus* (Xenarthra: Cingulata: Dasypodidae) in the Late Pleistocene of Mexico. *Current Research on the Pleistocene* 27: 164–166.

- Carlini, A.A. & Scillato-Yané, G.J. 1993. Origen and evolution of the “glyptodontoids”. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13 (supl. 3): 28A.
- Carlini, A.A. & Scillato-Yané, G.J. 1999. Evolution of Quaternary xenarthrans (Mammalia) of Argentina. In: Tonni, E.P. & Cione, A.L. (eds.). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 149–175.
- Carlini, A.A. & Zurita, A.E. 2010. An introduction to cingulate evolution and their evolutionary history during the Great American Biotic Interchange: biogeographical clues from Venezuela. En: Sanchez-Villagra, M., Aguilera, O. & Carlini, A.A. (eds.): *Urumaco and Venezuela Paleontology. The Fossil Record of the Northern Neotropics*, pp: 233–255. Indiana University Press, Bloomington.
- Carlini, A.A., Vizcaíno, S.F. & Scillato-Yané, G.J. 1989. Novedosos Cingulata (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno de Ecuador. *Actas VI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*: 23–25. San Juan, Argentina.
- Carlini, A.A., Vizcaíno, S.F. & Scillato-Yané, G.J. 1997. Armored xenarthrans: a unique taxonomic and ecologic assemblage. En: Kay, R.F., Madden, R.H., Cifelli R.L. & Flynn, J.J. (eds.): *Vertebrate paleontology in the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*, pp: 213–226. Smithsonian Institution Press, Washington/London.
- Carlini, A.A., Brandoni, D. & Sánchez, R. 2006. First Megatheriines (Xenarthra, Phyllophaga, Megatheriidae) from the Urumaco (Late Miocene) and Codore (Pliocene) Formations, Estado Falcón, Venezuela. *Journal of Systematic Paleontology* 4(3): 269–278.
- Carlini, A.A., Brandoni, D. & Sánchez, R. 2008a. Additions to the knowledge of *Urumaquia robusta* (Xenarthra, Phyllophaga, Megatheriidae) from the Urumaco Formation (Late Miocene), Estado Falcón, Venezuela. *Paläontologische Zeitschrift* 82: 153–162.
- Carlini, A.A., Zurita, A.E., Scillato-Yané, G.J., Sánchez, R. & Aguilera, O.A. 2008b. 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., Ciancio, M., Scillato-Yané, G.J., Flynn, J.J. & Wyss, A. 2009. The phylogenetic and biostratigraphic significance of new armadillos (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae, Euphractinae) from the Tinguirirican (Early Oligocene) of Chile. *Journal of Systematic Palaeontology* 7(4): 489–503.
- Carlini A.A., Scillato-Yané G.J. & Ciancio, M.R. 2010. Middle Eocene-Early Miocene Dasypodidae (Xenarthra) of southern South America: faunal succession at Gran Barranca - biostratigraphy and paleoecology. En: 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*, pp. 106–129. Cambridge University Press, Cambridge.
- Carlini, A.A., Castro, M.C., Madden, R.H. & Scillato-Yané, G.J. 2014. A new species of Dasypodidae (Xenarthra: Cingulata) from the late Miocene of northwestern South America: implications in the Dasypodini phylogeny and diversity. *Historical Biology* 26(6): 728–736.
- Cartelle, C. & Hirooka, S. 2005. The first record of *Pteronura brasiliensis* (Gmelin, 1788) (Carnivora, Mustelidae) from the Pleistocene. *Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro* 63: 595–598.
- Cartelle, C., De Iuliis, G. & Pujos, F. 2008. A new species of Megalonychidae (Mammalia, Xenarthra) from the Quaternary of Poço Azul (Bahia, Brazil). *Comptes Rendus Palevol* 7: 335–346.
- Castro, M.C. 2010. First occurrence of deciduous teeth in *Dasypus kappleri* Krauss, 1862 and notes on the dentition of the genus. *9th International Congress of Vertebrate Morphology* (CD de Resúmenes). Punta del Este, Uruguay.
- Castro, M.C. 2014. Revisión, Morfología, Filogenia y Evolución de los Dasypodini (Xenarthra, Cingulata, Dasypodidae). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 295 pp. (Inédito).
- Castro, M.C., Ribeiro, A.M., Ferigolo, J. & Langer, M.C. 2013a. Redescription of *Dasypus punctatus* Lund, 1840 and considerations on the genus *Propraopus* Ameghino, 1881 (Xenarthra, Cingulata). *Journal of Vertebrate Paleontology* 33: 434–444.
- Castro, M.C., Avilla, L.S., Freitas, M.L. & Carlini, A.A. 2013b. The armadillo *Propraopus sulcatus* (Mammalia: Xenarthra) from the late Quaternary of northern Brazil and a revised synonymy with *Propraopus grandis*. *Quaternary International* 317: 80–87.
- Castro, M.C., Carlini, A.A., Sánchez, R. & Sánchez-Villagra, M.R. 2014. A new Dasypodini armadillo (Xenarthra: Cingulata) from San Gregorio Formation, Pliocene of Venezuela: affinities and biogeographic interpretations. *Naturwissenschaften* 101(2): 77–86.

- Castro, M.C., Ciancio, M.R., Pacheco, V., Salas-Gismondi, R.M., Bostelmann, E. & Carlini, A.A. 2015. Reassessment of the hairy long-nosed armadillo "*Dasybus pilosus*" (Xenarthra, Dasypodidae) and revalidation of the genus *Cryptophractus* Fitzinger, 1856. *Zootaxa* 3947: 30–48.
- Charles, C., Solé, F., Rodrigues, H.G. & Viriot, L. 2013. Under pressure? Dental adaptations to termitophagy and vermivory among mammals. *Evolution* 67: 1792–1804.
- Ciancio, M.R. 2010. Los Dasypodoidea (Mammalia, Xenarthra) del Deseadense (Oligoceno) de América del Sur. Su importancia filogenética y bioestratigráfica. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 290 pp. (Inédito).
- Ciancio, M.R., Carlini, A.A., Campbell, K.E. & Scillato-Yané, G.J. 2013. New paleogene cingulates (Mammalia, Xenarthra) from Santa Rosa, Perú and their importance in the context of South American faunas. *Journal of Systematic Palaeontology* 11: 727–741.
- Cione, A.L. & Tonni, E.P. 1995. Chronostratigraphy and "Land mammal-ages": the Uquian problem. *Journal of Paleontology* 69: 135–159.
- Cione, A.L. & Tonni, E.P. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico Superior de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. En: de Barrio, R.E., Etcheverry R.O., Caballé M.F. & Llambias E. (eds.): *Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires*, pp 183–200. Relatorio del XVI Congreso Geológico Argentino, La Plata.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A.A., Casciotta, J.R., Cozzuol, M.A., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Noriega, J.I., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D. & Vucetich, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos, eastern Argentina. *Insugeo, Série de Correlación Geológica* 14: 191–237.
- Cione, A.L., Tonni, E.P. & Soibelzon, L. 2003. The broken zig-zag: Late Cenozoic large mammal and tortoise extinction in South America. *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales* 5(1): 1–19.
- Cope, E.D. 1889. The Edentata of North America. *American Naturalist* 23: 657–664.
- Costa, F.R. & Vizcaino, S.F. 2010. A diagnostic character revisited: is there a fifth toe in the forefoot of *Dasybus novemcinctus* (Xenarthra: Dasypodidae)? *Zootaxa* 2671: 61–64.
- Cozzuol, M. 2006. The Acre vertebrate fauna: diversity, geography and time. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 185–203.
- Da Costa Pereira, P.V.L.G., Victor, G.D., Porpino, K.O. y Bergqvist L.P. 2014. Osteoderm histology of late Pleistocene cingulates from the intertropical region of Brazil. *Acta Palaeontologica Polonica* 59(3): 517–535.
- De Iuliis, G., Brandoni, D. & Scillato-Yané, G.J. 2008. New remains of *Megathericulus patagonicus* Ameghino, 1904 (Xenarthra, Megatheriidae): information on primitive features of megatheriines. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 181–196.
- Delsuc, F., Scally, M., Madsen, O., Stanhope, M.J., De Jong, W.W., Catzeflis, F.M., Springer, M.S. & Douzery, E.J.P. 2002. Molecular phylogeny of living Xenarthrans and the impact of character and taxon sampling on the placental tree rooting. *Molecular Biology and Evolution* 19(10): 1656–1671.
- Delsuc, F., Vizcaino, S.F. & Douzery, E.J.P. 2004. Influence of Tertiary paleoenvironmental changes on the diversification of South American mammals: a relaxed molecular clock study within xenarthrans. *BMC Evolutionary Biology* 4: 11.
- Delsuc, F., Superina, M., Tilak, M.K., Douzery, E.J.P. & Hassanin, A. 2012. Molecular phylogenetics unveils the ancient evolutionary origins of the enigmatic fairy armadillos. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62: 673–680.
- Desmarest, A. 1803. Tatou (*Dasybus*). En: *Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle*. Vol. 21, pp. 428–436. Chez Deterville, Paris.
- Desmarest, A. 1804. Tatou. En: *Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle*. Vol. 24, pp. 28. Chez Deterville, Paris.
- Díaz, M.M. 2000. Key to the native mammals of Jujuy Province, Argentina. *Occasional Papers, Oklahoma Museum of Natural History* 7: 1–29.
- Downing, K.F. & White, R.S. 1995. The cingulates (Xenarthra) of the Leisey Shell Pit local fauna (Irvingtonian), Hillsborough County, Florida. *Bulletin of The Florida Museum of Natural History* 37(12): 375–396.
- Eisenberg, J.F. & Redford, K.H. 1999. *Mammals of the Neotropics*. Vol 2 and 3. The University of Chicago Press. 430 pps.

