

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

REVISTA DEL MUSEO DE LA PLATA
(NUEVA SERIE)

TOMO IX

Paleontología n° 59

***CHOROBATES RECENS* (XENARTHRA, DASYPODIDAE) Y
UN ANÁLISIS DE LA FILOGENIA DE LOS EUPHRACTINI**

CHOROBATES RECENS (XENARTHRA, DASYPODIDAE) Y UN ANÁLISIS DE LA FILOGENIA DE LOS EUPHRACTINI

Alfredo A. Carlini¹
Gustavo J. Scillato-Yané¹

ABSTRACT

In 1887 Ameghino recognized a new species *Proeuphractus recens* on the basis of very few dermal scutes. In 1958 Reig considered *P. recens* as the type species of his new genus *Chorobates* in which he included all the species of *Proeuphractus* (except the type one *P. limpidus*).

New remains of *Chorobates recens* (Ameghino 1887) Reig 1958 coming from Pliocene sediments of Chapadmalal "Fm" (Chapadmalalan SALMA) are described. They consist of an almost complete carapace, cephalic shield and skull perfectly preserved. These new materials let us check the previous relationships proposed for the genera of Euphractini tribe both in the traditional context and the cladistic one. We selected 20 characters of the carapace that can be seen in most of the genera of the tribe and they are analyzed, in a phylogenetic approach, using PAUP. We obtained two equally parsimonious cladograms very close to each other in structure. In them and in the consensus cladogram, we can observe three main groups, one of them subdivided in two. On the other hand, when we superposed the geographical record of each genus we could observe a remarkable concurrence of the phylogeny with a possible biogeographical differentiation area for each of the main groups and subgroups.

Palabras Clave: *Chorobates recens* - Filogenia Euphractini- Dasypodidae

Key Words: *Chorobates recens* - Euphractini Phylogeny - Dasypodidae

INTRODUCCION

En 1887 Ameghino reconoció una nueva especie de Dasypodidae, a la que denominó *Proeuphractus recens*, sobre la base de placas de la coraza dorsal procedentes de sedimentos pliocénicos de Monte Hermoso (Pcia. de Buenos Aires, Argentina). En 1958 Reig consideró a *P. recens* como especie tipo del nuevo género *Chorobates*, al que transfirió todas las especies hasta ese momento atribuidas a *Proeuphractus*, con la excepción de la especie tipo *Proeuphractus limpidus* Ameghino 1886 (del Mio-Plioceno de las barrancas entrerrianas del río Paraná). Uno de nosotros (Scillato-Yané 1980) reconoció el nuevo género *Macrochorobates* [especie tipo

Chorobates scalabrinii (Moreno y Mercerat 1891)], considerando que las especies hasta el momento incluidas en *Chorobates* representaban en realidad a dos géneros distintos, caracterizados por su talla y particularidades de la anatomía de su coraza dorsal. Las especies en cuestión son: *Chorobates recens* (Ameghino 1887), *C. villosissimus* (Rovereto 1914), *Macrochorobates scalabrinii* (Moreno y Mercerat 1891) y *M. chapalmalensis* (Ameghino 1908).

De *Chorobates recens* sólo había sido descrito hasta ahora material muy escaso y fragmentario (Ameghino 1887, 1888, 1889). El descubrimiento de un ejemplar extraordinariamente preservado (cráneo completo, escudete cefálico y coraza dorsal

¹Departamento Científico Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina. CONICET. FAX 54-21-25-7527

articulados y casi completos) en sedimentos pliocénicos de Chapadmalal (EM Chapadmalalense) nos permite ampliar los conocimientos relativos a este grupo de armadillos. Además, nos ofrece la posibilidad de revisar, con un más adecuado fundamento, las consideraciones taxonómicas expuestas precedentemente y las probables relaciones filogenéticas de los Euphractini miocénicos, pliocénicos y cuaternarios (*Prozaedyus*, *Paleuphractus*, *Proeuphractus*, *Chorobates*, *Macrochorobates*, *Macroeuphractus*, *Paraeuphractus*, *Zaedyus*, *Chaetophractus* y *Euphractus*). Por otra parte, el resultado del análisis filogenético es confrontado con la distribución geográfica de los géneros estudiados.

Abreviaturas

Generales: **EM** = Edad Mamífero (=SALMA, South American Land Mammal Age); **Fm.** = Formación; **IFG** = Instituto de Fisiografía y Geología de Rosario; **MACN** = Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires; **MLP** = Museo de Ciencias Naturales de La Plata; **MMP** = Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia", Mar del Plata; **SALMA** = South America Land Mammal Age.

Medidas: **LT**, largo total; **AM**, ancho máximo bicigomático; **AMI**, ancho mínimo interorbital; **ARA**, ancho rostral anterior a nivel de la narina externa; **AIT**, ancho inter foramen auditivo externo; **LN**, largo nasal; **AIMP**, ancho internasal a nivel de la sutura premaxilo-maxilar; **AIL**, ancho interlagrimal; **ACL**, ancho máximo de la cresta lambdaidea; **ATC**, altura total del cráneo; **ASU**, altura del supraoccipital; **DLPG**, distancia foramen lagrimal-proceso postglenoideo; **AMY**, altura mínima del yugal; **LB**, largo basal; **LHDS**, largo de la hilera dentaria superior; **LP**, largo palatal; **APP**, ancho palatal posterior; **ABT**, ancho de la bulla; **LD**, largo total del dentario; **ACD**, altura del cuerpo mandibular; **ARD**, altura de la rama ascendente; **LHDI**, largo de la hilera dentaria inferior; **DCA**, distancia desde el cóndilo hasta la apófisis angular;

DCR, distancia desde el cóndilo hasta el borde anterior de la apófisis coronoides; **AAC**, altura de la apófisis coronoides; **ANC**, ancho del cóndilo.

POSICION ESTRATIGRAFICA

Los restos fueron coleccionados en enero de 1983 entre Playa Las Palomas y Playa Los Lobos (20 km al SW de Mar del Plata, en las proximidades de la localidad de Chapadmalal, partido de Gral. Pueyrredón, pcia. de Buenos Aires) y donados al Museo de La Plata (Departamento Científico Paleontología Vertebrados) por el Dr. César Vásquez, desaparecido ese mismo año, a quien dedicamos este trabajo.

Según el perfil de J.L. Kraglievich (1952) afloran en el lugar del descubrimiento las siguientes unidades estratigráficas: (1) "Fm." Chapadmalal, Plioceno tardío, EM Chapadmalalense; (2) "Fm." Barranca de los Lobos y (3) "Fm." San Andrés (ambas Plioceno tardío, EM Uquiense); (4) "Fm." Lobería [=Fm. La Postrera *sensu* Fidalgo et al., 1973 (Pleistoceno tardío-Holoceno)] (ver Tonni et al. 1992a).

De acuerdo con la muy precisa información acerca del lugar del hallazgo puede asegurarse que la unidad portadora es la "Fm." Chapadmalal.

Estas unidades de la clasificación litoestratigráfica, que corresponden a formaciones, no fueron formalmente descriptas por Kraglievich (1952). Consecuentemente se citan entre comillas para evitar la confusión con otras unidades de la misma categoría adecuadamente fundamentadas.

