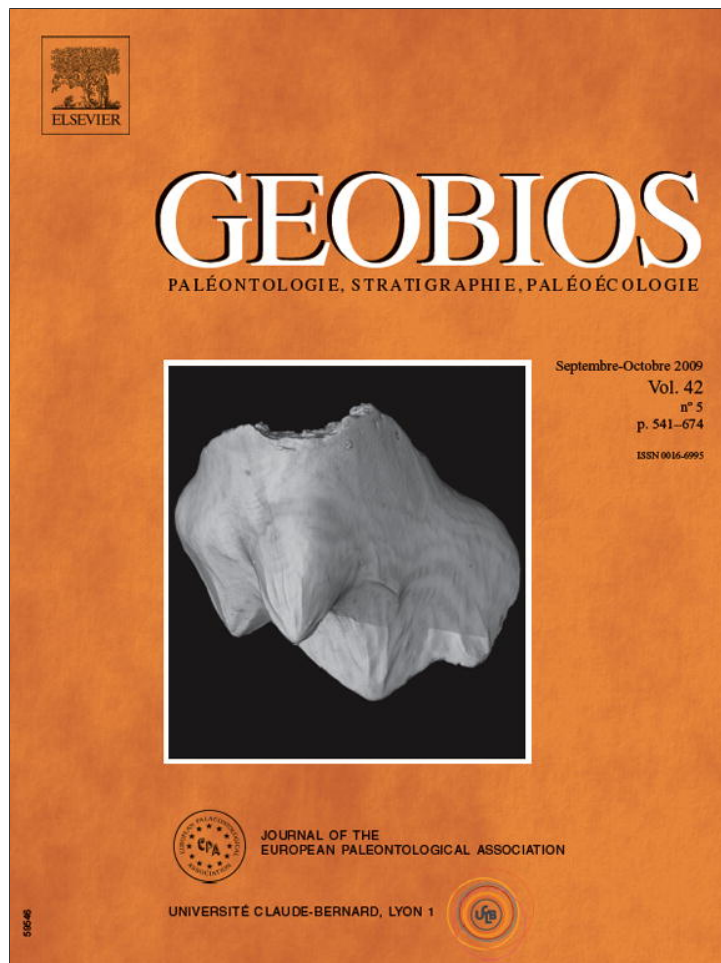


Provided for non-commercial research and education use.  
Not for reproduction, distribution or commercial use.



This article appeared in a journal published by Elsevier. The attached copy is furnished to the author for internal non-commercial research and education use, including for instruction at the authors institution and sharing with colleagues.


Other uses, including reproduction and distribution, or selling or licensing copies, or posting to personal, institutional or third party websites are prohibited.

In most cases authors are permitted to post their version of the article (e.g. in Word or Tex form) to their personal website or institutional repository. Authors requiring further information regarding Elsevier's archiving and manuscript policies are encouraged to visit:

<http://www.elsevier.com/copyright>



ELSEVIER

Disponible en ligne sur  
 ScienceDirect  
 www.sciencedirect.com

Elsevier Masson France  
  
 www.em-consulte.com

---



---

**GEOBIOS**


---



---

Geobios 42 (2009) 663–673

Original article

## Una nueva especie de *Neuryurus* Ameghino (Mammalia, Glyptodontidae) en el Pleistoceno tardío de la Mesopotamia de Argentina<sup>☆</sup>

*A new species of Neuryurus Ameghino (Mammalia, Glyptodontidae) from the late Pleistocene of the Mesopotamic region of Argentina*

*Une nouvelle espèce de Neuryurus Ameghino (Mammalia, Glyptodontidae) du Pléistocène supérieur de la région Mésopotamique d'Argentine*

Alfredo Eduardo Zurita<sup>a,\*</sup>, Brenda Soledad Ferrero<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET), Universidad Nacional del Nordeste (UNNE), Ruta 5, km 2,5 CC, 128 (3400) Corrientes, Argentina

<sup>b</sup> Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, CICYTTP-CONICET, Materi y España, (3105) Diamante, Entre Ríos, Argentina

Recibido el 13 de agosto 2008; aceptado en el 6 de marzo 2009

Disponible en línea 21 de junio 2009

### Resumen

En el elenco de Glyptodontidae (Xenarthra, Cingulata) pleistocenos de América del Sur, uno de los géneros más escasamente representado es *Neuryurus* Ameghino, cuya única especie bien caracterizada era, hasta el momento, *Neuryurus rudis* (Gervais), del Piso/Edad Ensenadense (Pleistoceno temprano-medio) de la región Pampeana de Argentina. En esta contribución damos a conocer una nueva especie de *Neuryurus*, proveniente de la Formación Arroyo Feliciano (Lujanense temprano; ca. 130 ka), de la provincia de Entre Ríos, Argentina, en un ámbito paleobiogeográfico peculiar, más vinculado con el sector occidental de Uruguay y sur de Brasil que con la región Pampeana. Este nuevo taxón se caracteriza por: (a) el notable desarrollo de los forámenes a nivel de la superficie expuesta de los osteodermos de la coraza dorsal y de los anillos caudales, que le otorgan un aspecto casi esponjoso; (b) el gran diámetro que alcanzan los forámenes en la cara interna de los osteodermos; (c) el notable espesor de los osteodermos, similar a lo observado en *Glyptodon* Owen; (d) área de articulación con los osteodermos adyacentes muy denticulado, con notables interdigitaciones; (e) osteodermos de mayor tamaño con pequeños tubérculos cónicos en toda su superficie expuesta, mostrando cierta analogía con *Panochthus tuberculatus* Burmeister. La presencia de esta nueva especie en el Pleistoceno tardío de la región Mesopotámica es un elemento más que se suma a la caracterización biogeográfica de esta área particular, especialmente manifiesta durante los pulsos húmedos y cálidos del Pleistoceno tardío, y completa parcialmente la distribución geográfica y estratigráfica del género. A su vez, esta nueva especie constituye el registro más completo del género fuera de la región Pampeana.

© 2009 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

**Palabras claves:** Cingulata; Neuryurini; Región Mesopotámica; Piso Lujanense; Taxonomía; Biogeografía

### Abstract

Among the South American Pleistocene Glyptodontidae (Xenarthra, Cingulata), one of the most scarcely represented genus in the fossil record is *Neuryurus* Ameghino, in which the only well characterized species, until now, is *Neuryurus rudis* (Gervais), coming from the Ensenadan (early-middle Pleistocene) of the Pampean region, Argentina. In this contribution, we report and describe a new species of *Neuryurus*, coming from the Arroyo Feliciano Formation (early Lujanian; ca. 130 ka), Entre Ríos province, Argentina, in a particular palaeobiogeographic context, more associated with the western sector of Uruguay and southern Brazil than the Pampean region. From a morphological perspective, this new taxon is characterized by: (a) the remarkable development of the foramina at the exposed surface of the osteoderms of the dorsal carapace, showing an aspect almost spongy; (b) the large diameter of the perforations observed in the ventral surface of the osteoderms, resembling to those present in the

<sup>☆</sup> Editor correspondiente: Gilles Escarguel.

\* Autor correspondiente.

Dirección correo electrónico: azurita@cecoal.com.ar (A.E. Zurita).

dorsal surface of the osteoderms of the Glyptodontidae Doedicurinae; (c) the evident thickness of the osteoderms, as in *Glyptodon* Owen; (d) area of contact and articulation of adjacent osteoderms very denticulate, with deep osseous interdigitating projections, as in *Glyptodon* and *Glyptotherium* Osborn, but here more evident; (e) larger osteoderms of the dorsal carapace showing, in the dorsal surface, many little conical tubercles, having some resemblance to *Panochthus tuberculatus* Burmeister. The presence of this new species in the early late Pleistocene of the Mesopotamic region is another element that adds to the biogeographical characterization of this particular area, especially evident during the warm and humid pulses of the late Pleistocene. In turn, this species represents the most complete record of the genus outside the Pampean region and partially complete the stratigraphic and geographic distribution of the genus.