- Faccin, J.R.M., Oliveira, É.V. & Pereira, J.C. 2005. Osteoderms of *Propraopus* Ameghino, 1881 (Xenarthra, Dasypodidae), da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior). In: Paleo 2004, São Leopoldo. *Paleontologia em Destaque*, 49: 60.
- Faure, M., Guérin, C. & Parenti, F. 1999. The Holocene megafauna from Toca do Serrote do Artur (São Raimundo Nonato Archaeological Area, Piauí, Brazil). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Series IIA – Earth and Planetary Science*, 329: 443–448.
- Feijó, A. & Langguth, A. 2013. Mamíferos de médio e grande porte do nordeste do Brasil: distribuição e taxonomia, com descrição de novas espécies. *Revista Nordestina de Biologia* 22: 1–225.
- Feijó, A. & Cordeiro-Estrela, P. 2014. The correct name of the endemic *Dasypus* (Cingulata: Dasypodidae) from northwestern Argentina. *Zootaxa* 3887: 88–94.
- Fernicola, J.C. & Vizcaíno, S.F. 2008. Revisión del género *Stegotherium* Ameghino, 1887 (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae). *Ameghiniana* 45(2): 321–332.
- Fitzinger, L. J. 1856. *Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Wien* Tageblatt #32: 123.
- Fitzinger, L. J. 1871. Die natürliche Familie der Gürtelthiere (Dasypodes). II. Abtheilung. *Sitzungsberichte Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe* 64: 329–390.
- Flower, W.H. 1886. Exhibition of and remarks upon a rare species of armadillo belonging to the Museum of the Scarborough and Philosophical Society. *Proceedings of the Zoological Society of London*: 419–420.
- Flower, W.H. 1894. Exhibition of and remarks upon a specimen of a Hairy Armadillo (*Tatusia pilosa*). *Proceedings of the Zoological Society of London*: 655.
- Flynn, J.J. & Swisher III, C.C. 1995. Cenozoic South American Land Mammal Ages: correlation to global geochronologies. Pp. 317–333. In: Berggren, W.A., Kent, D.V. & Hardenbol, J. (eds.). *Geochronology, Time Scales, and Global Stratigraphic Correlation. SEPM (Society for Sedimentary Geology) Special Publication* 54.
- Flynn, J.J., Guerrero, J. & Swisher III, C.C. 1997. Geochronology of the Honda Group, Colombia. En: Kay, R.F., Madden, R.H., Cifelli, R.L. & Flynn, J.J. (eds.): *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*, pp. 44–59. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Francia, A., Zurita, A.E., Carlini, A.A. 2010. Diversidad de Cingulata (Mammalia, Xenarthra) en el Pleistoceno tardío de la provincia de Corrientes (Argentina) y dinámica paleoclimática. *Reunión de Comunicaciones Científicas y Tecnológicas UNNE*: CB-065. Corrientes, Argentina. <http://www.unne.edu.ar>.
- Frechkop, S. & Yepes, J. 1949. Étude systématique et zoogéographique des dasypodidés conservés à l'Institut. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 25(5): 1–56.
- Galliari, F.C. 2014. El tipo *scratch-digger* en dos armadillos (Dasypodidae, Xenarthra): ontogenia esquelética de las manos y variaciones de dígitos. *Revista del Museo de La Plata (Sección Zoología)* 24 (183): 1–14.
- Gardner, A.L. & Hayssen, V. 2004. A guide to constructing and understanding synonymies for mammalian species. *Mammalian Species* 739: 1–17.
- Gaudin, T.J. & Wible, J.R. 2006. The phylogeny of living armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): a craniodental analysis. En: Carrano, M.T., Gaudin, T.J., Blob, R.W. & Wible, J.R. (eds.): *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds and Reptiles*, pp. 153–198. The University of Chicago Press, Chicago.
- Gervais, H. 1878. Nouvelles recherches sur les mammifères fossiles propres à l'Amérique méridionale. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 86(22): 1359–1362.
- Gervais, H. & Ameghino, F. 1880. *Los mamíferos fósiles de la América meridional*. F. Savy, Paris. 225 pps.
- Góis, F., Scillato-Yané, G.J., Carlini, A.A. & Guilherme, E. 2013. A new species of *Scirrotherium* Edmund & Theodor, 1997 (Xenarthra, Cingulata, Pamphathiidae) from the late Miocene of South America. *Alcheringa* 37: 177–188.
- González de Juana, C., Iturralde de Arozena, J. & Picard, X. 1980. *Geología de Venezuela y de sus cuencas petrolíferas*. Foninves, Caracas. 1021 pps.
- González-Ruiz, L.R. & Scillato-Yané, G.J. 2008. Una nueva especie de *Stegotherium* Ameghino (Xenarthra, Dasypodidae, Stegotheriini) del Mioceno de la provincia de Santa Cruz (Argentina). *Ameghiniana* 45(4): 641–648.
- Gray, J.E. 1821. On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Medical Repository* 15: 296–310.