Litológicamente la "Fm." Chapadmalal está constituida por arenas muy finas a pelitas, de color marrón rojizo a gris rosa claro. Un estudio pormenorizado de la sedimentología de las barrancas costeras de Mar del Plata a Miramar se encuentra en Teruggi et al. 1957. Kraglievich (1952) distingue quince "bancos" en el perfil integrado de la "Fm." Chapadmalal. Es especialmente significativo el "banco VIII" que, por la alta frecuencia de concreciones calcáreas, es distinguible como "banco guía". En el sec-

tor de la barranca donde se realizó el hallazgo afloran los "bancos III a XII"; según los datos de procedencia, el resto fue extraído de niveles infrayacentes al "banco VIII", o sea entre el III y el VII. Los mamíferos exhumados de esta unidad han permitido el reconocimiento de la EM Chapadmalalense (ver Marshall et al. 1983: 39-40).

PROBLEMATICA TAXONOMICA

Como se mencionara en la introducción, la especie *Proeuphractus recens* fue establecida por Ameghino en 1887. Lamentablemente el holotipo no ha podido ser localizado en las colecciones del Museo de La Plata donde, según toda la evidencia histórica disponible, debería estar depositado. No está registrado en el fichero y ni siquiera en los catálogos que se utilizaban a comienzos de siglo; en consecuencia, puede aceptarse que dicho material se ha extraviado. No obstante, las descripciones e ilustraciones provistas por Ameghino (1887: 19; 1889: 870-871, Lám.LXIX, figs. 12-14) son, aunque sucintas, suficientes como para deducir de ellas los caracteres diagnósticos de la especie. A partir de estas descripciones atribuimos el ejemplar que presentamos a la especie *Chorobates recens*. Ahora bien, considerando la situación planteada por el extravío, correspondería la designación de un neotipo. El ejemplar que aquí describimos cumple con ese papel por su magnífica conservación; no así por su procedencia geográfica y estratigráfica, que no son exactamente las mismas que las del holotipo (International Code of Zoological Nomenclature 1985, Art. 75, d, 5). Por otra parte, todos los restos hasta ahora conocidos de Monte Hermoso son fragmentarios y mayormente de procedencia estratigráfica imprecisa, colectados antes de la distinción de las unidades pliocénicas allí presentes (ver Bonaparte 1960; Zavala 1993). Estas unidades han provisto elementos de EM Montehermosense (la inferior) y de EM Chapadmalalense (la superior) (Tonni et al. 1992b). Por lo tanto, a los efectos de la designación del neotipo, opinamos que

es conveniente aguardar a la recolección de un ejemplar que cumpla con todos los requisitos necesarios en la zona de Monte Hermoso.

SISTEMATICA

Superorden XENARTHRA Cope 1889
 Grandorden EFFODIENTIA Gray 1869
 Orden CINGULATA Illiger 1811
 Familia DASYPODIDAE Bonaparte 1838
 Subfamilia EUPHRACTINAE Pocock 1924
 Tribu EUPHRACTINI Pocock 1924

Chorobates Reig 1958

Diagnosis (emend. Scillato-Yané 1982): talla ligeramente superior a la de *Chaetophractus villosus* (Desmarest) e inferior a la de *Euphractus sexcinctus* (Linné). Escudete cefálico con placas lisas, convexas, de disposición, tamaño y forma irregular. Dos bandas nucales móviles. Escudo escapular bien desarrollado, con una a cuatro hileras transversales completas de placas fijas y una o dos hileras incompletas que se intercalan latero-externamente. Región de las bandas móviles con cinco o seis hileras completas. Escudo pelviano con nueve bandas completas de placas fijas. Placas de las bandas móviles con la figura central elevada, abiselada, desviada externamente y sobresaliendo más allá del borde posterior de la placa; surcos amplios; figuras laterales ligeramente divididas en figuritas y menos elevadas que en *Proeuphractus*; perforaciones pilíferas dispuestas aproximadamente en una sola fila y sobre los márgenes anterior y lateral externo de las placas. Placas fijas con una figura central elevada, abiselada o globulosa y desviada externamente; figuritas periféricas muy convexas; con perforaciones pilíferas en la región marginal postero-externa de la placa.

Distribución cronológica y geográfica: Mioceno tardío-Plioceno; Argentina,

provincias de Buenos Aires, Catamarca, La Pampa y Mendoza.

Distribución estratigráfica: "Araucanense", "Fm." Epecuén, "Fm." Tunuyán, Fm. Monte Hermoso (*sensu* Zavala 1993), "Fm." Chapadmalal, "Fm." Barranca de los Lobos y "Fm." Vorohué.

***Chorobates recens* (Ameghino 1887)
Reig 1958**

Material asignado: MLP 46-V-13-56 (una placa de la coraza dorsal; Proc.: Plioceno de Monte Hermoso), MLP 48-XII-16-105 (una placa de la coraza dorsal; Proc.: Plioceno de Monte Hermoso), MLP 52-IX-29-36 (una placa de la coraza dorsal; Proc.: Plioceno de Miramar), MLP 57-VII-23-33 (veinte placas de la coraza dorsal; Proc.: Plioceno del Quequén Salado), MLP 60-VII-29-10 (huesos post-craneanos y placas de la coraza dorsal; Proc.: Plioceno de Mar del Plata), MLP 68-VIII-27-1 (grupo de placas de una banda móvil; Proc.: Plioceno del Quequén Salado), MLP 69-IX-9-2 (cráneo parcial, rama mandibular derecha, huesos post-craneanos, placas de la coraza dorsal y estuche caudal; Proc.: Plioceno de Mar del Plata), MACN 7573 (porción anterior izquierda de coraza dorsal; Proc.: Plioceno de Monte Hermoso), MACN 7849 (siete placas de la coraza dorsal; Proc.: Plioceno de Monte Hermoso), 7850 (placas de la coraza dorsal; Proc.: Plioceno de Monte Hermoso), MACN 7888 (placas sueltas, pequeña porción mesial del escudo escapular y algunos grupos de placas de las bandas móviles; Proc.: Plioceno de Monte Hermoso), MACN 7941 (rama mandibular derecha; Proc.: Plioceno de Monte Hermoso), MACN 7942 (siete placas de la coraza dorsal; Proc.: Plioceno de Monte Hermoso), MACN 7943 (paladar con dientes, rama mandibular izquierda, huesos post-craneanos y placas de la coraza dorsal; Proc.: Plioceno de Monte Hermoso), MACN 9876 (cinco placas de la coraza dorsal; Proc.: Plioceno del Quequén Salado).

Sinónimos: *Dasyus limpidus* Lydekker, 1894 (part.: 59; no *P. limpidus* Ameghino, 1886: 208).

Diagnosis (emend. Scillato-Yané 1982): escudete cefálico con placas irregulares, convexas y lisas. Escudo escapular con cuatro hileras completas de placas fijas y dos hileras incompletas intercaladas lateralmente. Cinco bandas móviles. Escudo pélvico con nueve hileras completas de placas fijas. Cráneo y mandíbula muy semejantes a los de *Chaetophractus villosus*.

