

# “XYOPHORUS” SP. EN EL MIOCENO MEDIO DE CHUBUT: IMPLICANCIAS SISTEMÁTICAS, BIOGEOGRÁFICAS Y BIOCRONOLÓGICAS DEL REGISTRO DE UN NOTHROTHERIINAE EN EL NEÓGENO DE LA ARGENTINA



DIEGO BRANDONI

Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Materi y España, E3105BWA Diamante, Provincia de Entre Ríos, Argentina. [dbrandoni@cicytp.org.ar](mailto:dbrandoni@cicytp.org.ar)

**Resumen.** *Xyophorus* Ameghino fue descrito sobre fragmentos mandibulares de *Xyophorus rostratus* Ameghino procedentes del Mioceno Temprano de Patagonia. El ejemplar aquí descrito fue colectado en la localidad de “El Petiso”, ubicada al noroeste de la Provincia de Chubut, en sedimentos referidos al Mioceno Medio y está representado por un fragmento de mandíbula que se caracteriza por: (1) el margen posterior de la sínfisis mandibular se ubica por delante del plano del caniniforme; (2) la abertura posterior del canal mandibular se ubica sobre la cara lateral del proceso coronóideo y cerca del nivel de la superficie oclusal; (3) las superficies oclusales de los molariformes presentan dos crestas separadas por un marcado valle en “V”; y (4) los molariformes 1–2 presentan surcos verticales en sus caras labial y lingual, y el molariforme 3 un surco en la labial. Las características presentes en este ejemplar y en las especies aquí referidas a “*Xyophorus*” *bondesioi* Scillato-Yané y “*Xyophorus*” *villarroeli* Saint-André permiten diferenciarlas de las especies del género *Xyophorus* (e.g., *X. andinus* Ameghino, *X. atlanticus* Ameghino, *X. crassissimus* Ameghino), por lo cual se justificaría la determinación de un nuevo género para agruparlas y su asignación a Nothrotheriinae. El registro de “*Xyophorus*” sp. en el Mioceno Medio de la Provincia de Chubut representa el registro más antiguo y más austral de Nothrotheriinae en Argentina, en tanto que el registro de “*Xyophorus*” cf. *bondesioi* procedente de la localidad de Cerdas, en Bolivia, correspondería al más antiguo de la subfamilia.

**Palabras clave.** Perezosos. Patagonia. Serravalliano. Tardigrada. Xenarthra.

**Abstract.** “XYOPHORUS” SP. FROM THE MIDDLE MIOCENE OF CHUBUT PROVINCE: SYSTEMATIC, BIOGEOGRAPHIC, AND BIOCHRONOLOGIC IMPLICATIONS OF THE RECORD OF A NOTHROTHERIINAE FROM THE NEOGENE OF ARGENTINA. *Xyophorus* Ameghino was described based on mandibular fragments of *Xyophorus rostratus* Ameghino from the Early Miocene of Patagonia. The specimen herein described was collected in the locality “El Petiso”, located in northwestern Chubut Province, in sediments referred to the Middle Miocene and it is represented by a mandibular fragment that is characterized by: (1) posterior margin of the mandibular symphysis anterior to the plane of the caniniform; (2) posterolateral opening of mandibular canal on the lateral side of the coronoid process and nearly to the oclusal plane; (3) oclusal surface of the molariforms with two crests separated by a “V” valley; and (4) molariforms 1–2 presents vertical grooves on the labial and lingual sides, and molariform 3 with a groove on the labial one. The features present in this specimen and in the species herein referred to “*Xyophorus*” *bondesioi* Scillato-Yané, and “*Xyophorus*” *villarroeli* Saint-André allow distinguishing them from the species of the genus *Xyophorus* (e.g., *X. andinus* Ameghino, *X. atlanticus* Ameghino, *X. crassissimus* Ameghino) justifying the erection of a new genus and its inclusion in Nothrotheriinae. The record of “*Xyophorus*” sp. from the Middle Miocene of Chubut Province represents the oldest and australmost for Nothrotheriinae from Argentina, whereas, the record of “*Xyophorus*” cf. *bondesioi* from the locality of Cerdas, in Bolivia, would correspond to the oldest one for the subfamily.

**Keywords.** Ground sloths. Patagonia. Serravallian. Tardigrada. Xenarthra.

DURANTE los últimos años se han acrecentado los trabajos de campo en distintas áreas de la Patagonia argentina, incrementándose las colecciones de vertebrados fósiles y produciéndose un avance en el conocimiento de las faunas fósiles cenozoicas, en especial aquellas del Paleógeno y Neógeno (e.g., Madden *et al.*, 2010; Vizcaíno *et al.*, 2012a; y bibliografía allí citada). Este desarrollo del conocimiento, tanto de los aspectos paleontológicos como geológicos y geocronológicos, trajo aparejada una mejor calibración de los esquemas biocronológicos y/o

bioestratigráficos del Cenozoico de Patagonia (e.g., Kramarz y Bellósi, 2005; Gelfo *et al.*, 2009; Dozo *et al.*, 2010; Fleagle *et al.*, 2012). En el marco de los estudios sobre mamíferos del Neógeno de Patagonia, Villafaña *et al.* (2008) describieron una nueva localidad fosilífera denominada “El Petiso”, ubicada en el noroeste de la Provincia de Chubut (Fig. 1), y cuya asociación faunística fue referida al Mioceno Medio (Villafaña *et al.*, 2008; Pérez, 2010; Pérez y Vucetich, 2011) (Fig. 2). Entre los ejemplares procedentes de “El Petiso” se encuentra un frag-

mento mandibular que corresponde a un perezoso de pequeño tamaño que presenta afinidades con taxones de la subfamilia Nothrotheriinae (Tardigrada, Megatherioidea, Nothrotheriidae).

La mayoría de los géneros y especies que tradicionalmente fueron considerados como nototerios (ver De Iuliis, 1994), hoy son considerados como miembros del clado Nothrotheriinae (i.e., *Nothropus* Burmeister, 1882; *Nothrotherium* Lydekker, 1889; *Pronothrotherium* Ameghino, 1907; *Nothrotheriops* Hoffstetter, 1954; *Mionothropus* De Iuliis, Gaudin y Vicens, 2011) o como Megatherioidea basales o de afinidades

inciertas (e.g., *Hapalops* Ameghino, 1887; *Schismotherium* Ameghino, 1887; *Pelecycodon* Ameghino, 1891) (ver Burmeister, 1882; Ameghino, 1887, 1891, 1907; Lydekker, 1889; Hoffstetter, 1954; Gaudin, 2004; De Iuliis *et al.*, 2011; Pujos *et al.*, 2011). Entre las formas que hasta el momento no han sido ubicadas en un clado en particular (en el marco de los recientes análisis cladísticos) o que han sido discutidas por distintos autores sin haber alcanzado un consenso, se encuentra el género *Xyophorus* Ameghino, 1887.

*Xyophorus* fue determinado sobre un pequeño fragmento mandibular asignado a *Xyophorus rostratus* Ameghino, 1887, procedente del Mioceno Temprano de Patagonia, más precisamente de las barrancas del Río Santa Cruz, en las que aflora la Formación Santa Cruz (Mioceno Temprano tardío; Vizcaíno *et al.*, 2012b) (Fig. 1). Ameghino (1887, 1891, 1894) describió otras especies que refirió a este género y que también proceden de dicha formación: *Xyophorus simus* Ameghino, 1887; *Xyophorus andinus* Ameghino, 1891; *Xyophorus atlanticus* Ameghino, 1891; *Xyophorus sulcatus* Ameghino, 1891; y *Xyophorus crassissimus* Ameghino, 1894. Además, Scillato-Yané (1979) determinó *Xyophorus bondesioi* Scillato-Yané, 1979, a base de un fragmento de mandíbula procedente de la Formación Arroyo Chasicó (Buenos Aires, Argentina); y Saint-André (1996) describió *Xyophorus villarroeli* Saint-André, 1996, basándose en un fragmento de mandíbula y un astrágalo procedentes de la Formación Mauri (Achiri, Bolivia) (Fig. 1). Más recientemente, Rodríguez Brizuela y Tauber (2006) registraron la presencia de *Xyophorus* en la Formación Toro Negro (Mioceno–Plioceno Temprano) de La Rioja, Argentina; en tanto que Croft *et al.* (2009) señalaron la presencia del género en el Mioceno Medio de Cerdas y Quebrada Honda, Bolivia (ver también Frailey, 1988) (Fig. 1).