© 2009 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

**Keywords:** Cingulata; Neuryurini; Mesopotamic region; Lujanian stage; Taxonomy; Biogeography

## Résumé

De l'ensemble des glyptodontes (Mammalia, Glyptodontidae) du Pléistocène d'Amérique du Sud, un des genres le plus mal représenté est *Neuryurus* Ameghino. Jusqu'à présent, seule une espèce était bien caractérisée, *Neuryurus rudis*, de l'Ensenadéen (Pléistocène inférieur) de la région pampéenne de l'Argentine. Dans ce travail, une nouvelle espèce de *Neuryurus*, provenant de la Formation Arroyo Feliciano (Lujanéen inférieur; ca. 130 ka) de la province d'Entre Ríos, Argentine, est présentée et décrite. Morphologiquement, cette nouvelle espèce est caractérisée principalement par: (a) le développement notable des perforations de la surface externe des plaques de la carapace dorsale, montrant un aspect presque trabéculaire ou spongieux; (b) le grand diamètre des forams existant sur la face interne des plaques; (c) l'épaisseur de ces plaques, similaires à celles du genre *Glyptodon* Owen; (d) la surface d'articulation avec les autres plaques, présentant un aspect très denticulé, avec de notables interdigitations osseuses; (e) de petits tubercules coniques sur toute la surface dorsale des plaques les plus grandes, similaires à ceux de *Panochthus tuberculatus* Burmeister. Outre le fait qu'il s'agisse là de la première mention du genre *Neuryurus* en dehors de la région pampéenne, l'existence de cette nouvelle espèce à la base du Pléistocène supérieur de la région mésopotamique est un nouvel élément de caractérisation biogéographique de cette région, notamment, pour les périodes humides et chaudes du Pléistocène supérieur. Cette nouvelle espèce constitue le signalement le plus complet du genre *Neuryurus* en dehors de la région pampéenne, et complète partiellement sa répartition géographique et stratigraphique.

© 2009 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

**Mots clés :** Cingulata; Neuryurini; Région Mésopotamique; Étage Lujanéen; Taxonomie; Biogéographie

## 1. Introducción

Los Cingulata Glyptodontidae constituyeron un grupo característico de mamíferos en la “megafauna” del Pleistoceno (ca. 2.6–0.008–0.011 Ma) de América del Sur, alcanzando una importante diversificación taxonómica (ca. 15 géneros; ver McKenna y Bell, 1997) así como una notable distribución latitudinal, desde el sur de la provincia de Santa Cruz, Argentina, hasta Venezuela (Tauber y Palacios, 2006; Carlini et al., 2008a). Dentro del clado se han reconocido tradicionalmente seis subfamilias: Glyptatelineae (Eoceno tardío-Mioceno tardío); Propalaeophorinae (Oligoceno tardío-Mioceno medio); Glyptodontinae (Mioceno medio-Holoceno temprano); Doedicurinae (Mioceno tardío-Holoceno temprano); y Hoplophorinae (Mioceno medio-Holoceno temprano) (McKenna y Bell, 1997; Zurita, 2007; Carlini et al., 2008a).

Durante el Plioceno, una subfamilia (Glyptodontinae) participó del “Gran Intercambio Biótico Americano” (Webb, 2006; Carlini y Zurita, 2007), aunque reciente evidencia sugiere que también los Glyptatelineae pudieron haber intervenido en este evento biogeográfico (McKenna y Bell, 1997; Mora et al., 2005). En América del Norte y en América Central, los Glyptodontinae están representados por el género *Glyptotherium* Osborn, 1903, con una distribución latitudinal que alcanzó los 37°N (Gillette y Ray, 1981; Webb y Perrigo, 1984; Czaplewski, 2004; Cisneros, 2005).

Uno de los grupos de Glyptodontidae pleistocenos menos conocidos es el de los Hoplophorinae Neuryurini, tribu reconocida y descrita originalmente por Hoffstetter en 1958. Los principales rasgos diagnósticos dados por este autor

(Hoffstetter, 1958: 586), y basados fundamentalmente en la especie pleistocena *Neuryurus rudis*, son “. . . les plaques sont épaisses, souvent rectangulaires, unies par sutures indentées, mais lâches; la surface externe est uniformément perforée. . . Le bouclier céphalique rappelle quelque peu *Panochthus* par la présence de tubercules périphériques peu marqués”.

Posteriormente, en esta tribu se han incluido tentativamente los géneros terciarios *Pseudoeuryurus* Ameghino (“Mesopotamiense”; Mioceno tardío-Plioceno) y *Urotherium* Castellanos (“Araucanense”-Vorohuense; Mioceno tardío-Plioceno) (ver Paula Couto, 1979; Scillato-Yané et al., 1995; Carlini y Scillato-Yané, 1999; Cione et al., 2000; pero ver McKenna y Bell, 1997), aunque está pendiente un análisis más profundo de su diversidad. En el Pleistoceno, los Hoplophorinae Neuryurini están representados por *N. rudis* (Gervais, 1878) (= “*Glyptodon*” *rudis* Gervais, 1878 = “*Euryurus*” *rudis* (Gervais y Ameghino, 1880)), especie bien caracterizada y procedente del Pleistoceno temprano-medio (Piso Ensenadense) de las provincias de Santa Fe y Buenos Aires, Argentina (Gervais, 1878; Soibelzon, 2008). Desde una perspectiva morfológica, se caracteriza por su gran tamaño (comparable a *Panochthus tuberculatus* Burmeister, 1866); los osteoderms de la coraza dorsal son de gran tamaño, rectangulares o pentagonales y las suturas son laxas; la superficie expuesta de cada osteodermo es de aspecto rugoso y presenta un gran número de pequeñas perforaciones distribuidas sin un patrón apreciable. A su vez, las placas que delimitan la escotadura caudal muestran en su borde libre una notable convexidad en forma de tubérculo. El tubo caudal está formado por osteoderms soldados, (análogos a las de la coraza dorsal), que lateralmente presenta una serie de

estructuras cónicas orientadas en sentido próximo-distal y con su centro elevado (mostrando así cierta analogía con la de *Panochthus*). Como hemos mencionado, la caracterización genérica y de la tribu se ha basado fundamentalmente en esta especie (ver, entre otros, Ameghino, 1889; Pascual et al., 1966).

El material tipo de *N. rudis* se halla en las colecciones del Museo Nacional de Historia Natural de París, Francia, pero reducido a menos de 20 osteodermos en mal estado de preservación (Vincent Pernègre (MNHN), com. pers). Sin embargo, éste fue figurado por Ameghino (1889: láminas LXI y LXII), al tiempo que mejoró y amplió notablemente la descripción original y caracterización de este taxón que fuera efectuada por Gervais en 1878.

Recientemente, Zurita et al. (2006) han dado a conocer el primer registro del género *Neuryurus* para el Piso Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano) de la región Pampeana, consistente en una coraza dorsal casi completa proveniente del Miembro Guerrero de la Formación Luján (ca. 21-10 ka; Tonni et al., 2003). Un estudio comparado de la morfología de los osteodermos de este ejemplar (MCNL 6.6) con aquellos de *N. rudis* muestra una notable similitud entre ambos; sin embargo, el ejemplar proveniente del Pleistoceno tardío es de menor tamaño (Zurita et al., 2006).

Hasta la realización de este trabajo no se conocían registros ciertos de *Neuryurus* en la Argentina fuera del ámbito de la actual región Pampeana, área en la que incluso son escasos, ya que el registro más significativo corresponde al holotipo. El único reporte previo del género fuera de esta área corresponde a Reguero et al. (2007), quienes, en forma dudosa, citan la presencia de *Neuryurus?* sp. (sic. Reguero et al., 2007) proveniente de la Formación Uquía (Plioceno-Pleistoceno temprano) del Noroeste de Argentina. En efecto, el examen de estos materiales (osteodermos) no permite una asignación genérica precisa, dada su escasez y pobre estado de preservación.

Fuera de la Argentina, *Neuryurus* ha sido citado en el Pleistoceno tardío de Uruguay (*Neuryurus* cf. *N. rudis*; Rinderknecht, 1999; Ubilla y Perea, 1999; Ubilla et al., 2007) y Brasil (*Neuryurus* sp.; Paula Couto, 1983; Soto et al., 2004; Ribeiro et al., 2007), aunque estos registros están en todos los casos limitados a osteodermos aislados de la coraza dorsal, muy poco frecuentes, y de morfología muy similar a la de *N. rudis*.

En esta contribución damos a conocer una nueva especie de *Neuryurus*, proveniente del Pleistoceno tardío (ca. 130 ka) de la provincia de Entre Ríos, Argentina, que representa, en el ámbito de América del Sur, el registro más completo del género fuera de la región Pampeana. Asimismo, discutimos la importancia de este nuevo taxón en la comprensión de la evolución e historia biogeográfica de los Glyptodontidae Neuryurini, especialmente aquellos pleistocenos.