- Gray, J.E. 1865. Revision on the genera and species of *Entomophagous*, Edentata, founded on examination of the specimens in British Museum. *Proceedings of the Zoological Society of London* 33(1): 359–386.
- Gray, J.E. 1874. On the short-tailed armadillos (*Muletia septemcincta*). *Proceedings of the Zoological Society of London* 42(1): 244–248.
- Grimwood, I.R. 1969. Notes on the distribution and status of some Peruvian mammals. *American Committee International Wild Life Protection and New York Zoological Society, Special Publication* 21: 1–86.
- Guerrero, J. 1997. Stratigraphy, sedimentary environments, and the Miocene uplift of the Colombian Andes. En: Kay, R.F., Madden, R.H., Cifelli, R.L. & Flynn, J.J. (eds.): *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*, pp. 15–42. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Hamlett, G.W.D. 1939. Identity of *Dasybus septemcinctus* Linnaeus with notes on some related species. *Journal of Mammalogy* 20: 328–336.
- Hernández, F. 1651. *Rerum medicarum Novae Hispaniae thesaurus, seu plantarum, animalium, mineralium mexicanorum historia*. Typographeio Vitalis Mascardi, Rome. 950 pps.
- Hill, R.V. 2006. Comparative anatomy and histology of xenarthran osteoderms. *Journal of Morphology* 267: 1441–1460.
- Hoffstetter, R. 1952. Les Mammifères pléistocènes de la République de l'Equateur. *Memoires de la Société Géologique de France, Nouvelle serie* 31(1–4): 1–391.
- Hoffstetter, R. 1958. Xenarthra. En: Piveteau, J. (ed.): *Traité de Paléontologie*, pp: 535–636. Masson et Compagnie, Paris.
- Hoffstetter, R. 1968. Ñuapua, un gisement de vertébrés pléistocènes dans le Chaco Bolivien. *Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle* 40: 823–836.
- Hoffstetter, R. 1982. Les Edentes Xenarthres, un groupe singulier de la faune neotropicale. In: Gallitelli, E.M. (ed.). *Proceedings First International Meeting on Paleontology, Essential of Historical Geology*: 385–443. Venecia, Italia.
- Holmes, W.W. & Simpson, G.G. 1931. Pleistocene exploration and fossil edentates in Florida. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 59: 383–418.
- Hungerbühler, D., Steinmann, M., Winkler, W., Seward, D., Egüez, A., Heller, F. & Ford, M. 1995. An integrated study of fill and deformation in the Andean intermontane basin of Nabón (Late Miocene), southern Ecuador. *Sedimentary Geology* 96: 257–279.
- Hungerbühler, D., Steinmann, M., Winkler, W., Seward, D., Egüez, A., Peterson, D.E., Helg, U. & Hammer, C. 2002. Neogene stratigraphy and Andean geodynamics of southern Ecuador. *Earth-Science Reviews* 57: 75–124.
- Husson, A.M. 1978. *The mammals of Suriname*. Zoölogische Monographieën van het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie 2. E.J. Brill, Leiden. 729 pps.
- ICZN 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*, 4th ed. International Trust for Zoological Nomenclature, London. 306 pps.
- Illiger, C. 1811. *Prodromus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriusque classis*. C. Salfeld, Berlin. 301 pps.
- Jasinski, S.E. & Wallace, C. 2014. Investigation into the paleobiology of *Dasybus bellus* using geometric morphometrics and variation of the calcaneus. *Journal of Mammalian Evolution* 21(3): 285–298.
- Kay, R.F. & Cozzuol, M.A. 2006. New platyrrhine monkeys from the Solimões Formation (late Miocene, Acre State, Brazil). *Journal of Human Evolution* 50: 673–686.
- Klippel, W.E. & Parmalee, P.W. 1984. Armadillos in North American late Pleistocene contexts. *Carnegie Museum of Natural History Special Publication* 8: 149–160.
- Kloster, A., Gnaedinger, S., Adami-Rodrigues, K. & Urban, C. 2012. Novo registro de *Zollernioxydon tinocoi* Mussa (Fabaceae) no Vale do Juruá, Mioceno da Formação Solimões, Bacia do Acre, Brasil. *Gaea* 8(1): 26–32.
- Kraft, R. 1995. Xenarthra. En: Niethammer, J., Schlieman, H. & Starck, D. (eds.): *Handbuch der Zoologie, vol. 8 (Mammalia)*, pp: 1–79. Verlag de Gruyter & Co., Berlin.
- Krauss, F. 1862. Ueber ein neues Gürtelthier aus Surinam. *Archiv für Naturgeschichte* 28(1): 19–34.

- Krmpotic, C.M., Ciancio, M.R., Barbeito, C., Mario, R.C. & Carlini, A.A. 2009. Osteoderm morphology in recent and fossil euphractine xenarthrans. *Acta Zoologica (Stockholm)* 90: 339–351.
- Latrubesse, E.M. & Rancy, A. 1998. The late Quaternary of the Upper Juruá River, southwestern Amazonia, Brazil: geology and vertebrate paleontology. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 11: 27–46.
- Latrubesse, E.M., Bocquentin, J., Santos, C.R. & Ramonell, C.G. 1997. Paleoenvironmental model for the late Cenozoic southwestern Amazonia paleontology and geology. *Acta Amazonica* 27: 103–118.
- Latrubesse, E.M., Silva, S.F., Cozzuol, M. & Absy, M.L. 2007. Late Miocene continental sedimentation in the southwestern Amazonia and its regional significance: biotic and geological evidence. *Journal of South American Earth Science* 23: 61–80.
- Latrubesse, E.M., Cozzuol, M., Silva-Caminha, S.A.F., Rigsby, C.A., Absy, M.L. & Jaramillo, C. 2010. The Late Miocene paleogeography of the Amazon Basin and the evolution of the Amazon River system. *Earth-Science Reviews* 99: 99–124.
- Layne, J.N. 2003. Armadillo: *Dasybus novemcinctus*. En: Feldhammer, G.A., Thompson, B.C. & Chapman, J.A. (eds.): *Wild Mammals in North America: Biology, Management, and Conservation*, pp 75–97. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Lesson, R.P. 1827. *Manuel de mammalogie, ou histoire naturelle de mammifères*. Roret, Paris. 441 pps.
- Letts, B. & Shapiro, B. 2010. The recovery of ancient DNA from *Dasybus bellus* provides new possibilities for investigating late Pleistocene mammal response to climate change. *Geophysical Research Abstracts* 12: EGU2010-14443-1.
- Letts, B. & Shapiro, B. 2012. Case study: ancient DNA recovered from Pleistocene-age remains of a Florida armadillo. *Methods in Molecular Biology* 840: 87–92.
- Linnaeus, C. 1754. Classis 1. Quadrupedia. *Museum Srae R.ae M.tis Adolphi Friderici Regis... Quadrupedia. Aves, Amphibia, Pisces, Insecta, Vermes describuntur et determinantur*, pp. 1–12. Typographia Regia, Holmiae.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classis, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. 10<sup>a</sup> ed. Laurentii Salvii, Stockholm. 824 pps.
- Lönnerberg, E. 1928. Notes on some South American Edentates. *Arkiv for Zoologi* 20(10): 1–17.
- Loughry, J., McDonough, C. & Abba, A.M. 2014. *Dasybus novemcinctus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Accedido el 8 de Agosto de 2014.
- Lund, P.W. 1840. Blik paa Brasiliens Dyreverden fur Sidste Jordomvaeltning. Treide Afhandling: Forsaettelse af Pattedyrene. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger* 8: 217–272.
- Lund, P.W. 1842. Blik paa Brasiliens Dyreverden for sidste Jordomvaeltning. Fjerde Afhandling: Forstaettelse af Pattedyrene. *Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger* 9: 137–209.
- Lydekker, R. 1894. Contribution to a knowledge of the fossil Vertebrates of Argentina — The extinct Edentates of Argentina. *Anales del Museo de La Plata (Paleontología)* 3: 1–118.
- Madden, R.H., Guerrero, J., Kay, R.F., Flynn, J.J., Swisher III, C.C. & Walton, A.H. 1997. The Laventan Stage and Age. En: Kay, R.F., Madden, R.H., Cifelli, R.L. & Flynn, J.J. (eds.): *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*, pp. 499–519. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Marcgrave, G. 1648. *Historiae rerum naturalium Brasiliae*. En: Piso, G. & Marcgrave, G. (eds.): *Historiae naturalis Brasiliae*, pp. 1–293. F.H. Haack y L. Elsevier, Leiden y Amsterdam.
- Marshall, L.G. & Sempere, T. 1991. The Eocene to Pleistocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. En: Suárez-Soruco, R. (ed.): *Fosiles y Facies de Bolivia*, Vol. I-Vertebrados, pp. 631–652. Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, Santa Cruz.
- Marshall, L.G., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Reig, O.A., Bombin, M. & Mones, A. 1984. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Palaeovertebrata – Mémoire Extraordinaire* 1–76.
- McBee, K. & Baker, R.J. 1982. *Dasybus novemcinctus*. *Mammalian Species* 162: 1–9.