El objetivo de la presente contribución es describir el mencionado fragmento mandibular procedente de "El Petiso", realizar la determinación taxonómica de dicho ejemplar y discutir aspectos relativos a la sistemática y distribución geográfica y temporal de *Xyophorus*.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El fragmento mandibular colectado en la localidad "El Petiso" y aquí descrito corresponde al ejemplar MPEF-PV 3264 (Fig. 3.1–4). Los ejemplares utilizados para comparación con dicho ejemplar corresponden a: (1) los materiales tipo de las especies de *Xyophorus* descritas sobre restos mandibulares y



**Figura 1.** Distribución geográfica de *Xyophorus* y "*Xyophorus*". Círculo gris, "*Xyophorus*" sp.; círculos negros, ejemplares referidos a "*Xyophorus*"; círculo blanco, ejemplares tipo de *Xyophorus* hallados en las barrancas del Río Santa Cruz.

que han podido ser hallados en las colecciones paleontológicas revisadas: *X. andinus* (MACN A 4634, Formación Santa Cruz, Santa Cruz, Argentina; Fig. 4.1–2), *X. atlanticus* (MACN A 4631, Formación Santa Cruz, Santa Cruz, Argentina; Fig. 4.3–4), *X. crassissimus* (MACN A 6436, Formación Santa Cruz, Santa Cruz, Argentina; Fig. 4.5–6), *X. bondesioi* (MLP 32-V-20-1, Formación Arroyo Chasicó, Buenos Aires, Argentina; Fig. 5.1–2) y *X. villarroeli* (MNHN ACH 43, miembro 6 de la Formación Mauri, localidad de Achiri, Bolivia; Fig. 5.3–4); (2) ejemplares referidos al género *Xyophorus*: *Xyophorus* cf. *bondesioi* (UATF-V-000871, Cerdas, Bolivia; UF 26668, Quebrada Honda, Bolivia); (3) el ejemplar tipo de *Mionothropus cartellei* De Iuliis, Gaudin y Vicars, 2011 (LACM 4609/117533, Formación Iñapari, Río Acre, límite entre Brasil y Perú), (4) un ejemplar referido a *Pro-nothrotherium typicum* Ameghino, 1907 (MACN Pv 8140,

“Araucanense”, Catamarca, Argentina) y (5) el ejemplar tipo de *Nothropros priscus* Burmeister, 1882 (MACN Pv 975, Pleistoceno, Santa Fe, Argentina). Once medidas mandibulares (en mm) fueron tomadas en los once ejemplares; el índice LD/LSD (= LD/LSD x 100) corresponde al porcentaje de la longitud total de la serie dentaria representado por el largo del diastema (Tab. 1). Para los fines cronológicos se siguieron los esquemas, aunque modificados, propuestos por Cione y Tonni (2005), Verzi *et al.* (2008), Croft *et al.* (2009), Gradstein *et al.* (2012) y Vizcaíno *et al.* (2012b) (Fig. 2). Cabe destacar que en este trabajo se sigue el reconocimiento de las subseries/subépocas Mioceno Temprano, Mioceno Medio y Mioceno Tardío como subdivisión formal de la Serie/Época Mioceno; y de las subseries/subépocas Plioceno Temprano y Plioceno Tardío como subdivisión formal de la Serie/Época Plioceno (ver Hilgen *et al.*, 2000, 2005, 2009).

Ma	Época	Pisos/Edades América del Sur	Edades Mamífero América del Sur	Escala Internacional	Registros de “ <i>Xyophorus</i> ”
5		Montehermosense		5,33 Ma	
6	Mioceno Tardío	?	Montehermosense	Messiniano	
7		Huayqueriense	Huayqueriense	7,24 Ma	
8		?	Huayqueriense		
9		Chasiquense	Chasiquense	Tortoniano	“ <i>Xyophorus</i> ” <i>bondesioi</i> (MLP 32-V-20-1; 16,45)
10					“ <i>Xyophorus</i> ” <i>villarroeli</i> (MNHN ACH 43; 12,07)
11		Mayoense	Mayoense		
12	Mioceno Medio			11,63 Ma	
13		Laventense	Laventense	Serravalliano	“ <i>Xyophorus</i> ” sp. (MPEF-PV 3264; 11,87) “ <i>Xyophorus</i> ” cf. <i>bondesioi</i> (UF 26668; 11,35)
14		Colloncureense	?	13,82 Ma	
15			Colloncureense	Langhiano	“ <i>Xyophorus</i> ” cf. <i>bondesioi</i> (UATF-V-000871; 9,33)
16	Mioceno Temprano		Friasense s.s.	15,97 Ma	
17			Santacrucense	Burdigaliano	
18					

**Figura 2.** Esquema cronológico para el Mioceno (modificado de Cione y Tonni 2005; Verzi *et al.*, 2008; Croft *et al.*, 2009; Gradstein *et al.*, 2012; y Vizcaíno *et al.*, 2012b). Se indica la distribución cronológica de los ejemplares referidos a “*Xyophorus*” y el valor de LD/LSD para cada uno de ellos. **LD**, largo del diastema; **LSD**, largo de la serie dentaria.

**Abreviaturas institucionales.** CRILAR PZ, Colección de Paleozoología, Departamento de Geociencias, Centro Regional de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica, Anillaco, Argentina; LACM, Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles, USA; MACN A, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Colección Ameghino de Paleovertebrados, Buenos Aires, Argentina; MACN Pv, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Colección Nacional de Paleovertebrados, Buenos Aires, Argentina; MLP, Museo de La Plata, La Plata, Argentina; MPEF-PV, Colección de Paleontología de Vertebrados del Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina; UATF, Universidad Autónoma Tomás Frías, Potosí, Bolivia; UF, Florida Museum of Natural History, Gainesville, USA.

**Abreviaturas anatómicas.** A, ancho; apcm, abertura posterior del canal mandibular; c, caniniforme; HMd, altura de la rama mandibular; L, largo; LD, largo del diastema; LSD, largo de la serie dentaria; m1–m3, molariforme 1–3.

## MARCO GEOLÓGICO

El ejemplar MPEF-PV 3264 fue colectado en la localidad de "El Petiso" ubicada al noroeste de la Provincia de Chubut (Fig. 1) en sedimentos considerados de probable edad "Colloncurensis" o "post-Colloncurensis" (Mioceno Medio) (Villafañe *et al.*, 2008; Pérez, 2010; Pérez y Vucetich, 2011) (Fig. 2). La unidad fosilífera comprende una exposición de aproximadamente 900 m<sup>2</sup> y está formada por un potente paquete de toba limosa, masiva, de 10 m de espesor. Esta unidad, no cartografiada, se encuentra en la parte superior de una sucesión sedimentaria que apoya, discordante, sobre areniscas conglomerádicas cretácicas (Villafañe *et al.*, 2008).

## PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Superorden XENARTHRA Cope, 1889

Orden TARDIGRADA Latham y Davies en Forster, 1795

Familia NOTHROTHERIIDAE Ameghino, 1920

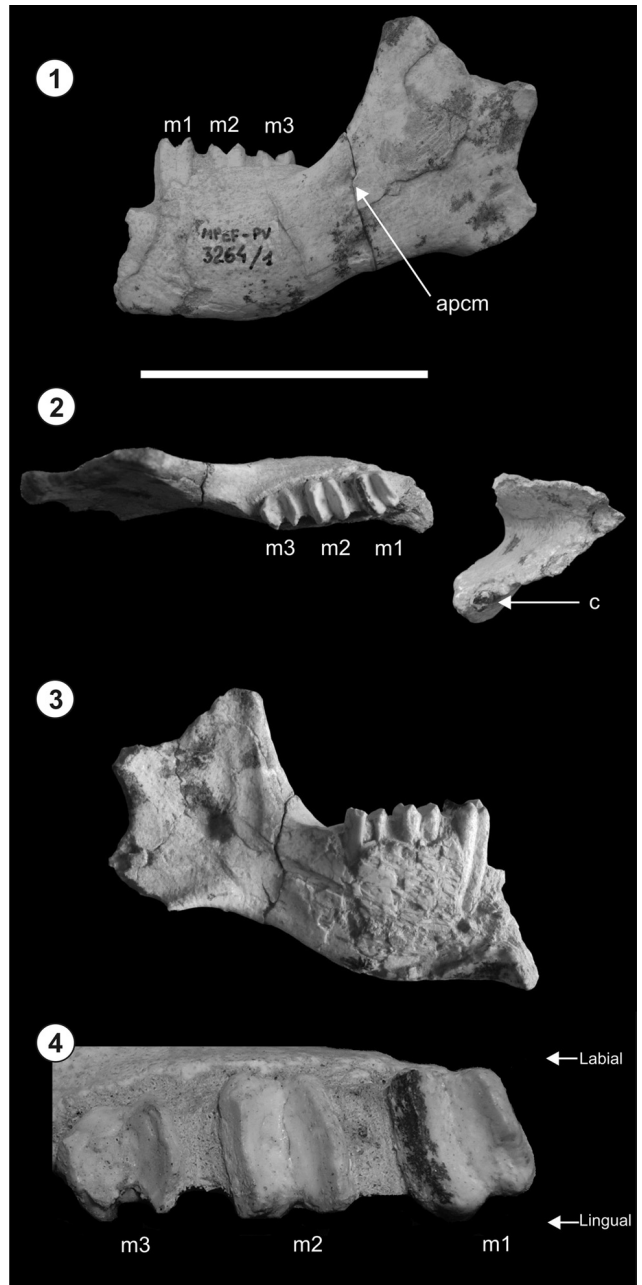
Subfamilia NOTHROTHERIINAE Ameghino, 1920

Género "*Xyophorus*"

"*Xyophorus*" sp.