## 2. Localidad, horizonte y edad

El material fue exhumado de la Formación Arroyo Feliciano. Los sedimentos corresponden principalmente a una arena fina bien seleccionada y limos de color verde claro y pardo, depositados en canales y ambientes pantanosos. Esta unidad constituye la terraza más alta que aflora en la mayoría de

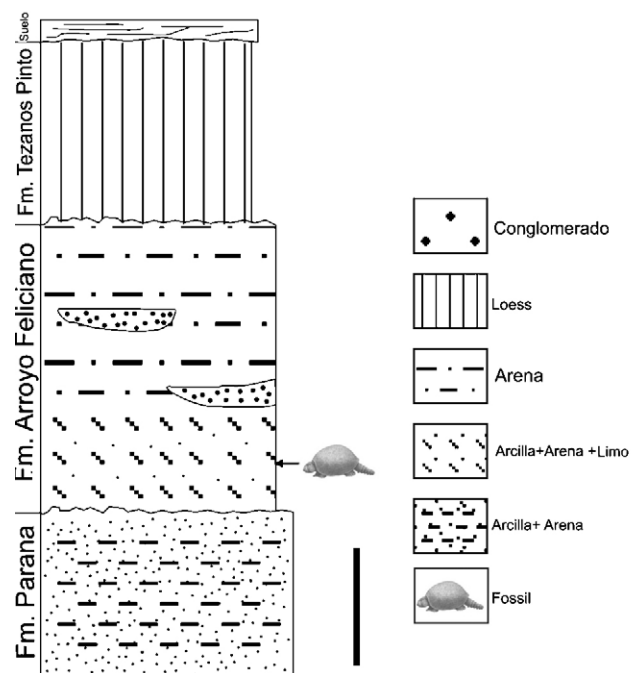


Fig. 1. Perfil estratigráfico mostrando la ubicación del ejemplar. Escala gráfica: 2 m.

Stratigraphic profile showing the specimen location. Scale bar: 2 m.

los ríos y arroyo de la provincia de Entre Ríos, Argentina (Fig. 1; Iriondo et al., 1985; Iriondo, 1996). Desde un punto de vista cronoestratigráfico la antigüedad fijada, conforme al elenco de mamíferos asociados, corresponde a la base del Piso Lujanense (Cione y Tonni, 1999, 2005; Noriega et al., 2004). En este sentido, Ferrero y Noriega (en prensa), Noriega et al. (2004) y Noriega y Tonni (2007) sugieren que estos niveles podrían corresponder al último interglacial (ca. 130 ka), debido a la presencia de fauna vinculada a condiciones cálidas y húmedas (e.g., *Stegomastodon waringi*, *Holmesina paulacoutoi*, *Pteronura* y *Tapirus*).

## 3. Sistemática Paleontológica

**Abreviaturas:** GIBA: Gran Intercambio Biótico Americano; FC-DPV: Facultad de Ciencias, Departamento de Paleontología, Montevideo, Uruguay; MCNL: Museo de Ciencias Naturales de Lobería, Buenos Aires (Argentina); MNHN: Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (France); MCNN: Museo Municipal de Ciencias Naturales de Necochea "Dr. José Escudrone" (Buenos Aires, Argentina); MLP: División Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Argentina; UAP: Museo David Rhys, Universidad Adventista del Plata, Entre Ríos (Argentina); CC: Museo Universitario "Florentino y Carlos Ameghino", Universidad Nacional de Rosario (ex Instituto de Fisiografía y Geología "Alfredo Castellanos"), Rosario (Argentina).

Superorden XENARTHRA Cope, 1889

Orden CINGULATA Illiger, 1811

Superfamilia GLYPTODONTOIDEA Gray, 1869



Familia GLYPTODONTIDAE Gray, 1869

Subfamilia HOPLOPHORINAE Huxley, 1864 in McKenna and Bell, 1997

Tribu NEURYURINI Hoffstetter, 1958

Género *Neuryurus* Ameghino, 1889

*Neuryurus trabeculatus* nov. sp.

Fig. 2

**Derivato nominis:** *trabeculatus*, en referencia al aspecto característico de la superficie dorsal de los osteodermos de la coraza dorsal y de los anillos caudales.

**Holotipo:** UAP 1510, aproximadamente 420 osteodermos asociados de la coraza dorsal, algunos articulados en porciones de coraza, y 10 de los anillos caudales.

**Localidad tipo:** Arroyo Ensenada, Departamento de Diamante, Entre Ríos, Argentina (Fig. 3).

**Diagnosis:** Glyptodontidae de gran tamaño; osteodermos de las regiones dorsal y póstero-dorsal de coraza dorsal de gran espesor (de hasta 42 mm); área de contacto y articulación entre osteodermos de morfología muy denticulada; superficie expuesta de los osteodermos de aspecto muy rugoso, esponjoso y uniformemente perforada, con forámenes de gran diámetro; forámenes distribuidos regularmente sobre la superficie expuesta de cada osteodermo; conductos correspondientes a los forámenes penetrando en un ángulo cercano a los 90° con respecto a la superficie expuesta; osteodermos de la región dorsal y póstero-dorsal de la coraza dorsal con pequeños tubérculos cónicos en toda su superficie; superficie expuesta de los osteodermos de la región lateral con una pequeña depresión central; superficie ventral de los osteodermos con forámenes (ca. 4–12) de gran diámetro.

*Large sized Glyptodontidae; osteoderms of the dorsal and postero-dorsal regions of the carapace very thick (up to 42 mm); area of contact and articulation of adjacent osteoderms strongly denticulate, with deep osseous interdigitating projections; exposed surface of the osteoderms extremely rugose, punctuate and uniformly perforated, showing an almost spongy aspect; foramina regularly distributed on the dorsal surface of each osteoderm; ducts that correspond to the foramina arranged at an angle of approximately 90° to the osteoderm surface; larger osteoderms of the dorsal carapace (belonging to the dorsal and postero-dorsal regions) showing many little conical tubercles on the dorsal surface; osteoderms of the lateral region of the carapace with a little central depression; ventral surface of the osteoderms showing foramina (ca. 4–12) strongly developed.*

**Diagnosis comparada:** Regiones dorsal y póstero-dorsal de coraza dorsal con osteodermos de gran espesor, aproximadamente un 30% más que lo observado en *N. rudis* y *Neuryurus* sp. (MCL 6.6). Área de contacto y articulación entre osteodermos de aspecto más denticulado (con prolongaciones que se interdigitan con las de los osteodermos adyacentes) que en *N. rudis*, *Glyptodon* y *Glyptotherium*. Superficie expuesta de los osteodermos de aspecto muy rugoso, esponjoso y uniformemente perforada, con forámenes de mayor diámetro que en *N. rudis* y mucho más que en los taxones terciarios *Urotherium interundatum* (Ameghino, 1885) y *Pseudoeuryurus*

*lelongianus* (Ameghino, 1889). Forámenes distribuidos regularmente sobre la superficie dorsal de cada osteodermo, a diferencia de *N. rudis*, *P. lelongianus* y *Urotherium*, en los que los forámenes de mayor tamaño tienden a concentrarse en la zona central. Conductos correspondientes a los forámenes penetran en un ángulo cercano a los 90° con respecto a la superficie expuesta, a diferencia de *N. rudis* y *Neuryurus* sp. (MCL 6.6; MCNN s/n; MLP 07-V-3-1; FC-DPV 901) en los cuales estos están en un ángulo cercano a los 45°. Osteodermos de la región dorsal y póstero-dorsal de la coraza dorsal (de mayor tamaño y espesor) con pequeños tubérculos cónicos en toda su superficie, mostrando cierta analogía con *Panochthus tuberculatus*. Osteodermos de la región lateral de la coraza dorsal de contorno rectangular, y muestran en su superficie expuesta una pequeña depresión central, como en *Urotherium Castellanos, 1926*, y a diferencia de *N. rudis* y *Neuryurus* sp. en los cuales esta superficie es plana. Algunos de estos osteodermos son en *N. rudis* y *Neuryurus* sp. hexagonales o pentagonales. Superficie ventral de los osteodermos con forámenes (ca. 4–12) de mayor diámetro que en *Pseudoeuryurus*, *Urotherium* y *N. rudis*. Aquellos de mayor espesor muestran una morfología similar a la superficie expuesta de los osteodermos de los Glyptodontidae Doedicurinae (*Doedicurus* y *Plaxhaplous*). Osteodermos de los anillos caudales con la superficie expuesta más rugosa que en *N. rudis*, de morfología similar a las de la coraza dorsal; en algunos de ellos existe un pequeño tubérculo central, como en los osteodermos de la coraza dorsal de *Pseudoeuryurus lelongianus*.