Distribución cronológica y geográfica: Plioceno; Argentina, provincia de Buenos Aires.

Distribución estratigráfica: Fm. Monte Hermoso, "Fm." Irene, "Fm." Chapadmalal, "Fm." Barranca de los Lobos y "Fm." Vorohué.

Descripción: la coraza dorsal se conserva prácticamente completa y es de un tamaño ligeramente mayor a la de *Chaetophractus villosus*. El escudete cefálico está compuesto por placas lisas, convexas e irregulares en tamaño y forma. Existen dos bandas móviles nucales completas, compuestas por placas con la misma ornamentación que la del resto de la coraza; las placas de la primera de ellas son casi cuadradas y su número es menor que el de las placas de la segunda hilera (que son tan largas como dos veces el ancho) (Fig. 1a, c).

El escudo escapular está compuesto por cuatro hileras completas de placas fijas, poligonales, con una figura central muy elevada y generalmente abiselada, que distalmente se desvía hacia el ángulo postero-externo de cada placa, en forma progresiva desde la línea media hacia los márgenes del escudo. Las figuras laterales están subdivididas en figuritas convexas, separadas entre sí por surcos amplios. En los márgenes posterior y lateral externo de cada placa se observa una hilera irregular de perforaciones pilíferas. Además de las cuatro hileras completas existen dos hileras

incompletas de placas fijas, intercaladas con las anteriores y de posición lateral externa (Fig. 1a, b).

La región de las bandas móviles está compuesta por cinco bandas completas de placas cuyo largo es aproximadamente tres veces el ancho. También poseen una figura central elevada, abiselada y que se desvía progresivamente hacia el ángulo postero externo a medida que las placas se alejan del plano sagital. Además, la figura central excede el borde posterior de la placa. Las figuras laterales están ligeramente subdivididas en figuritas, especialmente en la región anterior de la superficie expuesta de la placa. Todas las placas de esta región poseen una hilera irregular de perforaciones pilíferas sobre los márgenes posterior y lateral externo.

El escudo pelviano está conformado por nueve hileras completas de placas fijas poligonales (diez sobre la línea media, ya que hay duplicación parcial de una hilera de placas). La primera hilera tiene placas de morfología y proporciones muy similares a las de las bandas móviles. Al igual que en las otras regiones de la coraza dorsal las placas tienen una figura central sobre-elevada, pero en este caso menos abiselada y con una acentuada inclinación hacia el ángulo postero-externo. La distribución de los forámenes pililíferos es semejante a la del escudo escapular y las bandas móviles. Sin embargo, su extensión se reduce hacia las últimas hileras, quedando casi restringida al borde posterior de la placa. En la línea media del escudo, sobre la tercera, cuarta y quinta hileras, se observan sendas placas con una cisterna ósea que se relacionaría con glándulas del tipo de las observadas en *Chaetophractus villosus* (Fernández 1922) (Fig. 1a, d).

El cráneo es de contorno y proporciones muy semejantes a los de *C. villosus*, aunque ligeramente mayor y con la caja craneana aparentemente más globosa. La abertura nasal externa es proporcionalmente mayor. Su fórmula dentaria es 9/10, con dientes subelípticos (los anteriores) a subcirculares (los posteriores), con la superficie oclusal

en bisel y dispuestos en hileras sub-paralelas (superiores e inferiores), con una ligera implantación convergente del par premaxilar. La mandíbula es robusta y con la apófisis angular de posición ligeramente baja respecto del cuerpo (Fig. 1e; Fig. 2a, b)

DISCUSION Y COMPARACIONES

El cráneo de *Chorobates recens* tiene una gran comunidad de caracteres tanto con el de *Chaetophractus villosus* como con el de *Euphractus sexcinctus*. Sin embargo, su apariencia general, proporciones y dimensiones son más cercanas a las de *C. villosus* (Tabla 1). Las regiones que más contribuyen a esta similitud son la occipital y la temporal, ya que la nasoetmoidal posee características intermedias entre esta última especie y *Euphractus sexcinctus*.

La región occipital de *Chorobates recens* muestra un contorno romboidal dado por la continuación suavemente diagonal de la cresta lambdoidea sobre la región ótica, característica muy semejante a la de *C. villosus* (en *E. sexcinctus* es cuadrangular, con la cresta lambdoidea descendiendo abruptamente sobre la región nombrada). En el plano occipital se ubica mesialmente un promontorio longitudinal globoso, enmarcado por un surco a cada lado.

La región basicraneana es muy semejante en las tres especies comparadas. Los huesos que conforman las paredes esfenoidales poseen los siguientes orificios: foramen oval y foramen redondo en el aliesfenoides; ventana esfenorbitaria entre el aliesfenoides y el orbitoesfenoides y foramen óptico sobre el orbitoesfenoides (Guth 1961). La disposición topográfica de dichos forámenes es constante en cada una de las especies comparadas (Fig. 3). En todas ellas los forámenes redondo y oval se hallan muy próximos entre sí y poseen un desarrollo similar. Sin embargo, no ocurre lo mismo con el otro par de aberturas. Tanto en *C. recens* como en *C. villosus* el foramen óptico es perfectamente visible en norma lateral y en ambos se ubica por encima y adelante de la ventana esfenorbitaria; las

dos aberturas se encuentran debajo de una gotera que corre hacia atrás y abajo. En *E. sexcinctus* estas dos aberturas se hallan prácticamente a la misma altura, por lo que la gotera es casi horizontal. Además, como resultado de esta disposición, el foramen óptico queda incluido en la misma depresión que la ventana esfenorbitaria.

En contraste con las grandes similitudes craneanas mencionadas, la coraza de *Chorobates recens* difiere marcadamente de las de *C. villosus* y *E. sexcinctus*. El escudete cefálico de *C. recens* consta de placas lisas (a diferencia de *C. villosus* y *E. sexcinctus*, ambos con placas esculpidas) y proporcionalmente grandes (a semejanza de *E. sexcinctus*). En las dos especies vivientes estas placas están ordenadas en bandas transversales, en tanto que en *C. recens* están desordenadas (como en *Macroephractus morenoi* y *Chorobates villosissimus*).

El escudo escapular de *C. recens* y de *E. sexcinctus* tiene un número menor de bandas (4 contadas sobre el plano sagital) que en *C. villosus* (5-6). Las dos especies vivientes muestran las alas laterales de dicho escudo prolongadas más anteriormente y con un número mayor de bandas incompletas.

C. recens presenta cinco bandas móviles, al igual que *Macrochorobates scalabrinii*, *M. chapalmalensis* y *Macroephractus morenoi* (seis en *E. sexcinctus* y siete-ocho en *C. villosus*). El número de placas por banda es menor que el de *E. sexcinctus* y mucho menor que el de *C. villosus*.

El escudo pélvico de *C. recens* consta de nueve bandas completas (diez por la incorporación mesial de una banda parcial), mientras que en *C. villosissimus* hay ocho mesiales (lateralmente se intercala una banda cerca de la escotadura caudal). En *Paraephractus prominens* existen once bandas completas y una duodécima intercalada lateralmente e interrumpida dorsalmente; en *E. sexcinctus* hay diez.