- McDonald, H.G. 2005. Paleocology of extinct xenarthrans and the Great American Biotic Interchange. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 45(4): 319–340.
- McKenna, M.C. & Bell, S.K. 1997. *Classification of mammals above the species level*. New York, Columbia University Press. 640 pps.
- McNab, B.K. 1980. Energetics and the limits to a temperate distribution in armadillos. *Journal of Mammalogy* 61: 606–627.
- Moeller, W. 1968. Allometrische Analyse der Gürteltierschädel. Ein Beitrag zur Phylogenie der Dasypodidae Bonaparte, 1838. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* 85: 411–528.
- Möller-Krull, M., Delsuc, F., Churakov, G., Marker, C., Superina, M., Brosius, J., Douzery, E.J. & Schmitz, J. 2007. Retroposed elements and their flanking regions resolve the evolutionary history of xenarthran mammals (armadillos, anteaters, and sloths). *Molecular Biology and Evolution* 24(11): 2573–2582.
- Mondolfi, E. 1967. Descripción de un nuevo armadillo del género *Dasypus* de Venezuela (Mammalia-Edentata). *Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 78: 149–167.
- Moreno, F.P. & Mercerat, A. 1891. Exploración arqueológica de la Provincia de Catamarca: Paleontología. *Revista del Museo de La Plata* 1: 222–236.
- Morgan, G.S. 2005. The Great American Biotic Interchange in Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 45(4): 271–311.
- NatureServe 2014. Predicted distribution of *Dasypus pilosus*. <[http://cheetah.natureserve.org/aboutUs/latinamerica/maps\\_dist\\_mammals/Dasypus\\_pilosus.jsp](http://cheetah.natureserve.org/aboutUs/latinamerica/maps_dist_mammals/Dasypus_pilosus.jsp)>. Accedido el 8 de Agosto de 2014.
- Negri, F.R., Bocquentin-Villanueva, J., Ferigolo, J. & Antoine, P.O. 2010. A review of Tertiary mammal faunas and birds from western Amazonia. En: Hoorn, C. & Wesselingh F.P. (eds.): *Amazonia: landscape and species evolution*, pp. 245–258. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Oliveira, É.V. & Bergqvist, L.P. 1998. A new Paleocene armadillo (Mammalia, Dasypodoidea) from the Itaboraí Basin, Brazil. *Asociación Paleontologica Argentina, Publicación Especial* 5: 35–40.
- Oliveira, É.V. & Pereira, J.C. 2009. Intertropical cingulates (Mammalia, Xenarthra) from the Quaternary of Southern Brazil: systematic and paleobiogeographical aspects. *Revista Brasileira de Paleontologia* 12: 167–178.
- Oliveira, É.V., Ribeiro, A.M. & Bergqvist, L.P. 1997. A new Oligocene Cingulate (Mammalia: Xenarthra) from the Taubaté Basin, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 69(4): 461–470.
- Oliveira, É.V., Porpino, K.O. & Silva, F.M. 2013. New material of *Pachyarmatherium* from the late Pleistocene of northeastern Brazil: insights into its morphology and systematics. *Paläontologische Zeitschrift* 87(4): 505–513.
- Ortiz-Jaureguizar, E. & Cladera, G.A. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66(3): 498–532.
- Pacheco, V. 2002. Mamíferos del Perú. En: Ceballos, G. & Simonetti, J. (eds.): *Diversidad y Conservación de los Mamíferos Neotropicales*, pp. 503–550. CONABIO - UNAM. México, D.F.
- Paula-Couto, C. 1949. Novas observações sobre paleontologia e geologia do depósito calcário de São José de Itaboraí. *Notas Preliminares e Estudos, Ministério da Agricultura, Departamento Nacional de Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineração* 49.
- Paula-Couto, C. 1973. Edentados fósseis de São Paulo. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 45: 261–275.
- Paula-Couto, C. 1979. *Tratado de Paleomastozoologia*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. 590 pps.
- Paula-Couto, C. 1980. *Propraopus punctatus* (Lund, 1840) no Pleistoceno de Cerca Grande, Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 52: 323–325.
- Paula-Couto, C. 1982. Pleistocene armadillo from Cantagalo, State of Rio de Janeiro. *Iheringia, série Geologia* 7: 65–68.
- Paula-Couto, C. 1983. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil, VI – Edentata Cingulata. *Iheringia, Série Geologia* 8: 33–49.
- Pelzeln, A. von. 1883. Brasilische Säugethiere. Resultate von Johann Natterer's Reisen in den Jahren 1817 bis 1835.

- Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* 33 (Suppl): 1–140.
- Pessôa, J.B., Lima, D.T., Abrantes, É.A.L., Porpino, K.O. & Avilla, L.S. 2008. Systematic revision of long-nosed armadillos (Mammalia, Cingulata, Dasypodidae). *Boletim de Resumos do VI Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados. Paleontologia em Destaque, Edição Especial*: 161–162.
- Peters, W. 1864. Über neue Arten de Säugethier-gattungen *Geomys*, *Haplodon* und *Dasypus*. *Monatsbericht der Königlich-Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin* 1865: 177–181.
- Pitana, V.G. & Ribeiro, A.M. 2007. Novos materiais de *Propaopus* Ameghino, 1881 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) do Pleistoceno final, Rio Grande do Sul, Brasil. *Gaea* 3: 60–67.
- Pons, D. 1969. A propos d'une Goupiaceae du Tertiaire de Colombie: *Goupioxylon stutzeri* Schonfeld. *Palaeontographica* 128: 65–80.
- Porpino, K.O., Fernicola, J. C. & Bergqvist, L. P. 2009. A new cingulate (Mammalia: Xenarthra), *Pachyarmatherium brasiliense* sp. nov., from the Late Pleistocene of Northeastern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29(3): 881–893.
- Rabassa, J., Coronato, A.M. & Salemme, M. 2005. Chronology of the Late Cenozoic Patagonian glaciations and their correlation with biostratigraphic units of the Pampean region (Argentina). *Journal of South American Earth Science* 20: 81–103.
- Repetto, F. 1977. Un mamífero fósil nuevo en el Terciario del Ecuador (Azuay, Cañar). *Tecnológica, Escuela Politécnica del Litoral (Guayaquil)* 1: 33–38.
- Rey, O. 1990. Análisis comparativo y correlación de las formaciones Codore y La Vela, estado Falcón. Disertación de M.Sc. Facultad de Ingeniería, Universidad Central de Venezuela, 163 pps.
- Rey, O. 1997. Vergel, Miembro (Formación San Gregorio). PDVSA. <<http://www.pdv.com/lexico/v13w.htm>>. Accedido el 8 de Agosto del 2014.
- Ribeiro, A.M., Madden, R.H., Negri, F.R., Kerber, L., Hsiou, A.S. & Rodrigues, K.A. 2013. Mamíferos fósiles y biocronología en el Suroeste de la Amazonia, Brasil. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 14: 207–221.
- Rincón, A.D. & White, R.S. 2007. Los Xenarthra Cingulata del Pleistoceno tardío (Lujanense) de Cerro Misión, Estado Falcón, Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 41: 2–12.
- Rincón, A.D., White, R.S. & McDonald, G.H. 2008. Late Pleistocene Cingulates (Mammalia: Xenarthra) from Mene de Inciarte tar pits, Sierra de Perijá, western Venezuela. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28(1): 197–207.
- Robertson, J.S. 1976. Latest Pliocene mammals from Haile XVA, Alachua County, Florida. *Bulletin of the Florida State Museum* 20(3): 111–186.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 25: 1–247.
- Scheyer, T.M., Aguilera, O.A., Delfino, M., Fortier, D.C., Carlini, A.A., Sánchez, R., Carrillo-Briceño, J., Quiroz, L. & Sánchez-Villagra, M.R. 2013. Crocodylian diversity peak and extinction in the late Cenozoic of the northern Neotropics. *Nature Communications*, DOI: 10.1038/ncomms2940.
- Schimitz, P.I. 1990. O povoamento pleistocênico do Brasil. *Revista de Arqueologia Americana* 1: 9–32.
- Schubert, B.W. & Graham, R.W. 2000. Terminal Pleistocene armadillo (*Dasypus*) remains from the Ozark Plateau, Missouri, USA. *PaleoBios* 20(1): 1–6.
- Schulthess, B. 1919. Beiträge zur Kenntnis der Xenarthra auf Grund der "Santiago Roth'schen Sammlung" des Zoologischen Museums der Universität Zürich. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse* XLIV.
- Scillato-Yané, G.J. 1976. Dasypodidae from Riochican of Itaboraí (Brazil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 48: 527–530.
- Scillato-Yané, G.J. 1980. Catálogo de los Dasypodidae fósiles (Mammalia, Edentata) de la República Argentina. *Actas del II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología* 3: 7–36.