*Osteoderms of the dorsal and postero-dorsal regions of the carapace thicker to that observed in N. rudis, approximately 30% more than in N. rudis and Neuryurus sp. (MCL 6.6). Area of contact and articulation of adjacent osteoderms very denticulate (more than N. rudis), with deep osseous interdigitating projections, as in N. rudis, Glyptodon and Glyptotherium, but more evident here. Exposed surface of the osteoderms very rugose, punctuate and uniformly perforated, showing an almost spongy aspect; this particular condition is more pronounced than that observed in N. rudis and much more than in the Tertiary taxa Urotherium interundatum (Ameghino, 1885) and Pseudoeuryurus lelongianus Ameghino, 1889. Foramina regularly distributed on the dorsal surface of each osteoderm, unlike to that seen in N. rudis, P. lelongianus and Urotherium, where larger foramina are mainly concentrated in the central area of each osteoderm. Ducts that correspond to the foramina arranged at an angle of approximately 90° to the osteoderm surface, unlike to that observed in N. rudis y Neuryurus sp. (MCL 6.6; MCNN s/n; MLP 07-V-3-1; FC-DPV 901), in which those ducts are arranged obliquely to the osteoderm surface. Larger osteoderms of the dorsal carapace (belonging to the dorsal and postero-dorsal regions) showing many little conical tubercles on the dorsal surface, showing some analogy with Panochthus tuberculatus. Osteoderms of the lateral region of the dorsal carapace rectangular in shape, with a little central depression, as in Urotherium Castellanos, 1926. By contrast, in N. rudis and Neuryurus sp. this surface is flat. Ventral surface of the osteoderms showing foramina (ca. 4–12) much more developed*

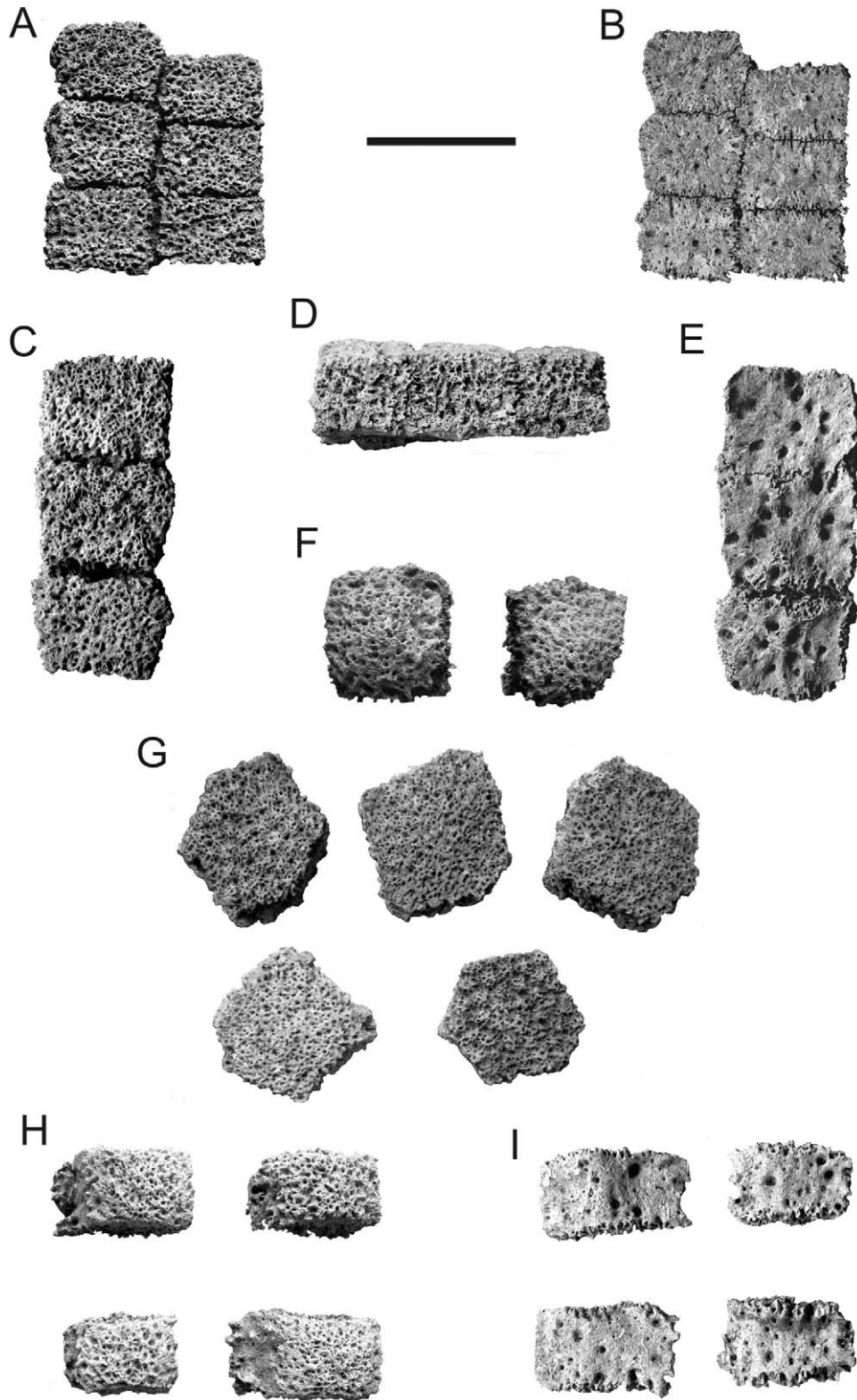


Fig. 2. *Neuryurus trabeculatus* nov. sp. (UAP 1510). **A–G.** Osteoderms of the dorsal carapace: (A) de la región lateral en vista dorsal; (B) en vista ventral; (C) de la región dorso-lateral en vista dorsal; (D) en vista lateral; (E) en vista ventral; (F) osteoderms de la región caudal en vista dorsal; (G) osteoderms de la región dorsal en vista dorsal. **H–I.** Osteoderms de los anillos caudales: (H) en vista dorsal; (I) en vista ventral. Escala gráfica: 50 mm.

*Neuryurus trabeculatus* nov. sp. (UAP 1510). **A–G.** Osteoderms of the dorsal carapace: (A) from the lateral region in dorsal view; (B) in ventral view; (C) from the dorso-lateral region in dorsal view; (D) in lateral view; (E) in ventral view; (F) osteoderms from the caudal region in dorsal view; (G) osteoderms from the dorsal region in dorsal view. **H–I.** Osteoderms from the caudal rings: (H) in dorsal view; (I) in ventral view. Scale bar: 50 mm.

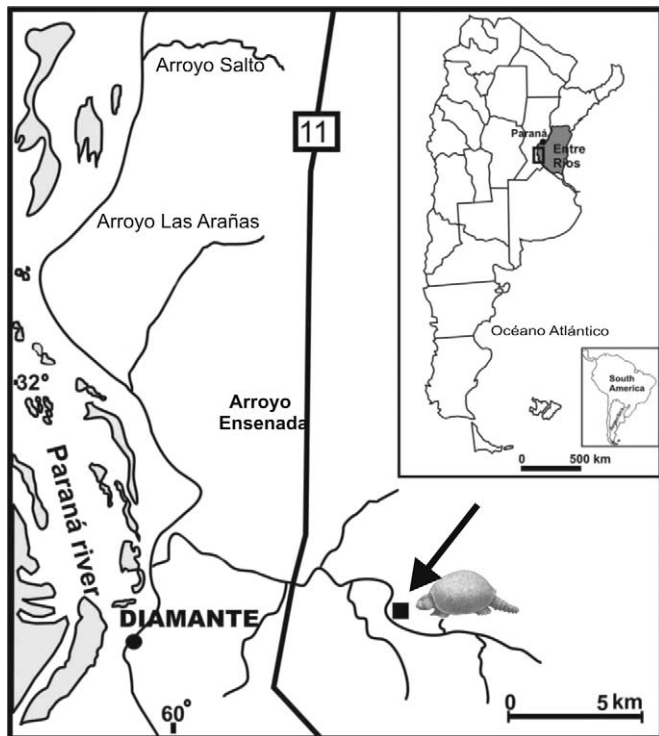


Fig. 3. Mapa de ubicación del área de estudio, Departamento Diamante, provincia de Entre Ríos, Argentina.

Location map of the study area, Diamante Department, Entre Ríos Province, Argentina.

than that seen in *Urotherium* and *N. rudis*; this particular morphology showing some resemblance to the pattern observed in the exposed surface of the osteoderms of the *Glyptodontidae* *Doedicurinae* (*Doedicurus* and *Plaxhaplous*). Exposed surface of the osteoderms of the caudal rings morphologically similar to those of the dorsal carapace, more rugose than in *N. rudis*; some of them with a little central tubercle, as in the osteoderms of the carapace of *Pseudoeuryurus*.

**Descripción:** Se preservan aproximadamente 420 osteoderms de la coraza dorsal y de los anillos caudales. Para su descripción, éstos fueron divididos en los siguientes grupos, aunque existen algunos de morfología intermedia.