La escultura de las placas móviles y fijas de la coraza de *C. recens* es muy

similar a la de *C. villosissimus* y a la de ambas especies de *Macrochorobates* (figuras centrales carenadas y desviadas lateralmente); las placas fijas son similares a las de *Proephractus limpidus*. En cambio, difieren marcadamente de las de *E. sexcinctus*, donde la figura central es plana y sin desviación manifiesta. Asimismo, difieren notablemente de las de *C. villosus*, ya que éstas no sólo no muestran la desviación ni la carena, sino que además tienen las figuras laterales de las placas móviles divididas en figuritas menores y algunas placas del escudo pélvico con figuritas adicionales anteriores.

FILOGENIA

Taxones

Simpson (1945) reconoció la tribu Euphractini con jerarquía y comprensión prácticamente idénticas a las hoy vigentes. Uno de nosotros (Scillato-Yané, 1980) detalló los taxones que incluye (hasta el nivel de especie) y la distribución cronológica y geográfica de los mismos. Se cuentan once géneros, desde el Oligoceno (EM Deseadense) hasta la actualidad: *Prozaedyus* Ameghino, *Vetelia* Ameghino, *Paleuphractus* Kraglievich, *Proephractus* Ameghino, *Chorobates* Reig, *Macrochorobates* Scillato-Yané, *Macroephractus* Ameghino, *Paraephractus* Scillato-Yané, *Zaedyus* Ameghino, *Chaetophractus* Fitzinger y *Euphractus* Wagler.

Las relaciones de parentesco entre estos taxones y, particularmente, entre los extinguidos y los vivientes, sólo parcialmente han sido objeto de discusión. En algunos casos dentro de un marco sistemático tradicional: Scott 1903-1905 (*Prozaedyus* y *Zaedyus*) y Scillato-Yané 1975 (*Proephractus*, *Chorobates*, *Paraephractus* y *Euphractus*); en otros, con un sucinto enfoque cladístico: Engelmann 1985 (*Prozaedyus*, *Zaedyus*, *Chaetophractus*, *Euphractus* y *Macroephractus*).

La excepcional circunstancia de la preservación de un ejemplar como el aquí descripto nos indujo a efectuar un análisis

filogenético con prácticamente todos los géneros de Euphractini conocidos. Únicamente se excluyó *Vetelia*, dada la extrema pobreza del material conocido (Scillato-Yané 1979).

Material estudiado

Los principales ejemplares utilizados en las comparaciones son los siguientes: *Prozaedyus* sp., MLP69-IX-9-12, Mioceno temprano, Provincia de Santa Cruz; *Paleuphractus argentinus*, MLP 16-170a, 16-170b, 16-170c (sintipos), Mioceno tardío-Plioceno, Provincia de Catamarca; *Proeuphractus limpidus*, MLP 69-VIII-4-7, MACN 4687, 8891, 13001, Mioceno tardío-Plioceno, Provincia de Entre Ríos; *Macrochorobates chapalmalensis*, MMP 166-S, Plioceno, Provincia de Buenos Aires; *Macroeuphractus moreni*, IFG 499, Mioceno tardío-Plioceno, Provincia de Catamarca; *Paraeuphractus prominens*, MLP 29-IV-15-5 (lectotipo), 29-IV-15-14 (paralectotipo); Mioceno tardío-Plioceno, Provincia de Catamarca.

Caracteres

Las hipótesis filogenéticas que se discuten en este trabajo están basadas en un análisis cladístico de un total de 20 caracteres sobre once taxones terminales (diez géneros de Euphractini y un ancestro hipotético) usando el programa PAUP v. 3.0s (Swofford 1991).

Dichos caracteres fueron seleccionados de la coraza dorsal y escudete cefálico; se utilizaron solamente aquéllos que pudieran ser observados en la mayor parte de los restos disponibles y que, además, tuvieran una potencial capacidad discriminante entre los géneros considerados. Los caracteres craneanos no fueron tomados en cuenta en esta instancia. Si bien existen restos craneanos de varios taxones, la preservación es muy disímil y los caracteres observables corresponden mayormente a la macro-anatomía, que es similar en todos los integrantes de esta tribu conservadora. Las comparaciones discutidas en el título precedente están limitadas a tres especies (dos

actuales y una fósil) y no se puede establecer una clara polaridad. En cada carácter, los estados apomórficos fueron identificados utilizando el método de la comparación con el grupo externo (Watrouts and Wheeler 1981).

Codificación y análisis

La codificación de los caracteres para los 11 taxones está listada en la Tabla 2, y su definición es la siguiente:

- 1- Escudete cefálico: sin escotaduras auriculares (0); con escotaduras auriculares (1).
- 2- Placas del escudete cefálico: pequeñas (0); grandes (1).
- 3- Superficie externa de las placas del escudete cefálico: esculpida(0); lisa(1).
- 4- Tercera banda nugal: libre (0); fusionada al escudo escapular (1).
- 5- Escudo escapular: ausente (0); rudimentario (1); bien desarrollado (2).
- 6- Bandas móviles: en número mayor de cinco (0); cinco o menos (1).
- 7- Sección transversal de la figura central de las placas móviles: convexa (0); aplanada (1); carenada (2).
- 8- Sección de los surcos que limitan la figura central de las placas móviles: en "V" (0); en "U" (1); con el fondo plano (2).
- 9- Posición de la figura central de las placas móviles respecto del plano sagital: paralela (0); desviada latero-externamente (1).
- 10- Figura central de las placas móviles: no extendida posteriormente al borde de la placa (0); extendida más allá del borde (1).
- 11- Figuras periféricas de las placas móviles: indivisas (0); ligeramente divididas en figuritas menores (1); marcadamente divididas (2).
- 12- Zona rugosa por delante del área esculpida de las placas móviles: presente (0); ausente (1).
- 13- Tamaño relativo de las placas de la coraza dorsal: pequeño (0); grande (1).
- 14- Algunas placas mesiales del escudo pélvico: con grandes forámenes glandulares (0); sin ellos (1).
- 15- Figuritas periféricas de las placas fijas: convexas (0); aplanadas (1).
- 16- Surcos radiales de las placas fijas: profundos (0); superficiales (1).
- 17- Posición de la figura central de las placas fijas respecto del plano sagital: paralela (0); desviada latero-externamente (1).
- 18- Sección de los surcos que limitan la figura central de las placas fijas: en "V" (0); en "U" (1); con el fondo plano (2).
- 19- Forámenes pilíferos de las placas: ubicados en el borde posterior (0); en el posterior y el lateral externo (1); en el posterior y en ambos laterales (2).

20- Forámenes pilíferos de las placas: dispuestos en una hilera (0); en dos superpuestas (1).

El análisis se realizó utilizando el algoritmo Branch and Bound; los caracteres multiestado fueron tratados como no aditivos; los "?" corresponden a datos que se desconocen en el taxón correspondiente.

Resultados y discusión

El cálculo de la matriz arrojó un total de dos cladogramas igualmente parsimoniosos, con un largo de 38 pasos, un Índice de Consistencia (CI) de 0.684 y un Índice de Retención (RI) de 0.676. Ambos cladogramas son muy semejantes en su estructura interna (Fig. 3, d-e) y sólo difieren en las relaciones probables entre *Chaetophractus* y el clado (*Prozaedyus*, *Zaedyus*).