Figuras 3.1–4

**Material referido.** MPEF-PV 3264, fragmento mandibular que conserva el dentario izquierdo parcial con el caniniforme y los m1–m3, parte de la sínfisis mandibular, caniniforme de-



**Figura 3.** "*Xyophorus*" sp. (fragmento mandibular MPEF-PV 3264). 1, vista lateral; 2, vista oclusal; 3, vista medial; 4, detalle de la serie de molariformes. apcm, abertura posterior del canal mandibular; c, caniniforme; m1–m3, molariforme 1–3. Escala gráfica= 50 mm.

recho y parte del proceso coronoideo y cóndilo articular (Fig. 3.1–4).

**Procedencia geográfica y estratigráfica.** Colectado en la localidad conocida como el "El Petiso", en el noroeste de la Provincia de Chubut, en sedimentos referidos al Mioceno Medio (Villafañe *et al.*, 2008) (Figs. 1, 2).

**Descripción.** MPEF-PV 3264 está representado por un frag-

mento mandibular preservado en cuatro porciones: (1) el dentario izquierdo parcial conservando la serie de molariformes; (2) el caniniforme izquierdo aislado; (3) la sínfisis mandibular con el caniniforme derecho; y (4) parte del proceso coronoideo derecho. A pesar que MPEF-PV 3264 no se ha preservado en una única pieza, las porciones preservadas permiten realizar una detallada descripción y mensura del ejemplar.

MPEF-PV 3264 es menor en tamaño que los ejemplares tipo de las distintas especies de *Xyophorus* (e.g., *X. atlanticus*, *X. andinus*, *X. crassissimus*, *X. bondesioi* y *X. villarroeli*), *Pronothrotherium typicum*, *Mionthropus cartellei* y *Nothropus priscus* (Tab. 1). Por otro lado, los ejemplares UF 26668 y UATF-V-000871 resultan muy similares en tamaño al ejemplar tipo de *X. bondesioi* (MLP 32-V-20-1).

En vista lateral (Fig. 3.1), el margen ventral del dentario es levemente convexo y asciende por detrás del plano del margen anterior del m3, tornándose levemente cóncavo detrás del m3 y hasta el inicio del proceso angular. En *X. atlanticus*, la parte posterior del margen inferior del dentario es mucho más cóncava que en MPEF-PV 3264; en tanto que en *M. cartellei* y *Nothropus priscus*, el margen ventral es similar a aquél de MPEF-PV 3264. Al igual que en *X. bondesioi*, *X. atlanticus*, *X. andinus*, *P. typicum*, *M. cartellei* y *Nothropus priscus*, el margen anterior del proceso coronoideo está por detrás del plano del margen posterior del m3 (Fig. 3.1–3), pero en MPEF-PV 3264 dicho margen está ubicado muy posteriormente con res-

pecto al m3 por lo cual este molariforme es bien visible en vista lateral (Fig. 3.1). La porción dorsal del margen anterior del proceso coronoideo está inclinada aproximadamente 120° con respecto al plano oclusal (Fig. 3.1); en *M. cartellei* el ángulo es similar al descrito, en tanto que en *X. atlanticus* y *Nothropus priscus* el ángulo es cercano a los 105°. El cóndilo articular no se preserva completamente, pero a juzgar por la porción preservada este se ubicaría por encima de la superficie oclusal.

La abertura posterior del canal mandibular se ubica sobre la cara lateral del proceso coronoideo (bien visible en vista lateral), posterior al plano del margen anterior del proceso coronoideo y debajo del nivel de la superficie oclusal (Fig. 3.1). En *X. bondesioi*, *X. crassissimus*, *M. cartellei* y *Nothropus priscus*, la abertura también se ubica sobre la cara lateral del proceso coronoideo y debajo del plano oclusal, pero es más anterior, cercana al margen anterior de dicho proceso; en *X. atlanticus*, la abertura se localiza sobre el margen latero-anterior del proceso coronoideo y más cerca del nivel de la superficie oclusal; en tanto que en el ejemplar de *P. typicum* estudiado está sobre el margen anterior del proceso coronoideo, muy poco visible en vista lateral, aunque en otros ejemplares es un poco más lateral (De Iuliis, 1994).

En vista oclusal (Fig. 3.2), el margen posterior de la sínfisis mandibular tiene forma de “U” y se ubica por delante del plano del margen anterior del caniniforme; en *M. cartellei* se

**TABLA 1. Cuadro comparativo de medidas mandibulares (expresadas en mm) de los taxones y ejemplares utilizados para comparación**

Ejemplar	L c1	A c1	L m1	A m1	L m2	A m2	L m3	A m3	LD	LSD	HMd	LD/LSD
<i>“Xyophorus”</i> sp. (MPEF-PV 3264)	4,2	3,1	5,9	6,9	6,3	7,1	6,7	5,5	3,8	32	25,6	11,87
<b>X. andinus</b> (MACN A 4634)	7	4,7	6	10,7	6,2	10,5	7,7	8	8	40,5	32	19,75
<b>X. atlanticus</b> (MACN A 4631)	5,5	4	6,4	10,8	6	10,5	8	8,8	8	40,4	31	19,8
<b>X. crassissimus</b> (MACN A 6436)	8,6	6,8	7,2	10,8	10	13,4	10,4	12	10,5	45	35	23,33
<i>“X.” bondesioi</i> (MLP 32-V-20-1)	5,4	4,1	7,2	8,7	7,2	8,7	7,9	8,3	6	38,3	27,7	16,45
<i>“X.” villarroeli</i> (MNHN ACH 43)	6,6	3,8	8,7	10,3	8,2	10,3	9,5	9	5,3	43,9	-	12,07
<i>“X.” cf. bondesioi</i> (UATF-V-000871)	5,5	4,1	7	9,1	6,6	9,6	8,6	7,5	3,5	37,5	-	9,33
<i>“X.” cf. bondesioi</i> (UF 26668)	5,4	3,8	6,8	8,8	6,9	8,9	9,3	8,6	4,2	37	-	11,35
<b>M. cartellei</b> (LACM 4609/117533)	6,7	5,8	10,3	14,3	9,5	13,8	11,4	13,8	10,5	53,1	45,6	19,77
<b>P. typicum</b> (MACN Pv 8140)	5,8	5	8,5	10	9,5	12	10	11	12,5	56	36	22,32
<b>N. priscus</b> (MACN Pv 975)	3	2,6	9	10,5	8,5	10,5	9	10	15,6	52	33	30

**A**, ancho; **apcm**, abertura posterior del canal mandibular; **c**, caniniforme; **HMd**, altura de la rama mandibular; **L**, largo; **LD**, largo del diastema; **LSD**, largo de la serie dentaria; **m1–m3**, molariforme 1–3. LD/LSD=LD/LSD x 100.

localiza sobre el margen anterior del caniniforme; en *X. bondesioi*, *X. atlanticus* y *X. crassissimus* está sobre el margen posterior del caniniforme; en *X. andinus* se ubica por detrás del caniniforme; en tanto que en *Nothropus priscus* dicho margen está en una posición relativamente más posterior.

En el ejemplar MPEF-PV 3264, la serie dentaria está compuesta por un caniniforme separado de la serie de molariformes (m1–m3) por un diastema (Fig. 3.1–3). Esta misma configuración se presenta, además de en distintos géneros de Megatherioidea (e.g., *Hapalops*, *Orthotherium* Ameghino, 1883; *Planops* Ameghino, 1887), en las especies de *Xyophorus* y en *P. typicum* y *M. cartellei*; en tanto que en *Nothrotheriops* y *Nothrotherium*, el caniniforme está ausente quedando la serie dentaria reducida a los molariformes (Stock, 1925, lam. 4, fig. 2; Akersten y McDonald, 1991, fig. 1; Perea, 2007, fig. 1). En *Nothropus priscus*, el caniniforme no se ha preservado, pero sí su alvéolo, que es muy reducido; en tanto que en *Nothropus tarijensis* (Burmeister, 1887) y en *Nothropus carcaranensis* Bordas, 1942 el caniniforme está ausente (Burmeister, 1882, 1887; Ameghino, 1889; Bordas, 1942).