#### Coraza dorsal.

**Osteoderms de la región lateral (Fig. 2(A–E)).** Se preservan aproximadamente 260 osteoderms. El tamaño varía entre 35 mm y 45 mm (diámetro antero-posterior), por 22 mm y 38 mm (diámetro transversal), y 23 mm y 42 mm (espesor). Presentan un contorno rectangular, con su eje mayor orientado en sentido antero-posterior, a diferencia de lo observado en *Neuryurus* sp. (MCNL 6.6; Miembro Guerrero de la Formación Luján, ca. 21–10 ka). La superficie expuesta de cada osteodermo es muy rugosa, de aspecto esponjoso y uniformemente perforada, sin indicios de ornamentación; estas perforaciones muestran una clara tendencia a llevar una dirección vertical en relación a la superficie de los osteoderms, a diferencia de *N. rudis*, *Neuryurus* sp. (MCL 6.6; MCNN s/n; MLP 07-V-3-1; FC-DPV 901) y *P. lelongianus*, que se dirigen oblicuamente hacia el centro. En contraposición a la condición

observada en *N. rudis* y *Urotherium interundatum*, en los que los forámenes de mayor tamaño tienden a ubicarse en el centro de cada osteodermo, delimitando muchas veces una figura central poco evidente, en este nuevo taxón los forámenes se distribuyen de modo regular sobre toda la superficie. En estos osteoderms existe una pequeña concavidad media muy poco marcada, en donde los forámenes son ligeramente más pequeños. En los osteoderms de mayor espesor, los forámenes tienden a ser de mayor diámetro y están en menor número. El área de contacto y articulación con los osteoderms adyacentes es muy denticulada, con numerosas prolongaciones que se interdigitan con aquellas de los osteoderms contiguos, como en *Glyptodon*, *Glyptotherium* Osborn, 1903 y *Glyptodontidium tubifer* Cabrera, 1944, aunque más manifestamente. La superficie interna de cada osteodermo es lisa y puede ser plana o apenas cóncava, con hasta 12 grandes forámenes, en donde aquellos de mayor diámetro tienden a ubicarse en el centro (Fig. 2(E)). Como se observa en la cara ventral, el diámetro de los forámenes se correlaciona de modo muy marcado con el espesor de los osteoderms.

**Osteoderms de la región dorsal (Fig. 2(G)).** Se conservan alrededor de 80 osteoderms. Son isodiamétricos, penta o hexagonales y presentan un notable espesor. Miden entre 26 mm y 42 mm (espesor) y 40 mm y 50 mm (máximo diámetro). La superficie externa es plana, presenta un aspecto esponjoso, sin diferencias significativas con lo observado en los osteoderms laterales. Sin embargo, en aquellos de mayor espesor es posible observar la existencia de pequeños tubérculos que se distribuyen uniformemente en toda la superficie, a diferencia de lo observado en *N. rudis*, y que muestra cierta semejanza a lo existente en el Panochthini *P. tuberculatus*. Entre estos pequeños tubérculos cónicos es posible advertir, en algunos osteoderms, la existencia de forámenes más grandes. La superficie interna es cóncava, particularmente a nivel de su zona central, con numerosos forámenes de gran tamaño que muestran cierta analogía con la superficie dorsal de los osteoderms de *Doedicurus* y *Plaxhaplous* Ameghino, 1884.

**Osteoderms adyacentes a la escotadura caudal (Fig. 2(F)).** Se han contabilizado cerca de 22 osteoderms. Su rango de tamaño varía entre 28 mm y 41 mm (espesor) por 36 mm y 43 mm (diámetro transversal) y por 38 mm y 48 mm (diámetro antero-posterior). Presentan en todos los casos un contorno rectangular o cuadrangular, y muestran una morfología general similar a las de *N. rudis*, pero la rugosidad en la superficie dorsal está más desarrollada. Su superficie expuesta es convexa, particularmente en aquellos osteoderms que delimitan la escotadura caudal, como en *N. rudis* y *Neuryurus* sp. (MCL 6.6). En la cara interna, cóncava, se observa la existencia de grandes forámenes que se dirigen oblicuamente hacia el espesor de los osteoderms, y es muy semejante a lo existente en la cara dorsal de los osteoderms de la coraza dorsal de *Doedicurus*.

**Osteoderms de los anillos caudales (Fig. 2(H, I)).** Sólo identificamos 10, son claramente rectangulares, con su eje mayor orientado en sentido antero-posterior. Miden 38 mm y 48 mm (diámetro antero-posterior), por 20 mm y 29 mm

(diámetro transverso) y 20 mm y 26 mm (espesor). Cada osteodermo presenta su extremo proximal notablemente deprimido, de superficie externa relativamente lisa, pero con algunos forámenes de gran diámetro y canales de orientación antero-posterior; esta porción deprimida constituye el área de contacto y articulación con los osteodermos anteriores adyacentes. En sentido distal, los osteodermos aumentan notablemente su grosor y la superficie expuesta muestra la típica conformación trabecular, esponjosa y uniformemente punteada de los osteodermos de la coraza dorsal. En algunas de ellos es posible observar la existencia de un pequeño tubérculo central, como en algunos osteodermos homólogos de *N. rudis*. La superficie interna de cada osteodermo es convexa, con grandes forámenes que tienden a ubicarse hacia la periferia. Los bordes laterales de esta superficie están sobreelevados con respecto al área central, y se caracterizan por la presencia de conspicuas prolongaciones óseas, que se interdigitan con aquellas de los osteodermos laterales.

Asimismo, es posible reconocer la existencia de un grupo de 5 osteodermos caracterizados por su gran tamaño y espesor. Posiblemente correspondan a la hilera más proximal de anillos caudales que se articulaban con los osteodermos que delimitaban la escotadura caudal de la coraza dorsal. Su rango de tamaño está entre 40 mm y 50 mm (diámetro transverso) por 58 mm y 45 mm (diámetro antero-posterior) y por 35 mm y 37 mm (espesor). Estos osteodermos tienen su tercio proximal adelgazado, aunque no tanto como se observa en el grupo de osteodermos descritos anteriormente. Esta región tiene una serie de grandes forámenes que se dirigen oblicuamente hacia el centro de los osteodermos. En sentido distal el espesor de los osteodermos aumenta, al tiempo que la superficie expuesta adquiere un aspecto más rugoso y los forámenes disminuyen de diámetro. Al igual que en los osteodermos de la región dorsal de la coraza dorsal, existen pequeños tubérculos cónicos, entre los cuales existe un conjunto de forámenes de mayor tamaño. La cara interna de cada osteodermo es claramente cóncava y los forámenes, proporcionalmente pequeños, se distribuyen por toda su superficie (Fig. 2(I)).

#### 4. Contexto paleobiogeográfico y paleoambiental

Gran parte de la evidencia paleontológica sugiere que la región Mesopotámica de Argentina presentó, durante parte del Pleistoceno, diferencias biogeográficas y paleoambientales con la región Pampeana y centro-norte de Argentina (Tonni et al., 2005; Noriega y Tonni, 2007; Carlini et al., 2008b; Ferrero y Noriega, 2007; Prevosti y Ferrero, 2008). En este contexto, se observa que la Mesopotamia estuvo caracterizada, en algunos momentos, por condiciones climático-ambientales más húmedas y cálidas que aquéllas inferidas para la región Pampeana y centro-norte de Argentina, mostrando cierta afinidad con el sector occidental de Uruguay y el sur de Brasil (Oliveira, 1996; Carlini et al., 2004; Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006). Este conjunto de peculiaridades biogeográficas concuerda con la hipótesis postulada por Oliveira (1996) y Cartelle y Lessa (1988) en tanto es posible observar que desde el Sur y hacia el

Centro-Norte de América del Sur, la megafauna se asocia a condiciones climático-ambientales mayormente frías y áridas, pero que a partir de los 22°S y en dirección este, ella se corresponde con ambientes más cálidos y húmedos. Apoyando esta hipótesis, los registros del Glyptodontidae *Neosclerocalyptus paskoensis* (Zurita, 2002, 2007), un taxón claramente adaptado a los ambientes áridos y fríos del Pleistoceno tardío (Zurita, 2007), resultan muy comunes en la región Pampeana y centro-norte de Argentina, siempre en sedimentos de origen eólico (Fidalgo y Tonni, 1983; Zurita et al., 2005). Sugestivamente, resulta notable la escasez de registros de este taxón en el Piso Lujanense de la Mesopotamia de Argentina (provincias de Corrientes y Entre Ríos; Noriega et al., 2004; Zurita et al., 2005), el sector occidental de Uruguay (Ubilla y Perea, 1999; Ubilla et al., 2004) y el sur de Brasil (Oliveira, 1996, 1999).