Computando un árbol de consenso estricto se observan tres grupos claramente definidos (Fig. 4). El primero está a su vez dividido en dos subgrupos: **A**-{...(*Proeuphractus*(*Macroeuphractus*(*Macrochorobates*(*Chorobates*))))} y **B**-{...(*Paleuphractus*(*Euphractus*(*Paraeuphractus*)))}. El subgrupo **A** está caracterizado por la presencia de un escudete cefálico con escotaduras auriculares y placas grandes, reducción del número de las bandas móviles a cinco, con las figuras centrales carenadas y placas con las perforaciones pilíferas dispuestas en los bordes posterior y lateral externo. Este clado representa una radiación independiente de aquella de los géneros actuales. Sus integrantes se diversificaron en los ámbitos subandinos, mesopotámicos y pampásicos, con un clima templado-cálido. Su distribución aus-

tral alcanzó los 39° S (Fig. 4). El subgrupo **B** está definido por la presencia de surcos radiales superficiales en las placas fijas. A diferencia del subgrupo anterior, su cladogénesis se limitó a ámbitos septentrionales (principalmente por la mitad Oriental de Sudamérica). Está representado actualmente por el género *Euphractus*, con una distribución septentrional en áreas abiertas de condiciones climáticas cálidas y semiáridas. Su distribución austral alcanza los 35° (Wetzel 1982; Cabrera 1957) y los registros Mio-Pliocénicos los 27° S (Fig. 4).

Con respecto al segundo grupo reconocido {...(*Prozaedyus*(*Zaedyus*))} está caracterizado por la ausencia de la zona rugosa por delante del área esculpida de las placas móviles y la presencia de figuras periféricas de las placas móviles divididas. Este clado se habría diversificado, a diferencia de los demás, en ámbitos australes, con condiciones ambientales más secas y templado-frías. Actualmente se halla representado por el género *Zaedyus*, cuya distribución alcanza los 52° S (Fig. 4).

En el árbol de consenso estricto *Chaetophractus* aparece como un tercer clado independiente desde la politomía basal. Este estudio indica que se trata de un representante muy conservador, que podría considerarse arquetípico para la tribu. Además, es el género que más amplio rango de distribución altitudinal y latitudinal posee entre los representantes actuales del grupo. Es por ello que, con respecto a las marcadas similitudes de la anatomía craneana entre *Chorobates recens* y *Chaetophractus villosus*, se impone la cautela antes de otorgarles un sentido filogenético, pues podría tratarse de simplesiomorfias.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. César Vásquez y a la Sta. Rosario Vásquez por haber donado el material de *Chorobates recens*, que motivó este trabajo, a las colecciones del MLP. A los Doctores M. G. Vucetich, E.P. Tonni, E. Ortiz-Jaureguizar, D. Verzi y F.J. Goin, por la lectura crítica del m.s. A los Dres. J. Bonaparte y G. Rougier por facilitarnos el acceso a las colecciones del MACN. Al Lic. M. Reguero por la localización del material depositado en las colecciones del MLP. Al Sr. C. Tremouilles por los dibujos de la Figura 4. A los dos árbitros anónimos por sus sugerencias.

BIBLIOGRAFIA

- Ameghino, F., 1886. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de los terrenos terciarios antiguos de Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 9: 3-226.
- Ameghino, F., 1887. *Apuntes preliminares sobre algunos mamíferos extinguidos del yacimiento de Monte Hermoso*: 20pp. Buenos Aires.
- Ameghino, F., 1888. *Lista de las especies de mamíferos fósiles del Mioceno superior de Monte Hermoso hasta ahora conocidas*: 21pp. Buenos Aires.
- Ameghino, F., 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 6: XXXII + 1028, Atlas: 98 láms.
- Ameghino, F., 1908. Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapalmalán. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* (ser. 3^o) 10: 343-428.
- Bonaparte, J. F., 1960. La sucesión estratigráfica de Monte Hermoso (Peña, de Buenos Aires). *Acta Geológica Lilloana*, 3: 273-287.
- Cabrera, A., 1957. Catálogo de los Mamíferos de América del Sur. I. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia"*, 4(1): 1-308.
- Cione, A. y Tonni, E. P., 1995. "Chronostratigraphy and "Land-mammal ages" in the Cenozoic of southern South America: Principles, practices and the "Uquian" problem." *Journal of Paleontology*, 69 (1): 135-139.
- Engelmann, G. F., 1985. The phylogeny of the Xenarthra: 51-64. In: *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*, G. Gene Montgomery (ed.). Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- Fernández, M., 1922. Sobre la glándula pelviana y formaciones similares en desdentados recientes y fósiles. *Revista del Museo de La Plata* 26: 212-255.
- Fidalgo, F., De Francesco, F. O. y Colado, V., 1973. Geología superficial en las Hojas Castelli, J.M. Cobo y Monasterio (Peña, de Buenos Aires). *Quinto Congreso Geológico Argentino, Actas*, 4: 27-39.
- Fidalgo, F., De Francesco, F. O. y Pascual, R., 1975. Geología superficial de la llanura bonaerense. In: *Geología de la Provincia de Buenos Aires. Sexto Congreso Geológico Argentino, Relatorio*: 103-138.
- Guth, L. W., 1961. *La région temporelle des Edentés*. These, Université de Paris, Faculté de Sciences: 1-191.
- International Code of Zoological Nomenclature, 1985. XX General Assembly of the International Union of Biological Sciences. London
- Kraglievich, J. L., 1952. El perfil geológico de Chapadmalal y Miramar, provincia de Buenos Aires. Resumen preliminar. *Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata* 1: 79-103.
- Lydekker, R., 1894. Contribution to a knowledge of the fossil vertebrates of Argentina. 2. The extinct Edentates of Argentina. *Anales del Museo de La Plata (Paleontología)* 3: 1-118.
- Marshall, L. G., Hoffstetter, R. y Pascual, R., 1983. "Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America." *Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire*: 1-93. Paris.
- Reig, O. A., 1958. Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la Formación Chapadmalal. I. Lista faunística preliminar. *Acta Geológica Lilloana* 11: 241-253.
- Rovereto, C., 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 25: 1-250.
- Scillato-Yané, G. J., 1975. Nuevo género de Dasypodidae (Edentata, Xenarthra) del Plioceno de Catamarca (Argentina). Algunas consideraciones filogenéticas y zoogeográficas sobre los Euphractini. *Actas del I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Tucumán 1974) 2: 449-461.
- Scillato-Yané, G. J., 1979. Notas sobre los Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Plioceno del territorio argentino. I. Los restos de Edad Chasicuense (Plioceno inferior) del sur de la Provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 14 (1-4): 133-144.
- 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. (Buenos Aires, 1978).
- Scillato-Yané, G. J., 1982. *Los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno y Pleistoceno de Argentina*. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Tesis Doctoral N° 406: 1-159.
- Scott, W. B., 1903-04. Mammalia of the Santa Cruz beds I. Edentata. Reports of the Princeton University expeditions to Patagonia 1896-1899, 5: 1-364. Stuttgart.
- Simpson, G. G., 1945. The principles of classification and a classification of Mammals. *Bulletin American Museum of Natural History* 85: xv + 1-350.
- Teruggi, M. E., Etchichury, M. C. y Remiro, J. R., 1957. Estudio sedimentológico de los terrenos de las barrancas de la zona Mar del Plata - Miramar. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigaciones de las Ciencias Naturales. (Ciencias Geológicas)* 4 (2): 167-250.
- Tonni, E. P., Alberdi, M. T., Prado, J.L., Bargo, M. S. y Cione, A.L., 1992a. Changes of mammal assemblages in the pampean region (Argentina)

and their relation with the Plio-Pleistocene boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 95: 179-194.