El caniniforme de MPEF-PV 3264 es de pequeño tamaño y subcircular en sección, con su diámetro anteroposterior un poco mayor que el labiolingual (Fig. 3.2; Tab. 1). Entre las especies referidas a *Xyophorus*, el mayor tamaño de caniniforme corresponde a aquel de *X. crassissimus*; en tanto que *Nothropus priscus* presenta el caniniforme de menor tamaño (Tab. 1). Los caniniformes de *X. andinus* y *X. atlanticus* poseen un tamaño intermedio entre aquel de MPEF-PV 3264 y el de *X. crassissimus*, siendo de contorno triangular a subtriangular; igual contorno se presenta en el caniniforme de *X. crassissimus*. El caniniforme de *X. bondesioi*, al igual que el de los ejemplares UF 26668 y UATF-V-000871, es de contorno subcircular; en tanto que aquel de *X. villarroeli* es relativamente oval.

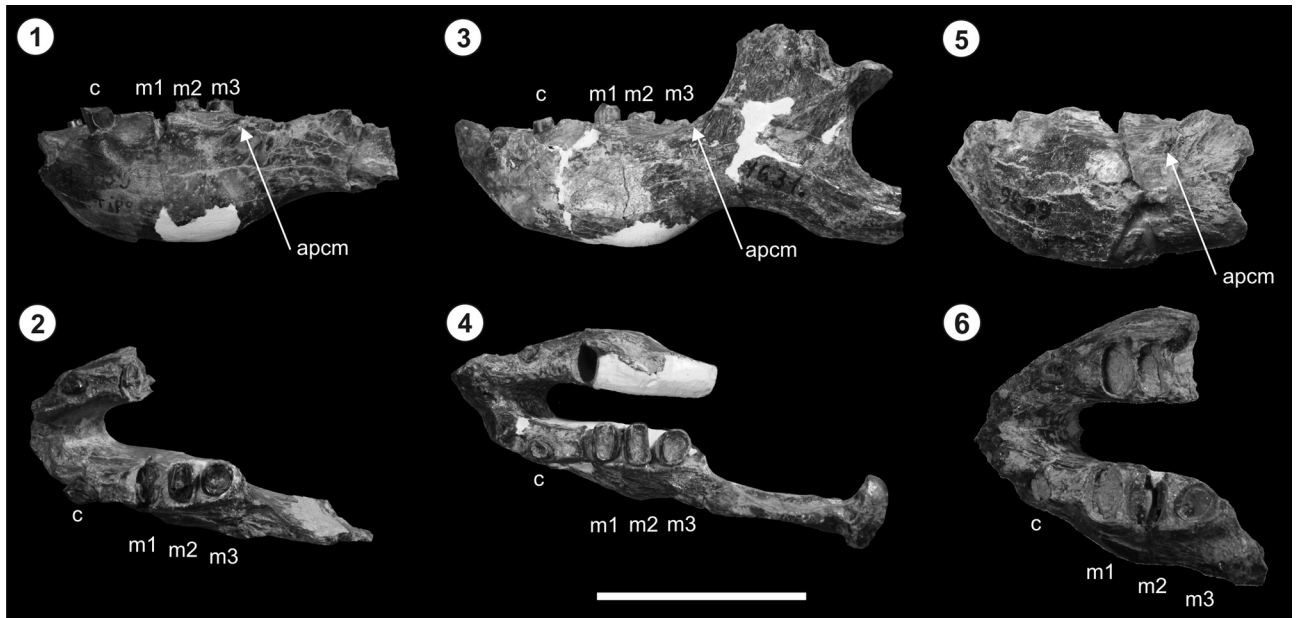
El ejemplar MPEF-PV 3264 presenta un diastema relativamente corto, menor al largo anteroposterior del m1 y del m2 (Figs. 3.2, 6.1–2; Tab. 1). Un diastema corto, menor al largo anteroposterior de los m1 y m2, también se presenta en *X. bondesioi*, *X. villarroeli* y los ejemplares UF 26668 y UATF-V-000871. En *X. atlanticus*, *X. crassissimus*, *X. andinus*, *P. typicum* y *M. cartellei*, la longitud del diastema es similar o mayor al largo anteroposterior del m1 y del m2 (entre 1 y 1,5 veces el largo de los m1 y m2); en tanto que la mayor longitud de diastema se presenta en *Nothropus priscus*, cuyo diastema representa cerca de 1,8 veces el largo de los m1 y m2 (Fig. 6.1–2; Tab. 1).

En el ejemplar MPEF-PV 3264, el primer molariforme (m1) es de sección subtrapezoidal, las caras anterior y posterior son relativamente planas y presenta surcos verticales tanto en su cara labial como en lingual (Fig. 3.1–3); la superficie oclusal presenta dos crestas (o lofos) rectas, orientadas en sentido labiolingual y separadas por un marcado valle en "V" (Fig. 3.4). El m2 es cuadrangular en sección, las caras anterior y posterior son relativamente planas y presenta surcos verticales en sus caras labial y lingual (Fig. 3.1–3); la superficie oclusal también presenta dos crestas rectas separadas por un marcado valle en "V" (Fig. 3.4). El m3 presenta la cara anterior levemente convexa y la posterior semicircular; además presenta un surco vertical en la cara labial (no presenta surco vertical en la cara lingual) (Fig. 3.1–3) y la superficie oclusal está formada por una cresta anterior relativamente recta y otra posterior semilunar (Fig. 3.4). En *X. bondesioi*, los ejemplares UF 26668 y UATF-V-000871, y en especial en *X. villarroeli*, la morfología general de los molariformes es similar a la descrita para MPEF-PV 3264, aunque *X. villarroeli* presenta los m1 y m2 de contorno más rectangular y el m3 con el surco vertical más marcado. En *M. cartellei*, la serie de molariformes es similar a aquella de MPEF-PV 3264; en tanto que en *Nothropus priscus*, los m1 y m2 son similares a aquellos de MPEF-PV 3264 y el m3 presenta el surco vertical labial más marcado (similar a lo que ocurre en *X. villarroeli*). En *X. crassissimus*, los m1 y m2 son de contorno aproximadamente elíptico; en tanto que en *X. atlanticus* y *X. andinus* son de contorno subrectangular y con las aristas bien redondeadas; en tanto que el m3 de estas tres especies es subcircular en sección. Los molariformes de *X. crassissimus*, *X. atlanticus* y *X. andinus* no presentan los surcos verticales linguales y labiales descritos para MPEF-PV 3264, y presentes en *X. bondesioi*, *X. villarroeli*, *Pronothrotherium*, *Mionothropus* y *Nothropus*. Además, en *X. atlanticus* y *X. andinus* (únicas especies cuyos ejemplares tipo presentan las superficies oclusales relativamente bien preservadas) la superficie oclusal de los molariformes presenta dos crestas transversales conectadas labial y lingualmente, no estando separadas por un valle en "V" y siendo más similares a las presentes en los molariformes de *Hapalops*.