A nivel genérico, la asociación más frecuente de Cingulata Glyptodontidae del Pleistoceno tardío de la región Pampeana y centro-norte de Argentina, Bolivia y Paraguay está compuesta por *Neosclerocalyptus* Paula Couto, 1957, *Glyptodon* Owen, 1839, *Panochthus* Burmeister, 1866 y *Doedicurus* Burmeister, 1874 (ver, entre otros, Carlini et al., 2008b). En la región Mesopotámica, esta asociación de Glyptodontidae muestra algunas variaciones taxonómicas y en la frecuencia de registros. Resultan muy comunes los registros de *Glyptodon* y *Panochthus* (en menor medida), y muy escasos los de *Neosclerocalyptus* y *Doedicurus* (Carlini et al., 2004; Noriega et al., 2004). Por otro lado, *Neuryurus* es un taxón de escaso registro en la región Pampeana (Zurita et al., 2006), pero parece ser un poco más frecuente en Uruguay (Rinderknecht, 1999; Ubilla y Perea, 1999) y el sur de Brasil (Soto et al., 2004; Ribeiro et al., 2007), aunque siempre los hallazgos están limitados a osteodermos aislados de la coraza dorsal.

En este contexto, la fauna exhumada de la Formación Arroyo Feliciano es congruente con un período interglacial (Noriega y Tonni, 2007; Prevosti y Ferrero, 2008). Esta hipótesis se ve apoyada por la presencia de taxones adaptados a condiciones paleoambientales cálidas y húmedas. Entre ellos se destacan: Perissodactyla: *Tapirus mesopotamicus* (Ferrero y Noriega, 2007); Proboscidea: *Stegomastodon waringi* (Ferrero, 2007); Carnívora: *Pteronura brasiliensis* (Prevosti y Ferrero, 2008); Vulturidae: *Geronogyps reliquus* (Noriega y Tonni, 2007) y *Holmesina paulacoutoi* (Scillato-Yané et al., 2005). De acuerdo a Noriega y Tonni (2007: 249), “esta fauna habría habitado en condiciones interglaciales en una sabana subtropical, con alternancia de pastizales y parches boscosos cerrados alrededor de importantes cursos de agua y ambientes lénticos”.

#### 5. Discusión de los resultados

Como hemos mencionado, uno de los Cingulata Glyptodontidae menos conocidos está representado por la tribu Neuryurini. Su relación con los demás Glyptodontidae permanece aún incierta y su inclusión dentro de los Glyptodontidae Hoplophorinae resulta, a todas luces, tentativa (Hoffstetter, 1958; Fernícola, 2008). La evolución de este



grupo, de acuerdo a los registros, parece haber estado restringida al extremo sur de América del Sur, desde aproximadamente los 38°S hasta los 26°S. Esto contrasta notablemente con la historia paleobiogeográfica de otros gliptodontes, especialmente los Glyptodontinae, sin dudas el Glyptodontidae de mayor extensión latitudinal (Carlini et al., 2008b). Los registros más tempranos de Neuryurini (Mioceno tardío) coinciden con una acentuación en América del Sur de las tendencias paleoclimático-ambientales y faunísticas aparecidas a comienzos del subciclo Protoaraucaciano (Friasense y Chasiquense, Mioceno medio; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990). Este deterioro ambiental, conducente al establecimiento de condiciones más áridas y frías que las precedentes, habría propiciado el desarrollo de áreas abiertas y la retracción de aquellas arboladas, para dar paso a lo que Pascual y Bondesio (1982: 29) llamaron justificadamente “Edad de las planicies australes”, que se habría extendido desde los 11 Ma hasta los 3 Ma. En este contexto, los primeros registros de Glyptodontidae Neuryurini provienen, curiosamente, de ámbitos paleobiogeográfico diferentes (Cione et al., 2000). Estos corresponden a *Pseudoeryurus lelongianus* (“Mesopotamiense”; Mioceno tardío-Plioceno), proveniente de la actual región Mesopotámica de Argentina (30°-33°S y 60°-58°O). Diversos estudios (ver Argarañaz y Piña, 2000) sugieren una caracterización paleoclimática y paleozoogeográfica similares a las que presenta en la actualidad y con notables conexiones paleobiogeográficas con el área brasiliana (Aceñolaza, 2004). El otro registro (*Urotherium simile*) proviene también de un área con notables particularidades, como lo constituyó el “Araucanense” (Mioceno tardío-Plioceno) del actual sector noroeste de Argentina (28°-26°S y 68°-65°O). Estas particularidades estuvieron especialmente relacionados con la presencia de algunos taxones endémicos, especialmente entre los Xenarthra Cingulata y el extenso biocrón que muchas de las especies allí registradas podrían haber alcanzado (Zurita, 2007). Posteriormente, durante las edades Chapadmalalense y Marplatense (Plioceno) los Neuryurini se registran en la actual región Pampeana de Argentina, aunque siempre de forma esporádica (Scillato-Yané et al., 1995). Durante el Pleistoceno temprano (Piso Ensenadense; 1.8-0.4 Ma) *Neuryurus* (*N. rudis*) se registra con seguridad sólo en la actual región Pampeana (provincias de Santa Fe y Buenos Aires; Ameghino, 1889). A su vez, los registros de *Neuryurus* correspondientes al Pleistoceno tardío se ubican cronológicamente entre los 43-10 ka (Ubilla y Perea, 1999; Zurita et al., 2006). En este momento, el género amplió notablemente su distribución latitudinal, incluyendo la región Pampeana de Argentina (Zurita et al., 2006), el sector occidental y sur de Uruguay y el sur del actual territorio de Brasil (Ubilla y Perea, 1999; Ubilla et al., 2004; Soto et al., 2004), aunque curiosamente no han sido registrados en la región Mesopotámica. Así, en este lapso *Neuryurus* abarcó un área que comprendió desde los 38°S hasta los 28°S y desde los 60°O hasta aproximadamente los 53°O. En este contexto, *Neuryurus trabeculatus* nov. sp. completa parcialmente la distribución estratigráfica y geográfica del género, en tanto su registro corresponde a la base del Piso Lujanense (Noriega y Tonni, 2007). Es, además, el registro más completo del género

*Neuryurus* fuera de la región Pampeana. Hasta el momento, no se conocen registros de *Neuryurus* en el Pleistoceno medio (Piso Bonaerense).

## 6. Conclusiones

### 6.1. Taxonomía

La asignación de este nuevo Hoplophorinae Neuryurini al género *Neuryurus* está fundamentada por los siguientes caracteres:

- osteodermos de la coraza dorsal con gran espesor y de articulación muy desarrollada, no coosificados;
- área de contacto y articulación entre osteodermos de aspecto muy denticulado;
- superficie externa de los osteodermos uniformemente perforada, de aspecto “rugoso”;
- osteodermos que delimitan la escotadura caudal con una evidente convexidad en forma de “tubérculo”;
- osteodermos de los anillos caudales de superficie uniformemente rugosa.

Es claramente distinguible de los demás taxones conocidos de Hoplophorinae Neuryurini por:

- un mayor desarrollo de los forámenes a nivel de la superficie dorsal de los osteodermos, que otorga a la superficie expuesta un aspecto claramente esponjoso, mucho más evidente que en *N. rudis*;
- los conductos correspondientes a los forámenes penetran en los osteodermos en un ángulo cercano a los 90° con respecto a la superficie;
- forámenes distribuidos regularmente sobre la superficie expuesta de cada osteodermo, a diferencia de *N. rudis* y *Neuryurus* sp. en los cuales los forámenes de mayor diámetro tienden a ubicarse en el área central de los osteodermos;
- osteodermos de mayor tamaño con pequeños tubérculos cónicos en toda su superficie;
- la superficie de contacto y articulación con evidentes prolongaciones que se interdigitan con las de los osteodermos adyacentes, de modo más marcado que en las formas pleistocenas de *Neuryurus*;
- superficie interna de los osteodermos (particularmente aquellos de gran tamaño y espesor), con grandes forámenes, mostrando cierta similitud a lo observado en la superficie expuesta de los osteodermos de los Doedicurinae;
- osteodermos de mayor tamaño (aquellos correspondientes a la región centro-posterior de la coraza dorsal) aproximadamente un 30% más gruesos que aquellos reportados para *N. rudis*.

### 6.2. Paleobiogeografía

Los Neuryurini pleistocenos parecen haber tenido (y a diferencia de otros Glyptodontidae) su distribución geográfica limitada al sector “oriental” del extremo sur de América del

Sur, asociado a otros taxones, particularmente *Glyptodon* y *Panochthus*. *Neuryurus* ha sido hallado asociado tanto a ambientes claramente fríos y áridos del Último Máximo Glacial (e.g., MCL 6.6) como a ambientes cálidos y húmedos del último interglacial (como es el caso de *N. trabeculatus*). Así, esta nueva especie de *Neuryurus*, que completa parcialmente la distribución estratigráfica y geográfica del género, forma parte, junto a *Tapirus mesopotamicus*, *Pteronura brasiliensis*, *Holmesina paulacoutoi*, *Scelidodon* nov. sp. (Carlini et al., 2005) y Mylodontinae nov. sp. (Scillato-Yané et al., 1998), de una fauna particular y parcialmente diferente de aquella registrada en el Pleistoceno tardío de la región Pampeana y centro-norte de Argentina, más vinculada con el sector occidental de Uruguay y sur de Brasil (especialmente durante los pulsos húmedos y cálidos del Pleistoceno tardío) y con algunos taxones hasta el momento endémicos de esta región. Representa, además, el primer registro del género en la región Mesopotámica de Argentina y el más completo fuera de la región Pampeana.