Tonni, E. P., Prado, J. L., Fidalgo, F. y Laza, J. H., 1992b. El Piso/Edad Montehermosense (Plioceno) y sus mamíferos. *Terceras Jornadas Geológicas Bonaerenses, Actas* : 113-118. (La Plata, 1992).

Wetzel, R. M., 1982. Systematics, distribution, ecology and conservation of South America Edentates.

Special Publications of Pymatuning Laboratory of Ecology, 6: 345-375.

Watrous, L. E. and Q. D. Wheeler, 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Systematic Zoology* 30: 1-11.

Zavala, C., 1993. Estratigrafía de la localidad de Farola Monte Hermoso (Plioceno-Reciente). Provincia de Buenos Aires. *XII Congreso Geológico Argentino y II Congreso de Exploración de Hidrocarburos, Actas* 2: 228-235.

TABLA 1

Medidas craneanas (en mm) tomadas en ejemplares de *Chaetophractus villosus*, *Chorobates recens* y *Euphractus sexcinctus*.

MEDIDA	<i>Ch. villosus</i> n=94	<i>Ch. recens</i> MLP 83-v-24-1	<i>E. sexcinctus</i> n=7
LT	82.6-97.8	101.2	122.5-125.2
AM	51.4-65.1	62.1	69.7-71.7
AMI	22.1-26.3	25.8	26.9-27.5
ARA	10.1-14.2	15.4	17.5-18.6
AIT	41.5-50.1	52.9	57.6-58.3
LN	29.2-37.5	36.2	42.8-43.3
AIMP	9.0-14.4	12.1	17.9-20.7
AIL	40.4-51.5	52.1	52.9-54.6
ACL	3.1-6.8	6.1	6.8-7.2
ATC	26.6-32.2	33.2	35.3-36.5
ASU	16.1-23.3	24.8	26.5-27.0
DLPG	28.3-34.4	33.3	43.8-44.4
AMY	3.6-7.1	4.4	4.6-6.4
LB	67.7-82.7	84.1	105.0-105.8
LHDS	36.0-46.2	42.7	52.4-56.9
LP	47.0-58.6	57.7	71.3-72.1
APP	15.2-20.5	20.6	25.0-25.1
ABT	16.7-23.5	23.4	21.5-25.2
LD	64.9-76.6	75.8	99.5-99.9
ACD	8.9-12.5	12.6	14.1-15.7
ARD	32.5-40.4	40.6	50.1-52.0
LHDI	41.4-49.9	44.7	58.1-59.6
DCA	15.7-22.6	20.3	20.1-22.0
DCR	11.8-16.9	18.2	19.5-23.1
AAC	7.2-11.6	12.8	16.7-18.0
ANC	7.4-10.1	9.4	11.7-12.4

TABLA 2

Codificación de los veinte caracteres analizados para los diez géneros de Euphractini estudiados.

	5	10	15	20
Antecesor	0 0 0 0 0	0 0 0 0 0	0 0 0 0 0	0 0 0 0 0
<i>Chorobates</i>	1 1 1 0 2	0 2 1 1 1	1 0 1 0 0	0 1 2 1 0
<i>Macrochorobates</i>	? ? ? 0 2	1 2 1 1 1	0 0 1 0 0	0 1 2 1 0
<i>Macroeuphractus</i>	1 1 1 0 2	1 1 1 1 0	1 0 1 0 0	0 1 0 1 0
<i>Proeuphractus</i>	? ? ? ? ?	? 2 0 0 0	0 1 0 ? 0	0 1 ? 2 0
<i>Paraeuphractus</i>	0 0 1 0 1	0 1 2 0 0	1 0 0 0 1	1 1 1 0 1
<i>Paleueuphractus</i>	0 0 1 0 2	0 0 0 0 0	0 0 0 0 0	1 1 0 0 0
<i>Euphractus</i>	1 1 0 1 2	0 1 2 0 0	0 0 1 0 1	1 1 1 0 0
<i>Chaetophractus</i>	1 0 0 0 2	0 0 0 0 0	2 0 0 0 0	0 0 0 0 0
<i>Zaedyx</i>	0 0 1 0 2	0 0 0 0 0	1 1 0 1 0	0 0 0 0 0
<i>Prozaedyx</i>	0 0 1 0 0	0 0 0 0 0	2 1 0 0 0	0 0 0 0 0