- Scillato-Yané, G.J. 1982. Los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno y Pleistoceno de Argentina. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 159 pp. (Inédito).
- Scillato-Yané, G.J., Carlini, A.A., Vizcaíno, S.F. & Ortiz-Jaureguizar, E. 1995. Los xenartros. En: Alberdi, M.T., Leone, G. & Tonni, E.P. (eds.): *Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*, pp. 183–209. Monografías del CSIC 12, Madrid, España.
- Scillato-Yané, G.J., Carlini, A.A., Tonni, E.P. & Noriega, J.I. 2005. Palaeobiogeography of the late Pleistocene pampatheres of South America. *Journal of South American Earth Science* 20(1/2): 131–138.
- Scillato-Yané, G.J., Góis, F., Zurita, A.E., Carlini, A.A., González-Ruiz, L.R., Krmptotic, C.M., Oliva, C. & Zamorano, M. 2013. Los Cingulata (Mammalia, Xenarthra) del ‘Conglomerado Osífero’ (Mioceno tardío) de la Formación Ituzaingó, Entre Ríos, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 14: 118–134.
- Scott, W.B. 1903–04. Mammalia of the Santa Cruz Beds. Part 1: Edentata. *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia* 5: 1–364.
- Shapiro, B., Graham R.W. & Letts, B. 2015. A revised evolutionary history of armadillos (*Dasypus*) in North America based on ancient mitochondrial DNA. *Boreas* 44(1): 14–23.
- Simpson, G.G. 1929. Pleistocene mammalian fauna of the Seminole Field, Pinellas County, Florida. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 56: 561–599.
- Simpson, G.G. 1943. Criteria for genera, species, and subspecies in zoology and paleozoology. *Annals of the New York Academy of Sciences* 44: 145–178.
- Simpson, G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: 1–335.
- Simpson, G.G. 1948. The beginning of the Age of Mammals in South America. Part I. Introduction, Edentata, Condylarthra, Litopterna, and Notiotrogonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 91: 1–232.
- Simpson, G.G. 1951. The species concept. *Evolution* 5: 285–298.
- Smith, K.K. & Redford, K.H. 1990. The anatomy and function of the feeding apparatus in two armadillos (Dasypoda): anatomy is not destiny. *Journal of Zoology* 222: 27–47.
- Soilbelzon, E., Miño-Boilini, A.R., Zurita, A.E. & Krmptotic, C.M. 2010. Los Xenarthra (Mammalia) del Ensenadense (Pleistoceno inferior a medio) de la Región Pampeana (Argentina). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27(3): 449–469.
- Soilbelzon, E., Medina, M. & Abba, A.M. 2012. Late Holocene armadillos (Mammalia, Dasypodidae) of the Sierras of Córdoba, Argentina: zooarchaeology, diagnostic characters and their paleozoological relevance. *Quaternary International* 299: 72–79.
- Stainforth, R.M. 1962. Definitions of some new stratigraphic units in western Venezuela: Las Pilas, Cocuiza, Vergel, El Jebe, Tres Esquinas and Nazaret. *Boletín de la Asociación Venezolana de Geología y Minería y Petróleo* 5: 279–282.
- Superina, M. & Abba, A.M. 2014. *Dasypus pilosus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Accedido el 8 de Agosto de 2014.
- Superina, M., Trujillo, F., Arteaga, M. & Abba, A.M. 2014. *Dasypus sabanicola*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Accedido el 8 de Agosto de 2014.
- Talmage, R.V. & Buchanan, G.D. 1954. The armadillo (*Dasypus novemcinctus*). A review of its natural history, ecology, anatomy and reproductive physiology. *Rice Institute Pamphlet, Monograph in Biology* 41(2): 1–135.
- Taulman, J.F. & Robbins, L.W. 1996. Recent range expansion and distributional limits of the nine-banded armadillo (*Dasypus novemcinctus*) in the United States. *Journal of Biogeography* 23(5): 635–648.
- Tedford, R.H., Albright III, L.B., Barnosky, A.D., Ferrusquia-Villafranca, I., Hunt Jr. R.M., Storer, J.E., Swisher III, C.C., Voorhies, M.R., Webb, A.D. & Whistler, D.P. 2004. Mammalian biochronology of the Arikarean through Hemphillian interval (Late Oligocene through early Pliocene epochs), North America. En: Woodburne, M.O. (ed.): *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America: biostratigraphy and geochronology*, pp. 169–231. Columbia University Press, New York.

- Tejedor, M.F., Goin, F.J., Gelfo, J.N., López, G., Bond, M., Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J., Woodburne, M.O., Chornogubsky, L., Aragón, E., Reguero, M., Czaplewski, N., Vincon, S., Martin G. & Ciancio M. 2009. New Early Eocene Mammalian Fauna From Western Patagonia, Argentina. *American Museum Novitates* 3638: 1–43.
- Thomas, O. 1911. The mammals of the tenth edition of Linnaeus; an attempt to fix the types of the genera and the exact bases and localities of the species. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1911: 120–158.
- Thomas, O. (1927). The Godman-Thomas Expedition to Peru. V. Mammals collected by Mr. R. W. Hendee in the province of San Martín, N. Peru, mostly at Yurac Yacu. *Annals and Magazine Natural History*, 9th ser. 19: 361–375.
- Trouessart, E.-L. (1898). Fasciculus V. Sirenia, Cetacea, Edentata, Marsupialia, Allotheria, Monotremata. En: *Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium*, Tomo II, pp. 999–1264. R. Friedländer & Sohn, Berolini.
- Trouessart, E.-L. (1905). Cetacea, Edentata, Marsupialia, Allotheria, Monotremata. En: *Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium. Quinquennale supplementum (1899–1904)*, Tomo IV, pp. 753–929. R. Friedländer & Sohn, Berolini.
- Ubilla, M. & Perea, D. 1999. Quaternary vertebrates of Uruguay: a biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. En: Rabassa, J. & Salemme, M. (eds.). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 75–90.
- Victor, G.D. 2011. Análise paleohistológica dos osteodermos dos cingulados (Xenarthra, Mammalia) do paleógeno brasileiro. Trabalho de Conclusão de Curso (Bacharelado/Modalidade Zoologia), Curso de Graduação em Ciências Biológicas, Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 44 pps. (Inédito).
- Vizcaíno, S.F. 1994. Sistemática y Anatomía de los Astegotheriini Ameghino, 1906 (nuevo rango) (Xenarthra, Dasypodidae, Dasypodinae). *Ameghiniana* 31: 3–13.
- Vizcaíno, S.F. 1995. Identificación específica de las “mulitas”, género *Dasypus* L. (Mammalia, Dasypodidae), del noroeste argentino. Descripción de una nueva especie. *Mastozoología Neotropical* 2(1): 5–13.
- Vizcaíno, S.F. 1997. Armadillos del noroeste argentino (Provincias de Jujuy y Salta). *Edentata* 3: 7–10
- Vizcaíno, S.F., Perea, D. & Ubilla, M. 1995. Presencia de *Dasypus* (Mammalia Edentata, Dasypodidae) en la formación Sopas (Pleistoceno tardío de Uruguay). Distribución cronológica del género. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 95–99.
- Vizcaíno, S.F., Rinderknecht, A. & Czewonogora, A. 2003. An enigmatic Cingulata (Mammalia: Xenarthra) from the Late Miocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 981–983.
- Voorhies, M.R. 1987. Fossil armadillos in Nebraska: the northernmost record. *Southwest Naturalist* 32: 237–243.
- Vucetich, M.G., Reguero, M.A., Bond, M., Candela, A.M., Carlini, A.A., Deschamps, C.M., Gelfo, J.N., Goin, F.J., López, G.M., Ortiz-Jaureguizar, E., Pascual, R., Scillato-Yané, G.J. & Vieytes, E.C. 2007. Mamíferos continentales del Paleógeno argentino: las investigaciones de los últimos cincuenta años. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 11: 239–255.
- Vucetich, M.G., Carlini, A.A., Aguilera, O. y Sánchez-Villagra, M. 2010. The Tropics as reservoir of otherwise extinct mammals: the case of rodents from a new Pliocene faunal assemblage from northern Venezuela. *Journal of Mammalian Evolution* 17: 265–273.
- Webb, S. 2006. The Great American Biotic Interchange: patterns and processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93: 245–257.
- Wetzel, R.M. 1982. Systematics, distribution, ecology, and conservation of South American edentates. Pp. 345–375. In: Mares, M.A. & Genoways, H.H. (eds.). *Mammalian biology in South America. Special Publications Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh* 6: 1–539.
- Wetzel, R.M. 1985. Taxonomy and distribution of armadillos. En: Montgomery, G.G. (ed.): *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*, pp. 23–46. Smithsonian Institution, Washington DC.
- Wetzel, R.M. & Mondolfi, E. 1979. The subgenera and species of long-nosed armadillos, genus *Dasypus*. En: Eisenberg, J.F. (ed): *Vertebrate Ecology in the Northern Neotropic*, pp 43–63. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Wetzel, R.M., Gardner, A.L., Redford, K.H. & Eisenberg, J.F. 2007. Order Cingulata. En: Gardner, A.L. (ed.): *Mammals of South America, Vol. 1 – Marsupial, Xenarthrans, Shrews, and Bats*, pp: 128–157. The University of Chicago Press, Chicago.