## DISCUSIÓN

### *Aspectos sistemáticos*

Ameghino (1887) describió las primeras especies de *Xyophorus* (i.e., *Xyophorus rostratus*, *X. simus*) sobre fragmentos



**Figura 4.** 1–2, *Xyophorus andinus* Ameghino, MACN A 4634. 3–4, *Xyophorus atlanticus* Ameghino, MACN A 4631. 5–6, *Xyophorus crassissimus* Ameghino, MACN A 6436. 1, 3 y 5, vista lateral; 2, 4 y 6, vista oclusal. Referencias: **apcm**, abertura posterior del canal mandibular; **c**, caniniforme; **m1–m3**, molariforme 1–3. Escala gráfica= 50 mm.

mandibulares que preservaban el caniniforme y parte del alvéolo del primer molariforme y que diferían en el tamaño. Estos ejemplares fueron colectados por Carlos Ameghino en las barrancas del Río Santa Cruz, en sedimentos correspondientes a la Formación Santa Cruz (Mioceno Temprano tardío). Además, Ameghino (1891, 1894) describió otras especies que refirió a este género (*X. andinus*, *X. atlanticus*, *X. sulcatus* y *X. crassissimus*) y que provenían de la misma unidad que la especie tipo. Ameghino (1887, 1889) consideró *Xyophorus* como un Orthotheriidae distinto de *Hapalops* y *Planops* debido a diferencias en la longitud y morfología de la sínfisis mandibular. Por otro lado, Scott (1903–04) consideró *Xyophorus* como un sinónimo de *Hapalops* (un Megalonychidae según este autor) y ubicó las distintas especies de *Xyophorus* descritas por Ameghino en distintas especies de *Hapalops* (ver Scott, 1903–04, p. 179–261); no obstante, el propio Scott (1903–04, p. 258) indicó que algunas de las especies consideradas como pertenecientes al género *Hapalops* podrían ser consideradas propias de algún otro género. Scillato-Yané (1979) consideró *Xyophorus* como un Megatheriidae Nothrotheriinae (distinto de *Hapalops*) y propuso a *X. bondesioi* como el antecesor de los Nothrotheriinae más modernos (e.g., *Pronothrotherium*, *Nothropus*, *Nothrotherium*). Al igual que Scillato-Yané (1979), Saint-André (1996) consideró *Xyophorus* como un Megatheriidae Nothrotheriinae ubicando a *X. villarroeli* en la línea evo-

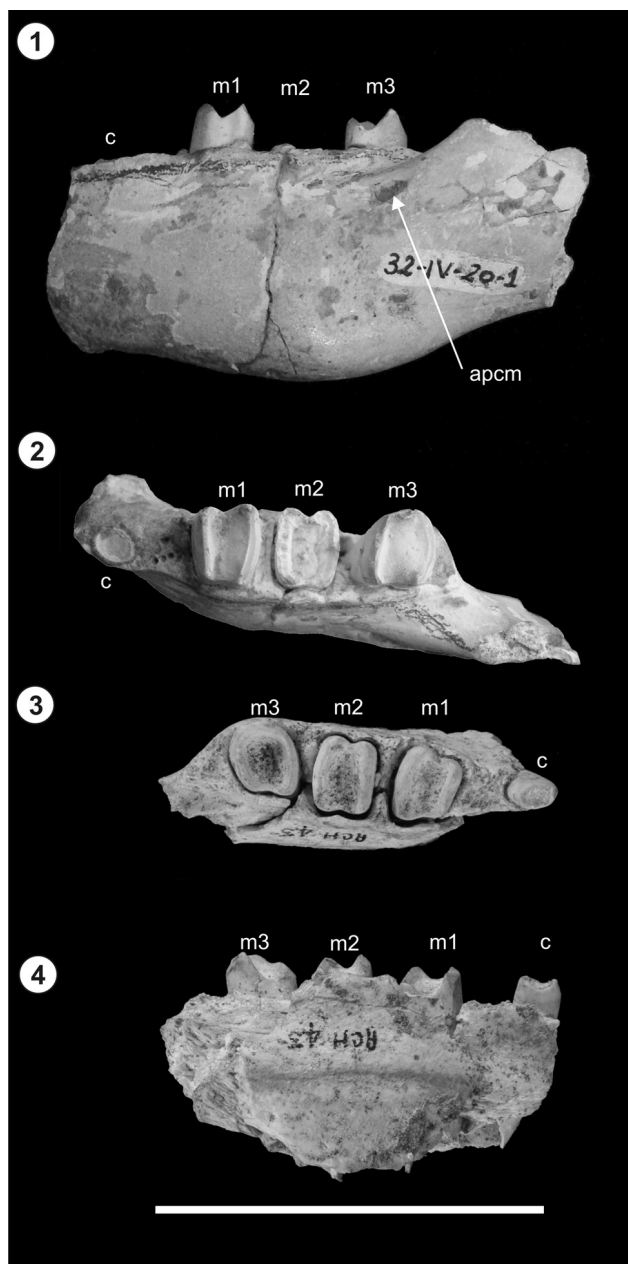
lutiva que conduce a *Pronothrotherium*. Al igual que Scott (1903–04), Perea (1999) incluyó *Xyophorus* en *Hapalops*; en tanto que Croft *et al.* (2009) ubicaron *Xyophorus* cf. *bondesioi* entre los Nothrotheriidae. Más recientemente, De Iuliis *et al.* (2011) consideraron *Xyophorus* como un Megatherioidea basal (*sensu* Gaudin, 2004), en tanto que Pujos *et al.* (2011) lo consideraron un Megatherioidea de posición sistemática incierta. De lo antedicho, se desprende que no ha habido consenso entre los diferentes autores con respecto a la sistemática de *Xyophorus*, dado que algunos autores lo consideran como un miembro de Nothrotheriinae (e.g., Scillato-Yané, 1979); en tanto que otros lo consideran como sinónimo de *Hapalops* (e.g., Perea, 1999) o como un Megatherioidea basal (e.g., De Iuliis *et al.*, 2011).

La morfología general del ejemplar MPEF-PV 3264 es similar a aquella de *X. bondesioi*, *X. villarroeli* y los ejemplares procedentes de Mioceno Medio de Bolivia (UF 26668, UATF-V-000871) y de la Formación Toro Negro (CRILAR PZ 262) por lo cual se justificaría su asignación a *Xyophorus*; sin embargo, la asignación tanto genérica como específica requerirá un mayor análisis. MPEF-PV 3264 comparte con las especies y ejemplares mencionados el hecho que el largo del diastema es menor al largo tanto del m1 como del m2, los molariformes m1 y m2 son de contorno subcuadrangular a rectangular y presentan surcos verticales en las caras lingual y

labial, en tanto que el m3 presenta un surco en la cara labial (Figs. 3, 5, 6). Por otra parte, difiere de *X. andinus*, *X. atlanticus* y *X. crassissimus* en que el diastema de estas especies es mayor al largo de los m1 y m2, los molariformes son elíptico-rectangulares y no presentan surcos verticales en las caras labial y lingual (Figs. 4, 6). De lo antedicho se desprende que en *Xyophorus* están representados dos morfotipos distintos: 1)

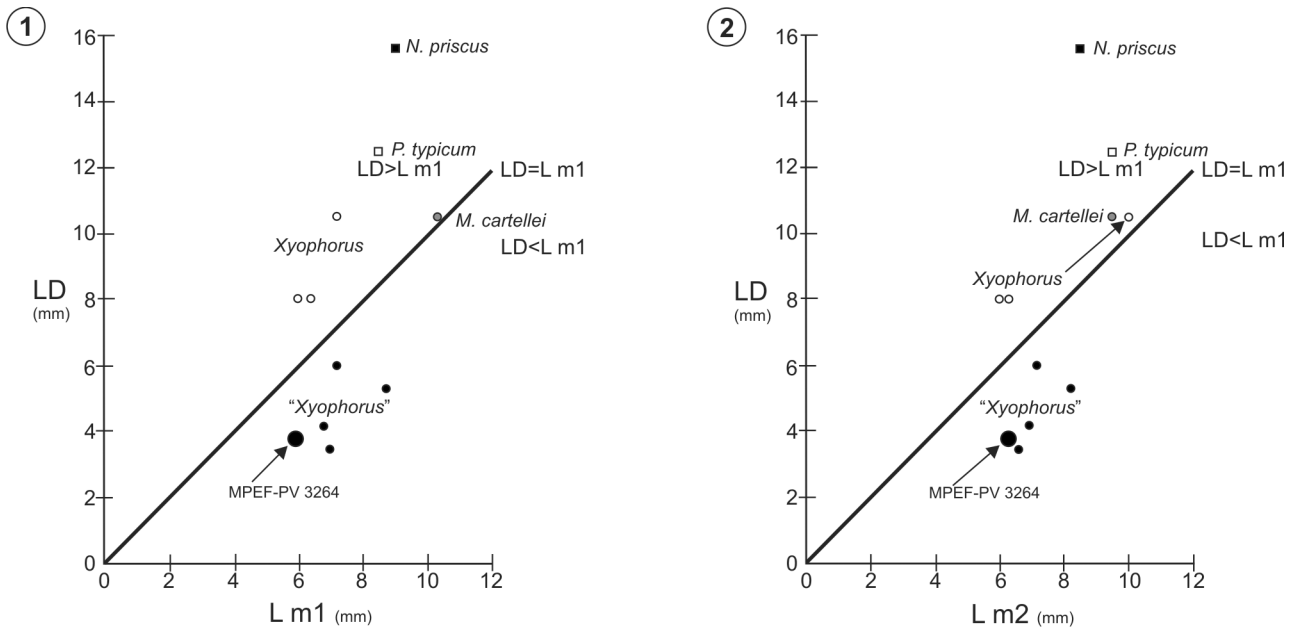
aquel correspondiente a las especies procedentes de la Formación Santa Cruz descritas por Ameghino (1887, 1891, 1894) (e.g., *X. andinus*, *X. atlanticus*, *X. crassissimus*) y 2) aquel representado por *X. bondesioi*, *X. villarroeli* y los ejemplares MPEF-PV 3264, UF 26668, UATF-V-000871 y CRILAR PZ 262. Estas diferencias morfológicas implican que *X. bondesioi* y *X. villarroeli* no son especies cogenéricas con aquellas de la Formación Santa Cruz; y dado que se diferencian de otras de géneros afines (e.g., *Pronothrotherium* y *Mionothropus* presentan el diastema más largo que el m1 y el m2), la determinación de un nuevo género para agrupar *X. bondesioi* y *X. villarroeli* (teniendo a *Xyophorus bondesioi* como especie tipo) estaría justificada. Dado que en la presente contribución no se determina un nuevo género para agrupar estas especies y referir los ejemplares MPEF-PV 3264, UF 26668, UATF-V-000871 y CRILAR PZ 262, se ha optado por utilizar el nombre genérico entrecomillado (i.e., "*Xyophorus*") cuando se haga referencia a estas especies (ver Bengtson, 1988, para una discusión sobre el uso de nomenclatura abierta). Por otro lado, *X. andinus* y *X. atlanticus* presentan algunos caracteres similares a los presentes en *Hapalops* (e.g., m1 y m2 de contorno elíptico-rectangular, molariformes sin surcos verticales en las caras labial y lingual); en tanto que *X. crassissimus* presenta una morfología particular (e.g., una mayor robustez y tamaño general, caniniforme bien desarrollado) que lo distingue tanto de *Hapalops* como de las especies de "*Xyophorus*" registradas fuera de la Formación Santa Cruz. De lo antedicho, se desprende que resulta necesaria la revisión sistemática de las especies de *Xyophorus* procedentes de la Formación Santa Cruz en el contexto de una revisión mayor que incluya el estudio de otros géneros de Megatherioidea, en particular *Hapalops*.