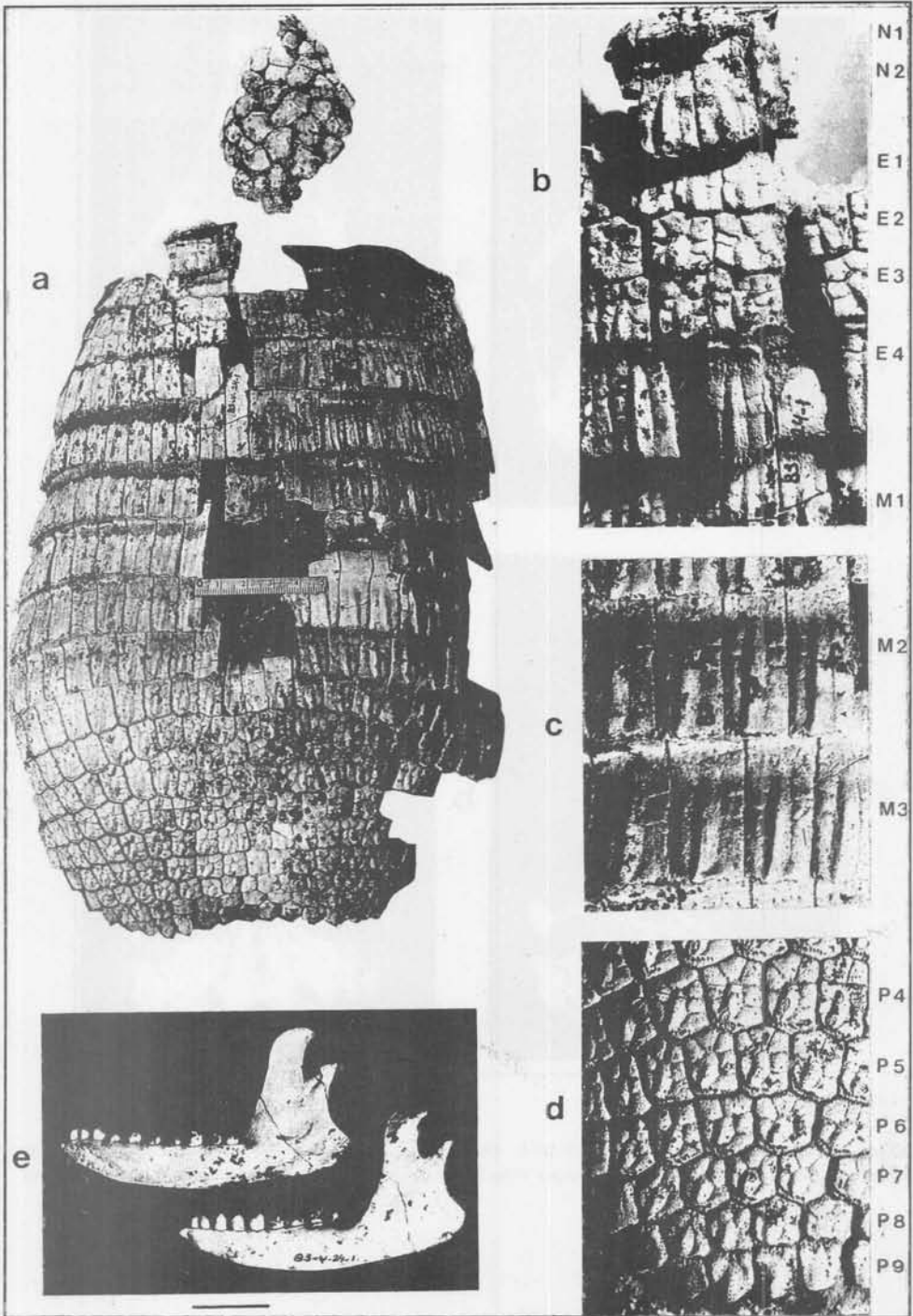


Figura 1: *Chorobates recens*, MLP 83-V-24-1; Chapadmalal, Provincia de Buenos Aires, "Formación Chapadmalal" (Plioceno tardío): a, coraza dorsal y escudete cefálico en vista dorsal; b, detalle de las placas de las bandas nucuales y del escudo escapular; c, idem bandas móviles; d, idem escudo pelviano; e, ambas ramas mandibulares, en vista labial (izquierda) y lingual (derecha). N1-2, bandas de la región nucal; E1-4, bandas de la región escapular; M1-3, bandas de la región móvil; P4-9 bandas de la región pélvica (escala gráfica = 2 cm.).

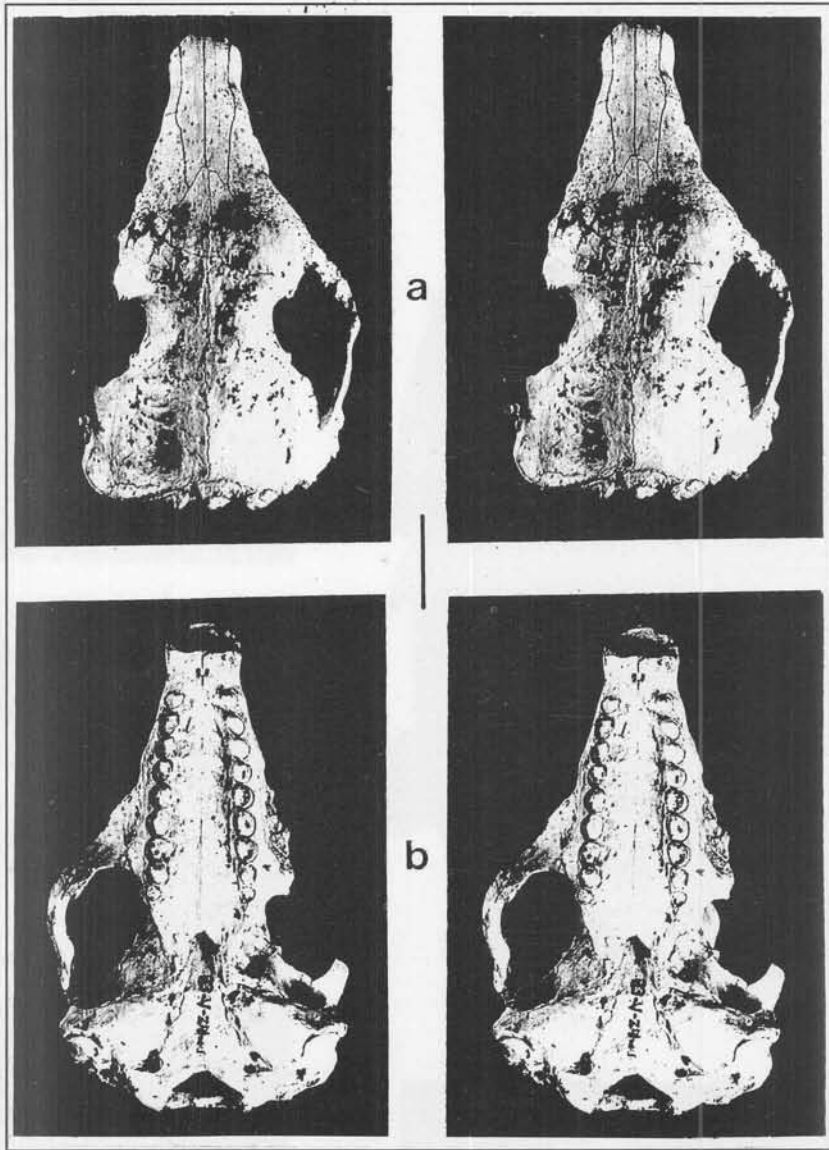


Figura 2: *Chorobates recens*, MLP 83-V-24-1; Chapadmalal, Provincia de Buenos Aires, "Formación Chapadmalal" (Plioceno tardío): cráneo, a- estereopar vista dorsal; b- estereopar vista basilar. (escala gráfica = 2cm.).