- Wilson, D.E. & Reeder, D.M. 2005. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. 3<sup>rd</sup> ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore. 2122 pps.
- Winge, H. 1915. Jordfunde og nulevende Gumlere (Edentata) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *E. Museo Lundii* 3(2): 1–321.
- Wolf, T. 1875. Geognostische Mittheilungen aus Ecuador. 4: Kritische Zusammenstellung der in Ecuador stattgefundenen Vulkan-Ausbrüche und Erdleben seit der Zeit der Conquista. *Neues Jahrbuch für Mineralogie Geologie und Paläontologie* 152–170.
- Woodburne, M. 2010. The Great American Biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal of Mammalian Evolution* 17: 245–264.
- Yepes, J. 1928. Los "Edentata" argentinos. Sistemática y distribución. *Revista de la Universidad de Buenos Aires*, ser. 2a 1: 461–515.
- Yepes, J. 1933. Una nueva especie de "mulita" (Dasypodidae) para el norte argentino. *Physis* 11: 225–232.
- Zamorano, M. & Scillato-Yané, G.J. 2008. Registro de *Dasypus (Dasypus) novemcinctus* en el Sudoeste de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *BioScriba* 1: 17–26.
- Zárate, M.A., Schultz, P.H., Blasi, A., Heil, C., King, J. & Hames, W. 2007. Geology and geochronology of type Chasicuan (late Miocene) mammal-bearing deposits of Buenos Aires (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 23: 81–90.
- Zurita, A.E., Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J. & Tonni, E.P. 2004. Mamíferos extintos del Cuaternario de la Provincia del Chaco (Argentina) y su relación con aquéllos del este de la región pampeana y de Chile. *Revista Geológica de Chile* 31(1): 65–87.
- Zurita, A.E., Oliveira, É.V., Toriño, P., Rodríguez-Bualó, S.M., Scillato-Yané, G.J., Luna, C. & Krapovickas, J. 2011. On the taxonomic status of some Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the Pleistocene of South America. *Annales de Paléontologie* 97(1-2): 63–83.

## Apéndice 1.

### Ejemplares de *Dasypodini* examinados.

***Anadasypus hondanus***: IGM 183499 (holotipo), IGM 183320, IGM 183372, IGM 183448, IGM 183529, IGM 183722, IGM 183862, IGM 184523, UCMP 37408A, UCMP 38440, UCMP 38723A, UCMP 39641, UCMP 40015, UCMP 40066, UCMP 41161, UCMP 41798, UCMP 41799.

***Anadasypus aequatorianus***: MEPN 4363 (holotipo) y MEPN 4361.

***Anadasypus sp. nov.?***: LPP/UFAC 5384, AMNH 55757.

***Pliodasypus vergelianus***: AMU-CURS 192A (holotipo), AMU-CURS 192B, AMU-CURS 192C.

***Propraopus sulcatus***: AMNH 11261; CTES-PZ AT 04-45; FLMNH 91288, FLMNH 92404, FLMNH 150645 (parcialmente); MACN 1610, MACN 1630, MACN 2248, MACN 6166, MACN 6985, MACN 7027, MACN 8959, MACN 10068, MACN 10085, MACN 13017, MACN 13837, MACN 17989; MACN-A 1170, MACN-A 10989; MLP 52-IX-28-3, MLP 52-X-1-43, MLP 52-X-2-17, MLP 52-X-3-97, MLP 58-IX-3-26, MLP 69-VIII-5-3, MLP 69-VIII-8-8, MLP 69-VIII-22-3, MLP 69-VIII-22-3, MLP 69-VIII-25-10, MLP 69-IX-9-9, MLP 69-XII-26-4, MLP 76-VII-1-1, MLP 86-VI-23-34 a 48, MLP 90-V-1-4, MLP 91-IV-15-34, MLP 91-IV-15-41, MLP 91-IV-15-42, MLP 91-IV-15-44, MLP 91-IV-25-183; MCL 20984/09, 10, 12, 13; MHN 182, MHN 245, MHN 959, MHN 960,

MHN 962–964, MHN 971–981, MHN P200; PVL 4720; UNIRIO-PM 1120–1164; fotos en Winge (1915: pl. V.3, 4).

***Dasytus bellus***: AMNH 23542 (holotipo), AMNH 23543–23546 (paratipos), AMNH 23433, AMNH 23470, AMNH 23583–23585, AMNH 45746, AMNH 96325–96328, AMNH 96330, AMNH 99231, AMNH 99232, AMNH 99263, AMNH 108484 y 108485 (calcos); AMNH Fla 1208–1212, AMNH Fla 1217, AMNH Fla 70-1167, AMNH Fla 70-1168, AMNH Fla 75-1337, AMNH Fla 75-1338, AMNH Fla 89-1625, AMNH Fla 101-1873, AMNH Fla 101-1916, AMNH Fla 250-6665, AMNH Fla 253-6680; FLMNH 2403, FLMNH 2478 (muestreado para paleohistología), FLMNH 2910, FLMNH 2932, FLMNH 3324, FLMNH 3350, FLMNH 9358, FLMNH 16687, FLMNH 16690, FLMNH 16691, FLMNH 16698, FLMNH 22696, FLMNH 24843, FLMNH 24844, FLMNH 24935, FLMNH 24938, FLMNH 24949, FLMNH 61906, FLMNH 114539, FLMNH 126325, FLMNH 130011, FLMNH 135630, FLMNH 135636–135638, FLMNH 135650, FLMNH 178509–178545, FLMNH 201289, FLMNH 219980 y 219981 (preparados paleohistológicas), FLMNH 223819, FLMNH 223919, FLMNH 224001, FLMNH 224494, FLMNH 224700, FLMNH 224800, FLMNH 234493, FLMNH 224494, FLMNH 234498, FLMNH 241312–241315, FLMNH 241325, FLMNH 241342, FLMNH 243460, FLMNH 245214, FLMNH 246956, FLMNH 247957, FLMNH 261943.