### Agradecimientos

Los autores desean expresar en primer lugar su sincero agradecimiento al Dr Roberto Biaggi (UAP) por haber permitido el estudio del material aquí presentado. De igual modo, este agradecimiento se hace extensivo a A.A. Carlini y G.J. Scillato-Yané (Museo de La Plata-UNLP) por las sugerencias efectuadas y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Drs. E.V. Oliveria and J.C. Fernícola are also thanked for their thorough reviews and helpful suggestions. Este trabajo fue parcialmente financiado por los proyectos PI 068/2005, PICTO-UNNE 00164, PIDP (UADER) y PIP-CONICET 6356.

### Referencias

- Aceñolaza, F., 2004. Paleobiogeografía de la Región Mesopotámica. *Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica. Serie Correlación Geológica* 12, 25–30.
- Ameghino, F., 1884. Excursiones geológicas y paleontológicas en la Provincia de Buenos Aires. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6, 161–257.
- Ameghino, F., 1885. Nuevos restos de mamíferos fósiles oligocenos recogidos por el Profesor Pedro Scalabrini y pertenecientes al Museo Provincia de la ciudad de Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 8, 5–207.
- 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.
- Argañaz, B., Piña, C.I., 2000. Quelonios de la Formación Ituzaingó (Mioceno superior-Plioceno), en Villa Urquiza, Entre Ríos, Argentina. *Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica. Serie Correlación Geológica* 14, 239–244.
- Burmeister, H., 1866. Einige Bemerkungen über die im Museum zu Buenos Aires befindlichen Glyptodonarten. *Zeitschrift für die gesammten Naturwissenschaften* 28, 138–142.
- Burmeister, H., 1874. Monografía de los Glyptodontes en el Museo Público de Buenos Aires. *Anales del Museo Público de Buenos Aires* 12, 355–412.
- Cabrera, A., 1944. Los Gliptodontoides del Araucaniano de Catamarca. *Revista del Museo de La Plata (N.S.)* 3, 5–76.
- Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J., 1999. Evolution of Quaternary Xenarthrans (Mammalia) of Argentina. In: Rabassa, J., Salemme, M. (Eds.), *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*. Centro Austral de Investigaciones Científicas y Universidad Nacional de la Patagonia, Ushuaia, pp. 149–175.
- Carlini, A.A., Zurita, A.E., 2007. Evolución y paleobiogeografía de los Glyptodontidae Glyptodontinae (Mammalia: Xenarthra): una nueva interpretación. 3° Congreso de Mastozoología en Bolivia, Santa Cruz de la Sierra, Octubre 2007, 24.
- Carlini, A.A., Zurita, A.E., Aguilera, O., 2008a. North American glyptodontines (Xenarthra, Mammalia) in the Upper Pleistocene of northern South America. *Paläontologische Zeitschrift* 82, 125–138.
- Carlini, A.A., Zurita, A.E., Gasparini, G.M., Noriega, J.I., 2004. Los mamíferos del Pleistoceno de la Mesopotamia argentina y su relación tanto con aquellos del Centro-Norte de la Argentina, Paraguay, sur de Bolivia, como con los del sur de Brasil y oeste de Uruguay: Paleobiogeografía y Paleoambientes. *Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica (Misceláneas)* 12, 5–12.
- Carlini, A.A., Zurita, A.E., Miño-Boilini, A.R., 2008b. Reseña paleobiogeográfica de los Xenarthra (Mammalia) del Pleistoceno tardío de la región Mesopotámica (Argentina). *Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica (Misceláneas)* 17, 259–270.
- Carlini, A.A., Zurita, A.E., Scillato-Yané, G.J., Miño-Boilini, A., Lutz, A.I., 2005. *Scelidodon* Ameghino (Tardigrada, Scelidotheriinae) del Lujanense (Pleistoceno tardío) de Corrientes, Argentina. In: de Barrio, R.E., Etcheverry, R.O., Caballé, M.F., Llambias, E. (Eds.), *Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires. Relatorio del 16° Congreso Geológico Argentino* 4, La Plata, pp. 255–260.
- Cartelle, C., Lessa, G., 1988. Presença de *Myocastor coypus* (Molina, 1782), Rodentia, Myocastoridae, do Pleistoceno final-Holoceno no centro-oeste da Bahia, Brasil. *11° Congresso Brasileiro de Paleontologia* 1, 583–591.
- Castellanos, A., 1926. Sobre un nuevo Gliptodóntido Chapadmalense “*Urotherium simplex*” n. gen. et n. sp. y las formas afines. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 34, 263–278.
- Cisneros, J.C., 2005. New Pleistocene vertebrate fauna from El Salvador. *Revista Brasileira de Paleontologia* 8, 239–255.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A.A., Casciotta, J.R., Cozzuol, M.A., de La Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F.J., Noriega, J.I., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D., Vucetich, M.G., 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina. *Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica. Serie Correlación Geológica* 14, 191–237.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., 1999. Biostratigraphy and chronological scale of uppermost Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. In: Rabassa, J., Salemme, M. (Eds.), *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*. Centro Austral de Investigaciones Científicas y Universidad Nacional de la Patagonia, Ushuaia, pp. 23–51.
- Cione, A., Tonni, E.P., 2005. Biostratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. In: de Barrio, R.E., Etcheverry, R.O., Caballé, M.F., Llambias, E. (Eds.), *Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires. Relatorio del 16° Congreso Geológico Argentino* 4, La Plata, pp. 183–200.
- Cope, E.D., 1889. The Edentata of North America. *American Naturalist* 23, 657–664.
- Czaplewski, N.J., 2004. A glyptodont (Mammalia: Xenarthra) from northern Oklahoma. *Oklahoma Geology Notes* 64, 4–10.
- Fernícola, J.C., 2008. Nuevos aportes para la sistemática de los Glyptodontia Ameghino, 1889 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). *Ameghiniana* 45, 553–574.
- Ferrero, B.S., 2007. Los mastodontes (Mammalia Gomphoteriidae) en el Lujanense de la Provincia de Entre Ríos. Consideraciones geográficas y paleoecológicas. *Ameghiniana* 44, 18R.
- Ferrero, B.S., Noriega, J.I., 2007. A new Tapir from the upper Pleistocene of Argentina: phylogenetic remarks on the neotropical family diversification. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27, 504–511.
- Ferrero, B.S., Noriega, J.I., (en prensa). La paleontología de vertebrados en el Cuaternario de la provincia de Entre Ríos (Argentina): estado actual y perspectivas. *Revista Brasileira de Paleontologia*.