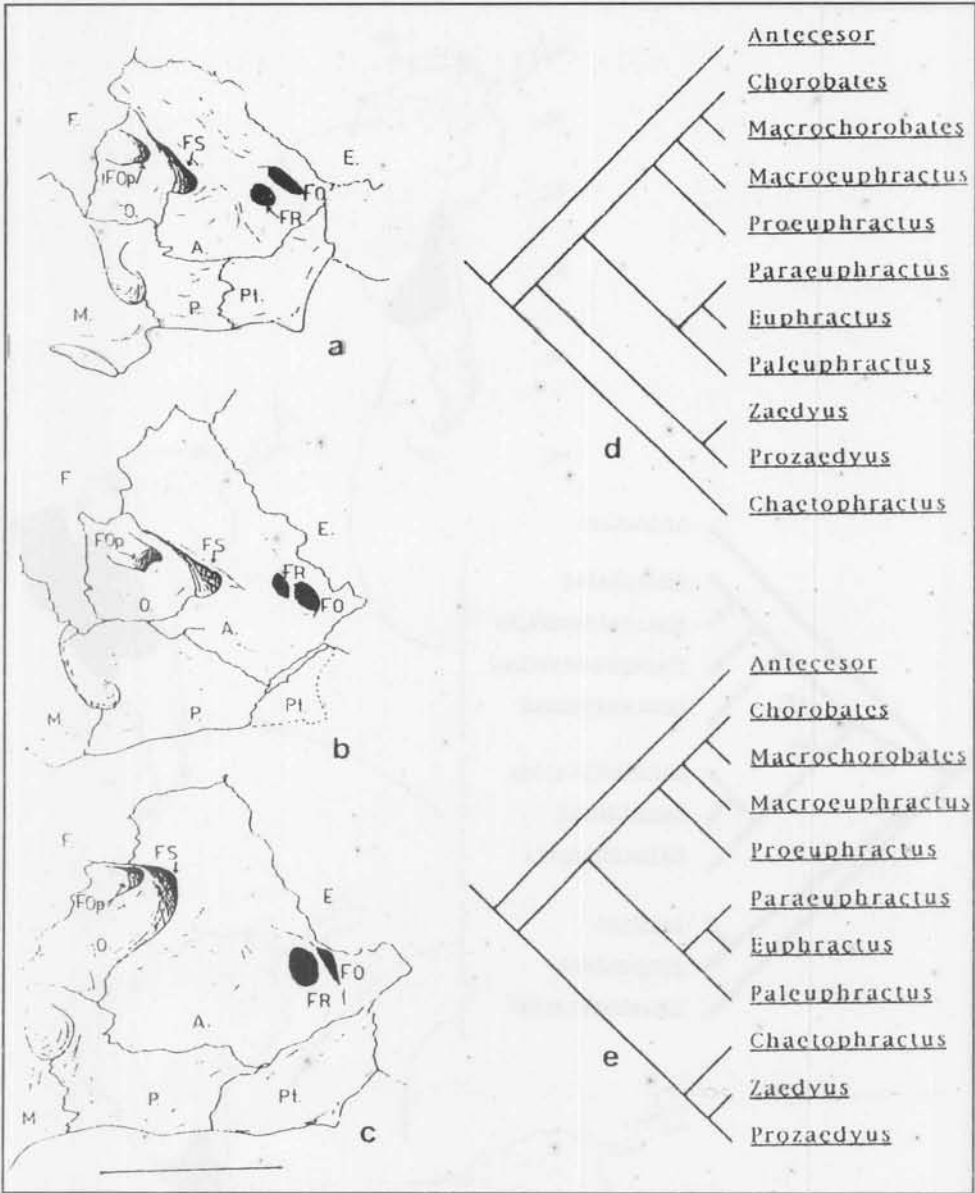


Figura 3: Esquemas de la región esfenoidal (en norma lateral): a- *Chaetophractus villosus*; b- *Chorobates recens* (MLP 83-V-24-1); c- *Euphractus sexcinctus*. A: aliesfenoides, E: escama del temporal, F: frontal, FO: foramen oval, FOp: foramen óptico, FR: foramen redondo, FS: fenestra esfenorbitaria, M: maxilar, O: orbitoesfenoides, P: palatinos, Pt: pterigoideas. (escala gráfica = 1 cm.) d,e- cladogramas que muestran dos hipótesis filogenéticas igualmente parsimoniosas para los Euphractini

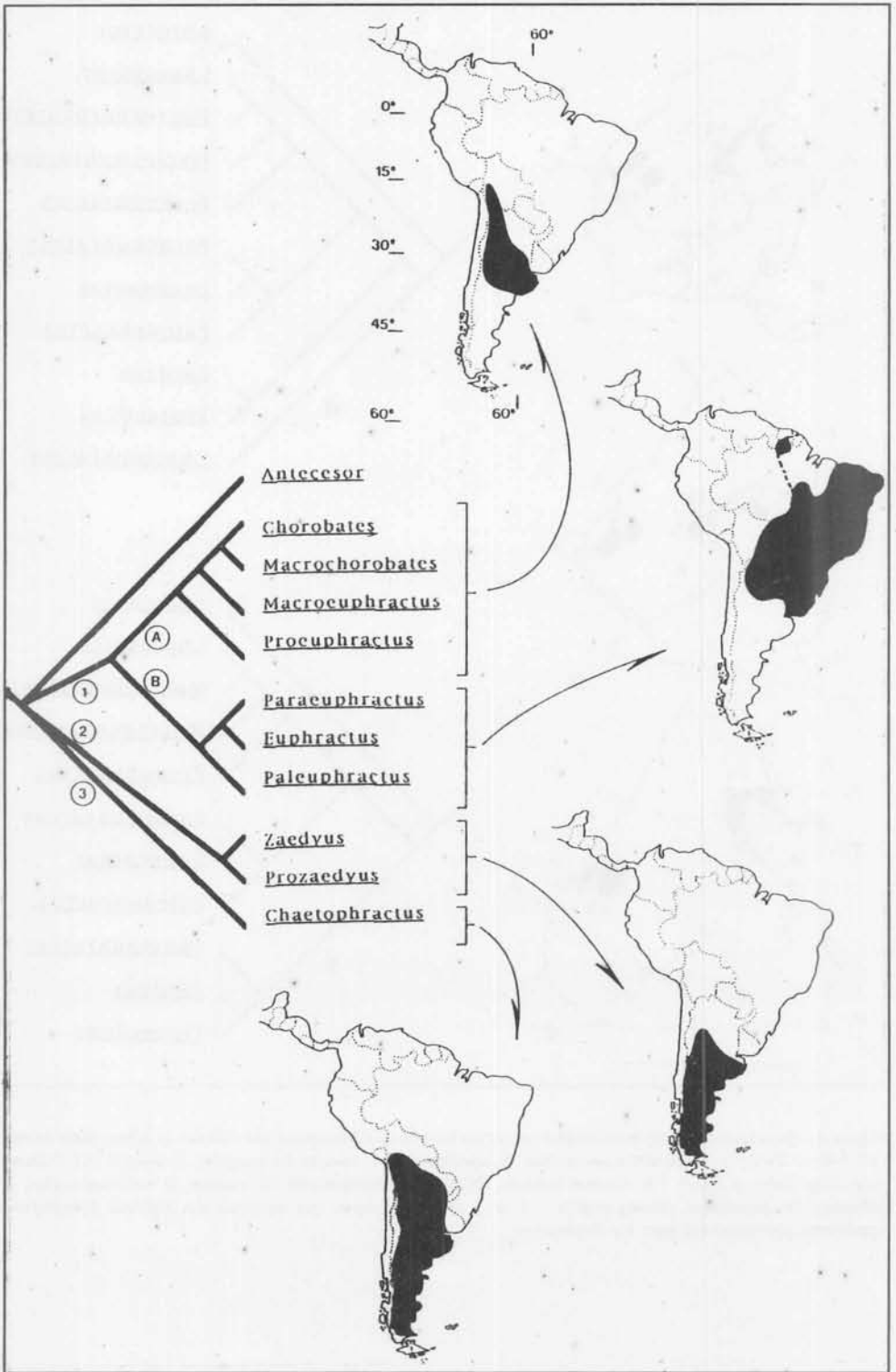


Figura 4: árbol de consenso estricto y distribución geográfica de los grupos y subgrupos de los géneros de Euphractini analizados.