***Dasytus punctatus***: Fotos de ZMK 1/1845: 13767 (lectotipo); MCN 009, MCN 014; MCL 20984/03, /05, /07, /11, MCL 21001, MCL 30676–30705; MN 552-V; fotos en Winge (1915, pl. V.1, 2 y pl. VI).

***Dasytus novemcinctus***: Fotos de NRM 532077 (tipo); AMNH 55771 (fósil), AMNH 5942, AMNH 29828, AMNH 32356, AMNH 33149, AMNH 42441, AMNH 42883, AMNH 42914, AMNH 46600, AMNH 93116, AMNH 133261, AMNH 133266, AMNH 133267, AMNH 136252, AMNH 136254, AMNH 140496 (identificado equivocadamente como *D. kappleri*), AMNH 147494, AMNH 172715, AMNH 176676, AMNH 177078, AMNH 205726, AMNH 205727, AMNH 208100, AMNH 211669–211674, AMNH 215067, AMNH 242337, AMNH 255865, AMNH 255866, AMNH 255868, AMNH 255869, AMNH 261306, AMNH 262659; MCL 30644–30653 (fósiles); MCN-MA 99, MCN-MA 986, MCN-MA 2788, MCN-MA 2836, MCN-MA 3021; MLP 01.I.03.74 a 01.I.03.76, MLP 02.III.00.14, MLP 02.X.02.1; MN 5006, MN 5789, MN 24465, MN 26915, MN 27945, MN 42850, MN 30687, MN 24465, MN 10044, MN 51653, MN 73301; MZUSP 7996, MZUSP 10431, MZUSP 13800, MZUSP 13801, MZUSP 20189.

***Dasytus septemcinctus***: AMNH 133258 (identificado equivocadamente como *D. hybridus*); MLP 1877; MN 1048, MN 2366, 2367, MN 2370, MN 2693, MN 4291, MN 10062, MN 10071, MN 10091, MN 24022, MN 23989, MN 23997, MN 24005, MN 24007, MN 24024, MN 24094, MN 24469, MN 41960, MN 41961, MN 51652, MN 53376, MN 55051–53, MN 59336, MN 59478, MN 63454, MN 68375; MZUSP 5111, MZUSP 8111, MZUSP 19983, MZUSP 19984.

***Dasytus hybridus***: AAC 7, AAC 12; AMNH 205692–205695, AMNH 205706, AMNH 205707; MLP 1-I-03-65, MLP 1-I-03-67, MLP 1-I-03-69, MLP 1-I-03-70, MLP 3-X-94-3, MLP 3-X-96-1.

***Dasytus kappleri***: AMNH 48131, AMNH 48132, AMNH 48222, AMNH 64118, AMNH 64119, AMNH 76573, AMNH 76574, AMNH 76933, AMNH 77755, AMNH 98464, AMNH 98812, AMNH 136251, AMNH 136253, AMNH 136255, AMNH 267011; MN 20581, MN 26931, MN 42853, MN 42854; MUSM 697, MUSM 11083, MUSM 23073; MZUSP 8950, MZUSP 24798.

***Dasypus sabanicola***: Fotos de MEBRG 965 (holotipo); MLP 22.II.00.6.

***Dasypus mazzai***: MLP 30-III-90-8, MLP 30-III-90-1, MLP 30-III-90-2, MLP 30-III-90-3, MLP 30-III-90-4, 3 MLP 0-III-90-5, MLP 30-III-90-7, MLP 10.II.99.6.

***Cryptophractus pilosus***: Fotos de NMW 222 (holotipo); MUSM 2056; MUSM 7499, MUSM 7500, MUSM 7501, MUSM 7502, MUSM 7503, MUSM 7504, MUSM 7505, MUSM 24214, MUSM-ING 633, MUSM-CT 1312. Fotos de IRSNB 291536; LSU 21888; MSB:Mamm 49990.

## Apéndice 2.

### Otros cingulados examinados.

***Eocoleophorus glyptodontoides***: MN 4593–99-V, MN 4600–4602-V, MN 4604-V, MN 4607-V, MN 4607-V, MN 4611-V, MN 4615-V; VT 559, VT 560, VT 1080, VT 1089, VT 1090, VT 1095, VT 1395, VT 1397, VT 1429, VT 1442, VT 1468.

***Nanoastegotherium prostaticum***: IGM 183912 (holotipo).

***Pachyarmatherium leisey***: FLMNH 64347 (holotipo), FLMNH 67099, FLMNH 80371, FLMNH 81624, FLMNH 81807 (paratipos), FLMNH 85271, FLMNH 86400, FLMNH 86450, FLMNH 87442, FLMNH 178504–178508, FLMNH 131969–131974, FLMNH 132042–132045, FLMNH 132053, FLMNH 135635, FLMNH 135639, FLMNH 135640, FLMNH 135668, FLMNH 142208–142211, FLMNH 224501–224506, FLMNH 255211 (muestrado para paleohistología).

***Pachyarmatherium cf. brasiliense***: MCL 20999; MCT-M 562.

***Peltephilus ferox***: MACN A 7784–7798.

***Riostegotherium yanei***: AMNH 109565 (calcos); MCN 1774 (holotipo), MCN 1775–1779; MCT 1311-LE; MLP 75-XII-26-1 a 8; UFRJ-DG 317M.

***Stegotherium tauberi***: YPM-VPPU 15565, YPM-VPPU 15566.

***Stegotherium variegatum***: AR 10-133

## Apéndice 3.

### Medidas utilizadas y tablas comparativas.

**Medidas utilizadas** (en milímetros, obtenidas con calibre de error 0,1mm)

Medidas craneanas: **AC**, ancho bicigomático; **IR**, índice rostral, calculado como la razón entre LR y LMC; **LMC**, longitud máxima del cráneo; **LR**, longitud del rostro al nivel sagital, definida como la distancia entre foramen lacrimonasal y la extremidad anterior del cráneo.

Medidas corporales: **BM**, número de bandas totalmente móviles; **LC**, longitud de la cola; **LCC**, longitud cabeza–cuerpo; **NB4**, número de osteodermos en la cuarta banda móvil.

Medidas de los osteodermos: **AM**, ancho máximo; **AP**, longitud antero-posterior sobre la línea media; **AP-po**, longitud de la porción ornamentada, para los elementos móviles; **E**, espesor máximo

del cuarto posterior sobre la línea media, para los elementos fijos; **E-dh**, espesor en la depresión horizontal, para los elementos móviles.

**Tabla 1.** Comparación entre los osteodermos fijos de los Dasypodini en cuanto a cantidad y distribución de forámenes.

Taxón	Forámenes en el sp; mín-máx (valor más frecuente)	Foramen en por lo menos una intersección entre sp y sr	Distribución de forámenes en el sp
† <i>A. hondanus</i> <sup>(a)</sup>	2–5 (4)	Presente	Restringidos a la mitad anterior
† <i>A. aequatorianus</i> <sup>(a)</sup>	4–6 (4)	Presente	Restringidos a la mitad anterior
† <i>Pl. vergelianus</i> <sup>(b)</sup>	4	n/a	En todo el surco
† <i>P. sulcatus</i>	2–5 (3)	Ausente	Restringidos a la mitad anterior
† <i>D. punctatus</i>	6–16 (10)	Presente	En todo el surco
† <i>D. bellus</i>	3–9 (4)	Raramente Presente	Pocos/ninguno en la mitad posterior
<i>D. novemcinctus</i>	2–9 (4)	Presente/Ausente	En todo el surco
<i>D. septemcinctus</i>	2–9 (4)	Presente/Ausente	Pocos/ninguno en la mitad posterior
<i>D. hybridus</i>	4–9 (6)	Presente	En todo el surco
<i>D. kappleri</i>	3–7/7–18 <sup>(c)</sup>	Presente	En todo el surco
<i>D. sabanicola</i> <sup>(d)</sup>	1–5	Presente	En todo el surco
<i>D. mazzai</i>	3–8 (4)	Presente	En todo el surco
<i>C. pilosus</i> <sup>(e)</sup>	27–38 (32)	n/a	En todo el osteoderma