La presencia de: (1) caniniforme reducido, (2) molariformes con contorno trapezoidal o subcuadrangular a rectangular y cuyo largo anteroposterior es menor a dos veces el ancho labiolingual y (3) la presencia de surcos verticales en los molariformes en "*Xyophorus bondesioi*", "*Xyophorus villarroeli*", "*Xyophorus*" sp. es compartida con los géneros referidos al clado Nothrotheriinae que aún conservan el caniniforme (i.e., *Mionothropus*, *Pronothrotherium*) (De Iuliis et al., 2011); por lo tanto, estas especies deben considerarse miembros de este clado. Entre las tendencias evolutivas que se presentan en el clado Nothrotheriinae, se observa el incremento en tamaño corporal y la reducción de tamaño del caniniforme hasta su



**Figura 5.** 1–2, "*Xyophorus bondesioi*" Scillato-Yané, MLP 32-V-20-1. 3–4, "*Xyophorus villarroeli*" Saint-André, MNHN ACH 43. 1 y 3, vista lateral; 2 y 4, vista oclusal. Referencias: apcm, abertura posterior del canal mandibular; c, caniniforme; m1–m3, molariforme 1–3. Escala gráfica= 50 mm.





**Figura 6.** Gráfico de dispersión entre el largo del diastema y el largo del m1 y el m2 de los taxones analizados. **1**, LD/L m1; **2**, LD/L m2. Los círculos negros representan los ejemplares de “*Xyophorus*” y los círculos blancos los ejemplares de *Xyophorus* (ver Tab. 1). **LD**, largo del diastema; **L m1**, largo de molariforme 1; **L m2**, largo de molariforme 2.

desaparición en las formas pleistocenas, con el consecuente incremento del largo del diastema (se verifica un incremento en el valor de LD/LSD; Tab. 1; Fig. 2). De acuerdo a esta tendencia, el grupo conformado por “*X.* *bondesioi*”, “*X.* *villarroeli*”, “*Xyophorus*” sp., UF 26668 y UATF-V-000871 representaría uno de los estadios más primitivos entre los Nothotheriinae.

“*Xyophorus*” sp. presenta algunas diferencias respecto de “*X.* *bondesioi*” y “*X.* *villarroeli*”: MPEF-PV 3264 resulta más pequeño que las especies mencionadas (aproximadamente 16% menor que “*X.* *bondesioi*” y 28% menor que “*X.* *villarroeli*”, Tab. 1); el margen posterior de la sínfisis mandibular de “*Xyophorus*” sp. se ubica por delante del plano del caniniforme, en tanto que en “*X.* *bondesioi*” está sobre el margen posterior del caniniforme; la abertura posterior del canal mandibular se ubica sobre la cara lateral de la rama ascendente, posterior al margen anterior del proceso coronoideo y cerca del nivel de la superficie oclusal, en tanto que en “*X.* *bondesioi*” también se localiza sobre la cara lateral de la rama ascendente y debajo del plano oclusal, pero es más anterior, cercana al margen anterior del proceso coronoideo; el caniniforme es de contorno subcircular, en tanto que aquél de “*X.* *villarroeli*” es de contorno oval. Estas diferencias sugieren que MPEF-PV 3264 podría representar una especie distinta; no obstante, resulta

conveniente referir dicho ejemplar a “*Xyophorus*” sp. hasta contar con nuevos elementos de juicio que permitan diagnosticar un nuevo género en el cual incluir las especies aquí referidas a “*Xyophorus*” y una nueva especie en el caso de “*Xyophorus*” sp.

#### Distribución geográfica y cronológica

Como se indicó, en Argentina, *Xyophorus* (incluyendo las especies aquí agrupadas en “*Xyophorus*”) ha sido registrado en las formaciones Santa Cruz, Arroyo Chasicó y Toro Negro (Ameghino, 1887, 1891, 1894; Scillato-Yané, 1979; Rodríguez Brizuela y Tauber, 2006); en tanto que también ha sido registrado en Bolivia, en sedimentos referidos al Mioceno Medio y al Mioceno Tardío (Frailey, 1988; Saint-André, 1996; Croft *et al.*, 2009; Pujos *et al.*, 2011) (Figs. 1, 2).

*Xyophorus rostratus*, *X. simus*, *X. andinus*, *X. atlanticus*, *X. sulcatus* y *X. crassissimus* han sido registradas en la Formación Santa Cruz (ca. 18–16 Ma para la costa de Santa Cruz, “Edad Mamífero Santacrucense”; Fleagle *et al.*, 2012; Perkins *et al.*, 2012; Vizcaíno *et al.*, 2012b) aflorante en la Provincia de Santa Cruz.

“*Xyophorus*” *bondesioi* se ha registrado en la Formación Arroyo Chasicó, en el suroeste de la Provincia de Buenos Aires (Scillato-Yané, 1979). La fauna de mamíferos hallada en dicha Formación sentó las bases de la “Edad Mamífero Chasiquense”

(Pascual, 1965; Pascual *et al.*, 1965). Contribuciones más recientes, usando como punto de partida el esquema bioestratigráfico definido para la región Pampeana (en particular para la Provincia de Buenos Aires) y ampliamente usado como esquema para toda América del Sur (ver Cione y Tonni, 2005 y bibliografía allí citada), asignaron los niveles portadores de fauna de la Formación Arroyo Chasicó al Piso/Edad Chasicuense (*ca.* 10–8,7 Ma; Cione *et al.*, 2000; Cione y Tonni, 2005).

En lo que refiere a la Formación Toro Negro, ésta aflora en el noroeste de la Provincia de La Rioja y está dividida en dos miembros (Ramos, 1970; Rodríguez Brizuela y Tauber, 2006). Desde el punto de vista cronológico, Ciccioli *et al.* (2005, 2010) reportaron edades de  $8,6 \pm 0,3$  Ma y  $6,8 \pm 0,2$  Ma para los niveles superiores del miembro inferior. El ejemplar CRILAR PZ 262 fue colectado en el nivel fosilífero 7 ubicado en la parte media del miembro inferior (Rodríguez Brizuela y Tauber, 2006).

El ejemplar de "*Xyophorus*" cf. *bondesioi* (UATF-V-000871) registrado en la localidad de Cerdas (suroeste de Bolivia) fue hallado en niveles inmediatamente infrayacentes (10–20 m) a aquellos datados en *ca.* 15,1 Ma ("Edad Mamífero Friasense/Colloncurensis"; Croft *et al.*, 2009); en tanto que otro ejemplar referido a "*Xyophorus*" cf. *bondesioi* (UF 26668; ver Frailey, 1988; Croft *et al.*, 2009) fue registrado en la localidad de Quebrada Honda (*ca.* 13–12,7 Ma; MacFadden *et al.*, 1990), cuya fauna es considerada como de "Edad Mamífero Laventense" (Croft *et al.*, 2009).