- Fidalgo, F., Tonni, E.P., 1983. Geología y paleontología de los sedimentos encauzados del Pleistoceno tardío y Holoceno en Punta Hermengo y Arroyo Las Brusquitas (Partido de General Alvarado y General Pueyrredón Provincia de Buenos Aires). *Ameghiniana* 20, 281–296.
- Gervais, P., 1878. Nouvelles recherches sur les mammifères fossiles propres à l'Amérique méridionale. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 86, 1359–1362.
- Gervais, H., Ameghino, F., 1880. Los mamíferos fósiles de la América del Sur. F; Savy et Igon Hermanos, Paris et Buenos Aires.
- Gillette, D.D., Ray, C.E., 1981. Glyptodonts of North America. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 40, 1–251.
- Gray, J.E., 1869. Catalogue of carnivorous, pachydermatous and edentate Mammalia in the British Museum. *British Museum (Natural History)*, London, VII+398 pp.
- Hoffstetter, R., 1958. *Xenarthra*. In: Piveteau, J. (Ed.), *Traité de Paléontologie*, 6. Masson, Paris, pp. 535–636.
- Huxley, T.H., 1864. On the osteology of the genus *Glyptodon*. In: *Proceedings of the Royal Society of London* 13. p. 108.
- Illiger, C., 1811. *Prodromus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriusque classis*. C. Salfeld, Berlonini.
- Iriondo, M., 1996. Estratigrafía del Cuaternario de la Cuenca del Río Uruguay. *Actas 13° Congreso Geológico Argentino y 3° Congreso de Exploración de Hidrocarburos* 4, 15–25.
- Iriondo, M., Ceruti, C., Tardivo, R., 1985. Geomorfología y Cuaternario del tramo inferior del Arroyo Feliciano. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales de Litoral* 16, 149–156.
- McKenna, M.C., Bell, S.K., 1997. *Classification of Mammals above the species level*. Columbia University Press, New York.
- Mora, C.L., Zamora, A.L.V., Pérez Gamboa, E.A., 2005. Los xenarthros fósiles de la localidad de Buenos Aires de Palmares (Blancano tardío – Irvingtoniano temprano), Provincia de Alajuela Costa Rica. *Revista Geológica de América Central* 33, 83–90.
- Noriega, J.I., Carlini, A.A., Tonni, E.P., 2004. Vertebrados del Pleistoceno tardío de la cuenca del arroyo Ensenada (Departamento Diamante, provincia de Entre Ríos, Argentina). *Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica (Misceláneas)* 12, 71–76.
- Noriega, J.I., Tonni, E.P., 2007. *Geronogyps reliquus* Campbell (Ciconniformes: Vulturidae) en el Pleistoceno tardío de la provincia de Entre Ríos y su significado ambiental. *Ameghiniana* 44, 245–250.
- Oliveira, E.V., 1996. Mamíferos *Xenarthra* (Edentata) do Quaternario do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Ameghiniana* 33, 65–75.
- Oliveira, E.V., 1999. Quaternary vertebrates and climates of Southern Brazil. In: Rabassa, J., Salemme, M. (Eds.), *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*. Centro Austral de Investigaciones Científicas and Universidad Nacional de la Patagonia Ushuaia. A.A. Balkema Publishers, Leiden, pp. 61–73.
- Ortiz Jaureguizar, E., Cladera, G.A., 2006. Paleoenvironmental evolution of Southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66, 498–532.
- Osborn, H.F., 1903. *Glyptotherium texanum*, a new Glyptodont, from the lower Pleistocene of Texas. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 19, 491–494.
- Owen, R., 1839. Description of a tooth and part of the skeleton of the *Glyptodon*, a large quadruped of the edentate order, to which belongs the tessellated bony armor figured by Mr. Clift in his memoir on the remains of the *Megatherium*, brought to England by Sir Woodbine Parish, F.G.S. In: *Proceedings of the Geological Society of London* 3. pp. 108–113.
- Pascual, R., Bondesio, P., 1982. Un roedor *Cardiatheriinae* (Hydrochoerydae) de la Edad Huayqueriense (Mioceno tardío) de La Pampa. Sumario de los ambientes terrestres en la Argentina durante el Mioceno. *Ameghiniana* 29, 19–35.
- Pascual, R., Cattoi, N.V., Francis, J.C., Gondar, D., Ortega Hinojosa, E., Pisano, A.B., De Ringuet, E., Tonni, E., Zetti, J., 1966. IV Vertebrata. In: Borrello, A.V. (Ed.), *Paleontografía Bonaerense*. Gobernación de la Provincia de Buenos Aires, Comisión de investigación científica, La Plata, pp. 1–202.
- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E.O., 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19, 23–60.
- Paula Couto, C., 1957. Sobre um gliptodonte do Brasil. *Boletim Divisão de Geologia e Mineralogia* 165, 1–37.
- Paula Couto, C., 1979. *Tratado de Paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Paula Couto, C., 1983. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil. VII-Miscellanea. *Iheringia* 8, 101–120.
- Prevosti, F.J., Ferrero, B.S., 2008. A Pleistocene giant river otter from Argentina: remarks on the fossil record and phylogenetic analysis. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28, 1171–1181.
- Reguero, M., Candela, A.M., Alonso, R.N., 2007. Biochronology and biostratigraphy of the Uquía Formation (Pliocene-early Pleistocene, NW Argentina) and its significance in the Great American Biotic Interchange. *Journal of South American Earth Sciences* 23, 1–16.
- Ribeiro, A.N., Scherer, C.D., Pitana, V.G., 2007. Mamíferos do Pleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil: Estado atual do conhecimento. *Workshop Quaternário do RS-Integrando Conhecimentos*, 25.
- Rinderknecht, A., 1999. Estudios sobre la familia Glyptodontidae Gray, 1869. I. Nuevos registros para el Uruguay y consideraciones sistemáticas (Mammalia: Cingulata). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 31, 145–156.
- Scillato-Yané, G.J., Carlini, A.A., Vizcaíno, S.F., Ortiz-Jaureguizar, E., 1995. Los *Xenarthros*. In: Alberdi, M.T., Leone, G., Tonni, E.P. (Eds.), *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*. Museo de Ciencias Naturales, Consejo de Investigaciones Científicas, Madrid, pp. 183–209.
- Scillato-Yané, G.J., Tonni, E.P., Carlini, A.A., Noriega, J.I., 1998. Nuevos Hallazgos de Mamíferos del Cuaternario en el Arroyo Toropí, Corrientes, Argentina. Aspectos Bioestratigráficos, Paleoambientales y Paleozoogeográficos. 6° Congreso Latinoamericano de Geología y 10° Congreso Nacional de Geología Económica 1, 263–268.
- Scillato-Yané, G.J., Carlini, A.A., Tonni, E.P., Noriega, J.I., 2005. Paleobiogeography of the late Pleistocene pampatheres of South America. *Journal of South American Earth Sciences* 20, 131–138.
- Soibelzon, E., 2008. Los mamíferos del Ensenadense (Pleistoceno inferior-medio) del Este de la región Pampeana, con énfasis en los *Xenarthra*. Bioestratigrafía, diversidad y correlaciones biogeográficas. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata. (inédita).
- Soto, J., Diano, S., Rinderknecht, A., 2004. O género *Neuryurus* Ameghino, 1889 (Cingulata, Glyptodontidae) no sul do Brasil. 20° Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, La Plata, Resúmenes, 58.
- Tauber, A., Palacios, M.E., 2006. Nuevos registros de mamíferos cuaternarios de gran porte en la provincia de Santa Cruz, República Argentina. *Ameghiniana* 44, 41R.
- Tonni, E.P., Carlini, A.A., Zurita, A.E., Frechen, M., Gasparini, G., Budziak, D., Kruck, W., 2005. Cronología y Bioestratigrafía de la Unidades del Pleistoceno aflorantes en el Arroyo Toropí, provincia de Corrientes, Argentina. 19° Congreso Brasileiro de Paleontología y 6° Congreso Latino-Americano de Paleontología, 8.
- Tonni, E.P., Huarte, R., Carbonari, J.E., Figini, A.J., 2003. New radiocarbon chronology for the Guerrero Member of the Luján Formation (Buenos Aires, Argentina): palaeoclimatic significance. *Quaternary International* 109/110, 45–48.
- Ubilla, M., Perea, D., 1999. Quaternary vertebrates of Uruguay: A biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. In: Rabassa, J., Salemme, M. (Eds.), *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*. Centro Austral de Investigaciones Científicas and Universidad Nacional de la Patagonia, Ushuaia, pp. 75–90.
- Ubilla, M., Perea, D., Aguilar, C.G., Lorenzo, N., 2004. Late Pleistocene vertebrate from northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction. *Quaternary International* 114, 129–142.
- Ubilla, M., Perea, D., Rinderknecht, A., Corona, A., 2007. Mamíferos del Cuaternario de Uruguay. Bioestratigrafía y Paleoambientes. *Workshop Quaternário do RS-Integrando Conhecimentos* 45–47.
- Webb, S.D., 2006. The great American biotic interchange: patterns and processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93, 245–257.

- Webb, S.D., Perrigo, S.C., 1984. Late Cenozoic Vertebrates from Honduras and El Salvador. *Journal of Vertebrate Palaeontology* 4, 237–254.
- Zurita, A.E., 2002. Nuevo gliptodonte (Mammalia, Glyptodontoidea) del Cuaternario de la provincia de Chaco, Argentina. *Ameghiniana* 39, 175–182.
- Zurita, A.E., 2007. Sistemática y evolución de los Hoplophorini (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae. Mioceno tardío-Holoceno temprano). Importancia bioestratigráfica, paleobiogeográfica y paleoambiental. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata.(inédita).
- Zurita, A.E., Scillato-Yané, G.J., Carlini, A.A., 2005. Palaeozoogeographic, biostratigraphic and systematic aspects of the genus *Sclerocalyptus* Ameghino, 1891 (Xenarthra, Glyptodontidae) of Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 20, 120–129.
- Zurita, A.E., Soibelzon, E., Carlini, A.A., 2006. *Neuryurus* (Xenarthra, Glyptodontidae) in the Lujanian (late Pleistocene-early Holocene) of the pampean region. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte* (2), 78–88.