Referencias: **sp**, surco principal; **sr**, surco radial

<sup>(a)</sup> surco principal restringido a la mitad anterior del osteoderma

<sup>(b)</sup> basado en un único osteoderma, AMU-CURS 192A; n/a debido a la ausencia de surcos radiales

<sup>(c)</sup> escapulares/pélvicos; separados por la gran discrepancia entre ambos escudos

<sup>(d)</sup> Rincón *et al.* (2008)

<sup>(e)</sup> no presenta surco principal ni surcos radiales

**Tabla 2.** Comparación entre los osteodermos móviles de los Dasypodini.

Taxón	sp conectados anteriormente	Forámenes en los sp; mín-máx (valor más frecuente)	Forámenes en el bp; mín-máx (valor más frecuente)
† <i>A. hondanus</i>	Ausente	6–8 (7)	1–2 (1)
† <i>A. aequatorianus</i>	Ausente	8–10 (9)	1–2 (1)
† <i>Pl. vergelianus</i> <sup>(a)</sup>	?	7	3
† <i>P. sulcatus</i>	Ausente	2–8 (4)	1–3 (2)
† <i>D. punctatus</i>	Raramente presente	9–18 (12)	4–7 (5)
† <i>D. bellus</i>	Ausente	5–18 (10)	1–4 (2)
<i>D. novemcinctus</i>	Comúnmente presente (80%)	6–13 (10)	1–4 (4)
<i>D. septemcinctus</i>	Ausente	3–9 (7)	1–4 (3)
<i>D. hybridus</i>	Raramente presente	5–12 (7)	1–4 (2)
<i>D. kappleri</i>	Presente/Ausente	6–14 (8)	2–4 (2)
<i>D. sabanicola</i> <sup>(b)</sup>	?	2–7	3–4
<i>D. mazzai</i>	Presente/Ausente	4–9 (7)	2–3
<i>C. pilosus</i>	n/a <sup>(c)</sup>	21–35 (27)	6–10 (8)

Referencias: **bp**, borde posterior; **sp**, surcos principales

<sup>(a)</sup> basado en un único osteoderma parcial, AMU-CURS 192C;

<sup>(b)</sup> basado en Rincón *et al.* (2008)

<sup>(c)</sup> no presenta surcos principales

**Tabla 3.** Rango de medidas de los osteoderms fijos (mm) de los Dasypodini.

Taxón	AP-po	AM	E-dh
† <i>A. hondanus</i>	15,9–19,7	4,9–723	2,5–3,0
† <i>A. aequatorianus</i>	26,9–32,9	6,3–9,0	3,7–4,2
† <i>Pl. vergelianus</i> <sup>(a)</sup>	?	12,7	?
† <i>P. sulcatus</i>	25,7–40,0	11,6–15,7	2,6–4,4
† <i>D. punctatus</i>	18,8–30,8	7,1–11,8	?
† <i>D. bellus</i>	17,2–40,5	8,5–13,7	3,0–5,5
<i>D. novemcinctus</i>	10,6–19,2	5,2–6,9	1,4–2,2
<i>D. septemcinctus</i>	6,8–13,2	2,9–4,2	?
<i>D. hybridus</i>	11,7–14,9	4,0–4,9	1,4–1,6
<i>D. kappleri</i>	16,9–18,7	5,1–7,6	?
<i>D. sabanicola</i> <sup>(b)</sup>	14,9	4,3	?
<i>D. mazzai</i>	10,5–14,9	3,1–5,0	1,3–1,7
<i>C. pilosus</i>	9,3–9,7	3,0–4,6	1,4–1,6

Referencias: AP, longitud antero-posterior sobre la línea media; AM, ancho máximo; E, espesor máximo del cuarto posterior sobre la línea media

<sup>(a)</sup> basado en un único osteodermo, AMU-CURS 192A

<sup>(b)</sup> basado en Rincón *et al.* (2008)

**Tabla 4.** Rango de medidas de los osteoderms móviles (mm) de los Dasypodini.

Taxón	AP	AM	E
† <i>A. hondanus</i>	6,5–9,5	6,3–9,3	3,3–3,9
† <i>A. aequatorianus</i>	6,4–9,5	5,9–7,5	2,9–4,1
† <i>Pl. vergelianus</i> <sup>(a)</sup>	12,4	12,2	4,2
† <i>P. sulcatus</i>	9,6–19,3	4,8–18,6	4,1–7,2
† <i>D. punctatus</i>	8,3–10,9	6,3–9,3	3,3–3,9
† <i>D. bellus</i>	8,5–17,6	7,5–14,9	3,1–5,9
<i>D. novemcinctus</i>	4,2–7,7	4,0–6,4	1,2–1,9
<i>D. septemcinctus</i>	3,7–6,8	3,8–6,6	?
<i>D. hybridus</i>	4,6–7,9	4,0–6,6	1,4–1,6
<i>D. kappleri</i>	8,1–12,1	5,5–7,3	?
<i>D. sabanicola</i> <sup>(b)</sup>	4,3–6,9	4,2–6,3	?
<i>D. mazzai</i>	3,1–5,6	3,2–5,1	1,4–1,6
<i>C. pilosus</i>	4,1–6,6	3,9–5,7	1,3–2,0

Referencias: AP-po, longitud de la porción ornamentada; AM, ancho máximo; E-dh, espesor en la depresión horizontal

<sup>(a)</sup> basado en un único osteodermo, AMU-CURS 192A

<sup>(b)</sup> basado en Rincón *et al.* (2008)

**Tabla 5.** Rangos de medidas craneanas y corporales (mm) de adultos de los Dasypodini actuales, según las observaciones recopiladas por Wetzel & Mondolfi (1979), Wetzel (1985), Vizcaino (1995), Eisenberg & Redford (1999), Castro (2014) y Castro *et al.* (2015).

	<i>D. novemcinctus</i>	<i>D. septemcinctus</i>	<i>D. hybridus</i>	<i>D. kappleri</i>	<i>D. sabanicola</i>	<i>D. mazzai</i>	<i>C. pilosus</i>
LMC	78,7–110,9	55,4–74,5	66,3–75,5	112,1–135,0	60,0–72,1	71,1–71,4	88,0–110,7
LR	43,6–67,1	31,4–41,3	37,0–42,7	68,9–90,5	33,0–42,7	39,5	57,8–75,2
IR	0,59–0,61	0,53–0,57	0,55–0,58	0,62–0,67	0,54–0,58	0,55	0,62–0,69
AC	34,5–48,0	25,0–30,5	29,5–32,8	46,0–55,3	28,2–33,4	31,7–31,8	32,1–36,2
LCC	324–573	240–305	281–312	510–575	253–314	307–315	348–489
LC	211–450	125–170	132–191	325–483	175–205	183–230	252–268 <sup>(a)</sup>

---

P	2,0–6,5	1,5–1,8	1,1–2,0	8,5–13	1,0–2,0	?	1,4–2,3
BM	7–10	6–7	6–8	7–8	7–9	7–9	9–11
NB4	54–65	43–50	50–62	51–62	46–55	51–63	?

---

Referencias: **AC**, ancho bicigomático; **BM**, número de bandas totalmente móviles; **IR**, índice rostral; **LC**, longitud de la cola; **LCC**, longitud cabeza–cuerpo; **LMC**, longitud máxima del cráneo; **LR**, longitud del rostro al nivel sagital; **NB4**, número de osteodermos en la cuarta banda móvil; **P**, peso (kg)

<sup>(a)</sup> hasta 310 según Wetzel & Mondolfi (1979), pero esta medida no fue corroborada y dista en mucho de la encontrada por Castro *et al.* (2015).

**Recibido: julio-15**

**Aceptado: noviembre-15**