Finalmente, "*Xyophorus*" *villarroeli* fue registrado en el miembro 6 de la Formación Mauri (*ca.* 10,3 Ma) en la localidad de Achiri, en el suroeste de Bolivia (Saint-André, 1996).

En lo que refiere a la localidad de "El Petiso", donde fue colectado el ejemplar aquí referido a "*Xyophorus*" sp., ésta fue referida al Mioceno Medio (Villafañe *et al.*, 2008). Villafañe *et al.* (2008) describieron una asociación faunística procedente de esta localidad, representada por varias familias de mamíferos (*e.g.*, Palaeothentidae, Argyrolagidae, Dasyproctidae, Glyptodontidae, Mylodontidae, Caviidae, Dasyproctidae, Echimyidae, Acaremyidae, Octodontidae, Interatheridae, Hegetotheridae), e indicaron que dicha asociación muestra similitudes con faunas del Mioceno Medio tanto de Patagonia (de "Edad Mamífero Colloncurensis") como de La Venta (de "Edad Mamífero Laventense" en Colombia). Dada esta semejanza, Villafañe *et al.* (2008) consideraron que la fauna de

"El Petiso" indicaría una edad más moderna que el "Colloncurensis" pero más antigua que el "Laventense" (ver también Pérez, 2010; Pérez y Vucetich, 2011). El registro de "*Xyophorus*" sp. aquí presentado no contribuye de manera concluyente a establecer la edad de la fauna de "El Petiso"; "*Xyophorus*" sp. es más pequeño que los ejemplares del Mioceno Medio de Bolivia, "*X.*" *bondesioi* y "*X.*" *villarroeli* y presenta un largo de diastema intermedio entre aquel de los ejemplares del Mioceno Medio de Bolivia y "*X.*" *villarroeli*, características (en especial esta última) que se corresponderían con las esperadas para un Nothrotheriinae que haya vivido durante las etapas finales del Mioceno Medio [Serravalliano (13,27–11,63 Ma) de la Escala Internacional; Gradstein *et al.*, 2012] (Fig. 2).

Si bien Scillato-Yané (1979, p. 454) mencionó la presencia de *Xyophorus* en la Formación Collón-Curá, en el área de Pilcaniyeu (Provincia de Río Negro), el autor no proporcionó datos (*e.g.*, número de catálogo, caracteres o ilustración del ejemplar sobre el que basó dicho registro) que permitan establecer si hace referencia a un ejemplar con características similares a las presentes en *Xyophorus* de la Formación Santa Cruz o a aquellas de "*Xyophorus*" *bondesioi* (única especie de "*Xyophorus*" conocida para fines de la década de 1970). Por lo tanto, el registro de "*Xyophorus*" sp. en el Mioceno Medio de la Provincia de Chubut representaría el registro fehaciente más antiguo y más austral de la subfamilia Nothrotheriinae (*sensu* De Iuliis *et al.*, 2011) en Argentina (Fig. 1); en tanto que el registro de "*Xyophorus*" cf. *bondesioi* procedente de la localidad de Cerdas, en Bolivia, correspondería al más antiguo de la subfamilia (Fig. 2).

Los límites temporales aproximados entre algunos Pisos/Edades del esquema para América del Sur y "Edades Mamífero" de América del Sur han sido discutidos y lo siguen siendo, sin haberse alcanzado un consenso entre los distintos investigadores, existiendo en algunos casos diferencias de varios miles de años entre una propuesta y otra (Fig. 2). Consecuentemente, y teniendo en cuenta las inferencias biocronológicas realizadas por Villafañe *et al.* (2008), Pérez (2010), Pérez y Vucetich (2011) y las aquí presentadas, no resulta sencillo precisar a que "Edad Mamífero" o Piso/Edad del esquema sudamericano referir la fauna hallada en "El Petiso". La evidencia disponible sugiere que la asociación faunística tuvo lugar durante las etapas tardías del Mioceno Medio (*i.e.*, Serravalliano de la Escala Internacional; Gradstein *et al.*, 2012). Por lo tanto, y hasta no contar con dataciones radimé-

tricas y con un avance en las determinaciones sistemáticas de los mamíferos procedentes de “El Petiso”, sería preferible referir dicha asociación faunística al Mioceno Medio sin referirla a una “Edad Mamífero” o Piso/Edad del esquema sudamericano en particular.

## AGRADECIMIENTOS

El autor desea agradecer a M.E. Pérez (MPEF) por permitir el estudio del ejemplar MPEF-PV 3264; a P. Puerta y L. Reiner (MPEF) por la preparación de dicho ejemplar. A A. Kramarz, S.M. Alvarez (MACN), M. Reguero, A. Scarano (MLP) por permitir el estudio de ejemplares a cargo. A F. Pujos por compartir información referida al ejemplar registrado en la localidad de Achiri, Bolivia. Las revisiones realizadas por D. Perea y G.W. Rougier y las sugerencias del Comité Editor contribuyeron a mejorar este trabajo. Esta contribución fue parcialmente financiada por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 392) y Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (PIP 111).

## REFERENCIAS

Akersten, W.A. y McDonald, H.G. 1991. *Nothrotheriops* from the Pleistocene of Oklahoma and paleogeography of the genus. *Southwestern Naturalist* 36: 1781–185.

Ameghino, F. 1883. Sobre una colección de mamíferos fósiles del piso mesopotámico de la formación patagónica recogidos por el Prof. Pedro Scalabrini. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 5: 101–116.

Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia austral y depositados en el Museo de La Plata. *Boletín del Museo de La Plata* 1: 1–26.

Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6: 1–1027.

Ameghino, F. 1891. Nuevos restos de mamíferos fósiles descubiertos por Carlos Ameghino en el Eoceno inferior de la Patagonia austral. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 289–328.

Ameghino, F. 1894. Énumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 13: 259–445.

Ameghino, F. 1907. Notas sobre una pequeña colección de huesos de mamíferos procedentes de las grutas calcáreas de Ipiranga en el estado de São Paulo, Brazil. *Revista del Museo Paulista* 7: 59–124.

Ameghino, F. 1920. Sur les édentés fossiles de l'Argentine. Examen critique, révision et correction de l'ouvrage de M.R. Lydekker 'The extinct Edentates of Argentine' etc. (Ouvrage à demi-inédite avec des notes additionnelles sur quelques ongulés et carnassiers. *Obras Completas y Correspondencia Científica* 11: 447–909.

Bengston, P. 1988. Open Nomenclature. *Palaeontology* 31: 223–227.

Bordas, A.F. 1942. Observaciones sobre algunos Nothrotheriinae (Gravigrada). *Physis* 19: 173–179.

Burmeister, H. 1882. *Nothropus priscus*, ein bisher unbekanntes fossiles Faulthier. *Sitzungsberichte der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin* 1882: 613–620.

Burmeister, H. 1887. Neue Beobachtungen an *Coelodon*. *Sitzungsberichte der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin* 1887: 857–862.

Ciccioli, P.L., Limarino, C.O. y Marensi, S.A. 2005. Nuevas edades radiométricas para la Formación Toro Negro en la Sierra de los Colorados, Sierras Pampeanas Noroccidentales, Provincia de La Rioja. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 60: 251–254.

Ciccioli, P.L., Limarino, C.O., Marensi, S.A., Tedesco, A.M. y Tripaldi, A. 2010. Estratigrafía de la cuenca de Vinchina (Terciario), Sierras Pampeanas, Provincia de La Rioja. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 66: 146–155.

Cione, A.L. y Tonni, E.P. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico Superior de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. En: R.E. de Barrio, R.O. Etcheverry, M.F. Caballé y E. Llambías (Eds.), *Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires. 16º Congreso Geológico Argentino* (La Plata, 2005), *Relatorio* 11: 183–200.

Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A.A., Casciotta, J.R., Cozzuol, M.A., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F.J., Noriega, J., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D. y Vucetich, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos Province, eastern Argentina. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 191–237.

Cope, E.D. 1889. The Edentata of North America. *American Naturalist* 23: 657–664.

Croft, D.A., Anaya, F., Auerbach, D., Garziona, C. y MacFadden, B.J. 2009. New data on Miocene Neotropical provinciality from Cerdas, Bolivia. *Journal of Mammalian Evolution* 16: 175–198.

De Iuliis, G. 1994. Relationships of the Megatheriinae, Nothrotheriinae, and Planopsinae: some skeletal characteristics and their importance for phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14: 577–591.

De Iuliis, G., Gaudin, T.J. y Vicens, M.J. 2011. A new genus and species of nothrotheriid sloth (*Xenarthra*, Tardigrada, Nothrotheriidae) from the Late Miocene (Huayquerian) of Peru. *Palaeontology* 54: 171–205.

Dozo, M.T., Bouza, P., Monti, A., Palazzesi, L., Barreda, V., Masafarro, G., Scasso, R.A. y Tambussi, C.P. 2010. Late Miocene continental biota in Northeastern Patagonia (Península Valdés, Chubut, Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 297: 100–109.

Fleagle, J.G., Perkins, M.E., Heizler, M.T., Nash, B., Bown, M.T., Tauber, A.A., Dozo, M.T. y Tejedor, F. 2012. Absolute and relative ages of fossil localities in the Santa Cruz and Pinturas Formations. En: S.F. Vizcaino, R.F. Kay y M.S. Bargo (Eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*, Cambridge University Press, Nueva York, p. 41–58.

Frailey, C.D. 1988. The Miocene vertebrates of Quebrada Honda, Bolivia. II: Edentata. *Occasional Papers National History, University of Kansas* 123: 1–13.

Gaudin, T.J. 2004. Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, *Xenarthra*, Tardigrada): the craniodental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140: 255–305.

Gelfo, J.N., Goin, F.J., Woodburne, M. y Muizon, C. De. 2009. Biochronological relationships of the earliest South American Paleogene mammalian faunas. *Palaeontology* 52: 251–269.

Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M. y Ogg, G. 2012. *The Geologic Time Scale 2012*. Elsevier Science Ltd, Oxford, p. 1–1176.

Hilgen, F.J., Iaccarino, S., Krijgsman, W., Villa, G., Langereis, C.G. y Zachariasse, W.J. 2000. The Global boundary Stratotype Section and Point (GSSP) of the Messinian Stage (Uppermost Miocene). *Episodes* 23: 172–178.

Hilgen, F.J., Bice, J., Iaccarino, S., Krijgsman, W., Montanari, A., Raffi, I., Turco, E. y Zachariasse, W.J. 2005. The Global Stratotype Section and Point (GSSP) of the Tortonian Stage (Upper Miocene) at Monte dei Corvi. *Episodes* 28: 6–17.

Hilgen, F.J., Abels, H.A., Iaccarino, S., Krijgsman, W., Raffi, I., Sprovieri, R., Turco, E. y Zachariasse, W.J. 2009. The Global Stratotype Section and Point (GSSP) of the Serravallian Stage (Middle Miocene). *Episodes* 32: 152–166.

Hoffstetter, R. 1954. Les Gravigrades (Édentés *Xénarthres*) des cavernes de Lagoa Santa (Minas Gerais, Brésil). *Annales des sciences naturelles: zoologie* 16: 741–764.

Kramarz, A.G. y Bellasi, E.S. 2005. Hystricognathi rodents from the Pinturas Formation, Early-Middle Miocene of Patagonia, biostratigraphic and paleoenvironmental implications. *Journal of South American Earth Sciences* 18: 199–212.

Latham, J. y Davies, H. 1795. Faunula indica, 38 p. Appendice a Forster, J.R. *Zoologia indica*. 2<sup>da</sup> edición, Halle a. S.

Lydekker, R. 1889. Palaeozoology: Vertebrata. En: H.A. Nicholson y R. Lydekker (Eds.), *A Manual of Paleontology for the use of students with general introduction on the principles of paleontology*, William Blackwood and Sons, 2, Edimburgo, p. 889–1624.

- MacFadden, B.J., Anaya, F., Perez, H., Naeser, C.W., Zeitler, P.K. y Campbell, K.E. Jr. 1990. Late Cenozoic paleomagnetism and chronology of Andean basins of Bolivia: evidence for possible oroclinal bending. *Journal of Geology* 98: 541–555.
- Madden, R.H., Carlini A.A., Vucetich M.G. y Kay, R.F. 2010. *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 1–448.
- Pascual, R. 1965. Los Toxodontidae (Toxodonta, Notoungulata) de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno inferior) de la Provincia de Buenos Aires. Características geológicas. *Ameghiniana* 4: 101–132.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, J., Gondar, D. y Tonni, E.P. 1965. Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires* 6: 165–193.
- Perea, D. 1999. Un singular grupo de perezosos, los 'Nothrotheriinae' (Xenarthra). *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay, 2<sup>a</sup> época* 10: 1–8.
- Perea, D. 2007. *Nothrotherium* cf. *N. maquinense* (Xenarthra, Tardigrada) en la Formación Sopas (Pleistoceno tardío de Uruguay). *Revista de la Sociedad Uruguaya de Geología* 14: 5–9.
- Pérez, M.E. 2010. A new rodent (Cavioidea, Hystricognathi) from the middle Miocene of Patagonia, mandibular homologies, and the origin of the crown group Cavioidea *sensu stricto*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 1848–1859.
- Pérez, M.E. y Vucetich, M.G. 2011. A new extinct genus of Cavioidea (Rodentia, Hystricognathi) from the Miocene of Patagonia (Argentina) and the evolution of cavioid mandibular morphology. *Journal of Mammalian Evolution* 18: 163–183.
- Perkins, M.E., Fleagle, J.G., Heizler, M.T., Nash, B., Bown, T.M., Tauber, A.A. y Dozo, M.T. 2012. En: S.F. Vizcaíno, R.F. Kay y M.S. Bargo (Eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*, Cambridge University Press, Nueva York, p. 23–40.
- Pujos, F., De Iuliis, G. y Mamani Quispe, B. 2011. *Hiskatherium saintandrei* gen. et sp. nov.: an unusual sloth from the Laventan of Quebrada Honda (Bolivia) and an overview of middle Miocene, small megatherioids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 1131–1149.
- Ramos, V.A. 1970. Estratigrafía y estructura del Terciario en la Sierra de los Colorados (Provincia de La Rioja), República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 25: 359–382.
- Rodríguez Brizuela, R. y Tauber, A. 2006. Estratigrafía y mamíferos fósiles de la Formación Toro Negro (neógeno), Departamento Vinchina, noroeste de la Provincia de La Rioja. *Ameghiniana* 43: 257–272.
- Saint-André, P.A. 1996. Deux nouveaux Édentés (Mammalia, Xenarthra) *Trachycalyptoides achirensis* nov. gen. et nov. sp. (Glyptodontidae, Sclerocalyptinae) et *Xyophorus villarroeli* nov. sp. (Megatheriidae, Nothrotheriinae) du Huayquérien (Miocène supérieur) de l'Altiplano bolivien. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, 4<sup>ème</sup> Série* 18: 79–106.
- Scillato-Yané, G.J. 1979. Nuevo Nothrotheriinae (Edentata, Tardigrada) de Edad Chasicuense (Plioceno temprano) del sur de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). Su importancia bioestratigráfica, filogenética y paleobiogeográfica. *7<sup>mo</sup> Congreso Geológico Argentino* (Neuquén, 1978), *Actas* 2: 449–457.
- Scott, W.B. 1903–1904. *Mammalia of the Santa Cruz Beds*. Part 1: Edentata. Reports of the Princeton University to Patagonia 1896–1899, 5: 1–364.
- Stock, C. 1925. Cenozoic Gravigrade Edentates of Western North America, with Special Reference to the Pliocene Megalonychidae and Mylodontidae of Rancho La Brea, *Carnegie Institution of Washington Publications* 331: 1–206.
- Verzi, D.H., Montalvo, C.I. y Deschamps, C.M. 2008. Biostratigraphy and biochronology of the Late Miocene of central Argentina: Evidence from rodents and taphonomy. *Geobios* 41: 145–155.
- Villafañe, A., Pérez, M.E., Abello, A., Bedatou, E. y Bond, M. 2008. Nueva localidad fosilífera del Mioceno medio en el noroeste de la Provincia del Chubut. *3<sup>er</sup> Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados* (Neuquén, 2008), *Actas*: 265.
- Vizcaíno, S.F., Kay, R.F. y Bargo, M.S. 2012a. *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*, Cambridge University Press, Nueva York, p. 1–378.
- Vizcaíno, S.F., Kay, R.F. y Bargo, M.S. 2012b. Background for a paleoecological study of the Santa Cruz Formation (late Early Miocene) on the Atlantic Coast of Patagonia. En: S.F. Vizcaíno, R.F. Kay y M.S. Bargo (Eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*, Cambridge University Press, Nueva York, p. 1–22.

doi: 10.5710/AMEGH.05.12.2013.1267

**Recibido:** 12 de agosto de 2013

**Aceptado:** 05 de diciembre de 2013